

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

БИОТА И СРЕДА ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

10(4)
2022



ISSN 2782-1978

ISSN 2782-1978

БИОТА И СРЕДА ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

НАУЧНЫЙ РЕЦЕНЗИРУЕМЫЙ ЖУРНАЛ

2022, Т. 10, № 4

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 – 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

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, канд. 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

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

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

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

2022, VOL. 10, NO. 4

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 – 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

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, FSCEATB FEB RAS, Vladivostok

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

Vasiliy 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. Shabalov, 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:

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

Yuta Morii, Kyoto University, Kyoto, Japan

Takafumi Nakano, Kyoto University, Kyoto, 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

**БИОТА И СРЕДА
ПРИРОДНЫХ
ТЕРРИТОРИЙ**

2022, Т. 10, № 4

СОДЕРЖАНИЕ

ФЛОРА

- Никулин А. Ю., Никулин В. Ю., Багмет В. Б., Аллагуватова Р. З.,
Абдуллин Ш. Р. Новые данные о цианобактериях и водорослях Дальнего
Востока России. Часть II 5

ФАУНА

- Аверин А. А. Солонгой *Mustela altaica* Pallas, 1811 в Еврейской автономной
области (данные 2011–2021 гг.) 16
- Глущенко Ю. Н., Сурмач С. Г., Маслова И. В., Шохрин В. П. О вероятности
восстановления гнездовой группировки лебедя-шипунна *Cygnus olor* в Примор-
ском крае 25

ПАЛЕОБИОЛОГИЯ

- Волынец Е. Б. Альбеские папоротники Партизанского каменноугольного
бассейна (Приморский край, Дальний Восток России) 35

ОХРАНА ПРИРОДЫ

- Барабанщиков Е. И., Баланов А. А., Семенченко А. Ю., Прозорова Л. А.
Нуждающиеся в охране виды рыб Приморского края Дальнего Востока России
(к обновлению региональной Красной книги) 49

ЭКОЛОГИЯ

- Медведева Л. М. Индикаторные особенности и жизненный цикл пресноводной
водоросли *Hydrurus foetidus* (Villars) Trevisan 59

ОБЗОРЫ

- Челомина Г. Н. Палеогеномика (краткий обзор) 64

ПЕРСОНАЛИИ

- Черепанова М. В., Волынец Е. Б. 90 лет исполнилось доктору геолого-мине-
ралогических наук Валентине Саввичне Маркевич 88

BIOTA and ENVIRONMENT of NATURAL AREAS

2022, VOL. 10, NO. 4

CONTENTS

FLORA

- Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Bagmet V. B., Allaguvatova R. Z., Abdullin S. R.
New data on cyanobacteria and algae in the Russian Far East. Part II 5

FAUNA

- Averin A. A. Altai weasel *Mustela altaica* Pallas, 1811 in the Jewish Autonomous Oblast (2011–2021 data) 16
Gluschenko Yu. N., Surmach S. G., Maslova I. V., Shokhrin V. P. On the probability of restoring a mute swan (*Cygnus olor*) nesting group in Primorsky Krai 25

PALEOBIOLOGY

- Volynets E. B. Albian ferns of the Partizansk Coal Basin (Primorsky Krai, Russian Far East) 35

NATURE CONSERVATION

- Barabanshchikov E. I., Balanov A. A., Semenchenko A. Yu. Fish species in need of conservation in Primorsky Krai, Russian Far East (for the regional Red Data Book update) 49

ECOLOGY

- Medvedeva L. M. Bioindicator features and life cycle of freshwater algae *Hydrurus foetidus* (Villars) Trevisan 59

REVIEWS

- Chelomina G. N. Paleogenomics (short review) 64

PERSONALITIES

- Cherepanova M. V., Volynets E. B. Dr. Valentina Savvichna Markevich's 90th anniversary 88

Новые данные о цианобактериях и водорослях Дальнего Востока России. Часть II

Артур Юрьевич Никулин^{1✉}, Вячеслав Юрьевич Никулин²,
Вероника Борисовна Багмет³, Резеда Зинуровна Аллагуватова⁴,
Шамиль Раисович Абдуллин⁵

^{1,2,3,4,5}Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН

Владивосток, 690022, Россия

^{1✉} artyrozz@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0001-6113-2136>

² nikulinvyacheslav@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0002-6643-4325>

³ chara1989@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0002-1193-7689>

⁴ allaguvatova@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0002-6850-6767>

⁵ crplant@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0002-6946-2321>

Аннотация. С использованием комплексного подхода в лесных почвах Еврейской автономной области впервые обнаружены *Anagnostidinema pseudacutissimum* (Cyanobacteria) и *Pseudomuriella engadinensis* (Chlorophyta), являющиеся новыми для Дальнего Востока России. Цианобактерия *A. pseudacutissimum* впервые указывается для территории Российской Федерации.

Ключевые слова: Cyanobacteria, Chlorophyta, новые находки, комплексный подход, Еврейская автономная область, почва.

New data on cyanobacteria and algae in the Russian Far East. Part II

Arthur Yu. Nikulin^{1✉}, Vyacheslav Yu. Nikulin², Veronika B. Bagmet³,
Rezeda Z. Allaguvatova⁴, Shamil R. Abdullin⁵

^{1,2,3,4,5}Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity Biodiversity,
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, 690022, Russian Federation

^{1✉} artyrozz@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0001-6113-2136>

² nikulinvyacheslav@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0002-6643-4325>

³ chara1989@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0002-1193-7689>

⁴ allaguvatova@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0002-6850-6767>

⁵ crplant@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0002-6946-2321>

Abstract. Two new species for the Russian Far East, *Anagnostidinema pseudacutissimum* (Cyanobacteria) and *Pseudomuriella engadinensis* (Chlorophyta), were isolated from the forest soil of the Jewish Autonomous Oblast using an integrative approach. It is the first finding of the Cyanobacteria *A. pseudacutissimum* for the Russian Federation.

Keywords: Cyanobacteria, Chlorophyta, new findings, integrative approach, Jewish Autonomous Oblast, soil.

Введение

Цианобактерии и микроскопические водоросли способны жить в крайне разнообразных и порой экстремальных местообитаниях: в соленой и пресной воде; на камнях и скалах; на вулканическом пепле и пирокластических отложениях; на коре деревьев; в почве и биологических почвенных корках; пещерах; снежных полях; горячих источниках и в оазисах пустынь (например, Mikhailyuk et al. 2019; Abdullin et al. 2021a; Saber et al. 2021; Allaguvatova et al. 2022). Эти микроорганизмы являются основными первичными производителями кислорода, органических соединений, основой пищевых цепей, ценными источниками биологически активных веществ для

биотехнологических исследований и производств. Разнообразие, экология и биогеография цианобактерий и водорослей, населяющих почвы российского Дальнего Востока (РДВ), изучены неравномерно и недостаточно (Новичкова-Иванова 1969; Андреева, Чаплыгина 1989; Костиков 1993, 1994; Ильчибаева и др. 2018; Кухаренко 1989; Gontcharov 1996; Медведева, Никулина 2014). Данные о видовом составе водорослей региона основаны, преимущественно, на классических морфологических подходах. Однако идентификация этих микроорганизмов на основе морфологических признаков часто возможна только до рода или комплекса видов из-за низкого морфологического разнообразия и наличия криптических таксонов. Использование комплексного (интегративного или полифазного) подхода, включающего традиционные методы микроскопии и молекулярно-филогенетический анализ, позволяет получить максимально подробную информацию об истинном биоразнообразии цианобактерий и микроводорослей (Komárek et al. 2014; Darienko et al. 2019). Цель нашей статьи – дополнить данные по видовому разнообразию цианобактерий и водорослей почв умеренного муссонного климата РДВ с использованием комплексного подхода.

Географическое положение и природные условия

Еврейская автономная область (ЕАО) находится в южной части российского Дальнего Востока. На западе граничит с Амурской областью, на востоке – с Хабаровским краем, на юге – с Китаем. Входит в муссонную лесную климатическую область умеренных широт, характеризующуюся высоким показателем континентальности. Зима малоснежная и холодная, лето тёплое и влажное. В течение года выпадает 600–700 мм осадков, причём около 75% осадков – в период с мая по сентябрь. Влажность воздуха достигает 80%. Среднегодовая температура воздуха +1.9 °C (Григорьева 2003). Растительность в районе отбора проб – смешанный лес (лиственница, дуб, береза).

Материалы и методы

В июне 2021 г. пробы почвы отобраны на территории Государственного природного заповедника «Бастак», кластер «Забеловский», Смидовичский р-н, ЕАО (48°25'59.5" N, 134°13'18.1" E). Отбор проб проводился с использованием классических методов (Голлербах, Штина 1969).

Для получения накопительных культур в чашки Петри со стерильной средой Waris-H (McFadden, Melkonian 1986) помещали почвенную пробу массой не более 1 г и осуществляли культивирование. Накопительные культуры регулярно проверяли на рост водорослей с использованием инвертированного микроскопа CK30 (Olympus corp., Токио, Япония).

Для более полного выявления видового разнообразия применяли метод «стекол обрастиания» (Голлербах, Штина 1969). В стерильные чашки Петри помещали пробы, увлажненные фильтрованной водой до 80% от полной влагоемкости. На поверхность субстрата помещали стерильные покровные стекла (2 штуки на чашку).

Чистые культуры были выделены микропипеточным способом (Andersen 2005) и культивировались в питательной среде Waris-H. Культуры цианобактерий и зеленых водорослей хранились при освещенности 117–120 люкс, температуре 20–22 °C и при чередовании световой и темновой фаз 16:8 ч.

Морфологию цианобактерий и водорослей исследовали с помощью светового микроскопа Olympus BX 53 (Olympus corp., Токио, Япония), оборудованного оптикой

Nomarski DIC. Микрофотографии выполняли фотокамерой Olympus DP27 (Olympus corp., Токио, Япония). Для видовой идентификации по морфологическим признакам использовали сводки и определители (Царенко 1990; Андреева 1998; Komárek, Anagnostidis 2005). Систематика цианобактерий и водорослей составлена согласно М. Д. и Г. М. Гюри (Guiry, Guiry 2022).

Для выделения ДНК клеточную биомассу отбирали во время экспоненциальной фазы роста и концентрировали центрифугированием. Общая геномная ДНК выделялась по методу Ц. С. Эхта с соавторами (Echt et al. 1992) с некоторыми модификациями (Abdullin et al. 2021b). Амплификацию проводили методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) в амплификаторе T100 Thermal Cycler (Bio-Rad Laboratories, Inc., Геркулес, США) с набором Encyclo Plus (Евроген, Москва, Россия). Генотипирование цианобактериального штамма осуществлялось на основании фрагмента гена 16S рРНК, праймеры 27F (5'-AGAGTTGATCMTGGCTCAG-3') и 1492R (5'-GGTTACCTTGTACGACTT-3'), а зеленых водорослей – внутреннего транскрибируемого спайсера ядерной рибосомной ДНК (ITS-региона ярДНК), праймеры Bd18SF1 (5'-TTTGTACACACCGCCGTCGC-3') и ITS4R (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'). Продукты ПЦР секвенировали в обоих направлениях на базе ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН с использованием генетического анализатора ABI 3500 (Applied Biosystems, Мэриленд, США) и набором для секвенирования BigDye Terminator v. 3.1 (Applied Biosystems, Мэриленд, США), а также теми же праймерами, которые применялись для ПЦР. Последовательности были собраны с помощью пакета Staden v.1.4 (Bonfield et al. 1995). Все вновь полученные последовательности сравнивались с другими штаммами, доступными в Национальном центре биотехнологической информации (NCBI, Бетесда, США) с помощью поиска BLAST [<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>]. На основании результатов BLAST, а также наборов данных Т. Михайлюк с соавторами (Mikhailuk et al. 2019), производился отбор репрезентативных последовательностей для трех наборов данных и дальнейшего филогенетического анализа. Первый набор включал 92 последовательности 16S рРНК (1576 выровненных позиций) цианобактерий семейства Coleofasciculaceae (Oscillatoriales); во второй набор вошла 101 последовательность ITS рДНК (889 позиций) зеленых водорослей порядка Sphaeropleales (Chlorophyceae). В первый набор данных добавлен один таксон, а во второй набор – шесть таксонов, представляющих филогенетически отдаленные линии, в качестве внешней группы. Последовательности (таксоны, номера доступа и названия штаммов указаны в соответствии с данными NCBI) выравнивались в программе SeaView (Galtier et al. 1996) с коррекцией выравнивания вручную.

Построение филогенетических деревьев осуществлялось методом максимального правдоподобия (ML) и Байесовским подходом (BI). Анализ методом ML проводился с использованием сервера RAxML web server v. 7.7.1 (<http://embnet.vital-it.ch/raxml-bb/>; Kozlov et al. 2019); BI был выполнен в программе MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck and Ronquist 2001). Чтобы определить наиболее подходящую модель замен для наших наборов данных, использовался информационный критерий Акаике (AIC; Akaike 1974) в программе jModelTest 2.1.1 (Darriba et al. 2012). При BI анализе создавали 5 миллионов генераций цепей Маркова, отбирая пробы каждые 100 генераций, т. е. 50000 проб. Первые 25% проб (до выхода значений -lnL на плато) исключались из анализа как «burn-in». Конвергенция марковских цепей Монте-Карло (MCMC) к стационарному распределению была оценена визуально с помощью Tracer 1.7.1. (Rambaut et al. 2018) по диаграмме апостериорных вероятностей. Все значения

ESS были больше 200. Устойчивость узлов филогенетических деревьев, полученных методом ML, рассчитана с помощью сервера RAxML методом бутстрепа (Bootstrap Percentage, BP; Stamatakis et al. 2008), и определением апостериорных вероятностей (Posterior Probabilities, PP) в BI. Значения BP менее 50% и PP менее 0.95 не рассматривались. Филогенетические деревья визуализировали с помощью программы FigTree v. 1.4.4 (Rambaut 2018).

Результаты и обсуждение

В результате исследования почвенных проб, отобранных на территории Еврейской АО, находящейся под влиянием умеренного муссонного климата, были выявлены два новых для РДВ вида цианобактерий и водорослей (табл.).

Табл. Результаты генотипирования изолированных штаммов цианобактерий и водорослей из почв ЕАО при помощи BLAST-алгоритма.

Table. Results of genotyping of the isolated cyanobacterial and algal strains from soils of the Jewish Autonomous Oblast using the BLAST algorithm.

№ п/п	Таксономическая принадлежность штамма Taxonomic affiliation	Максимальный процент идентичности Maximal percentage of identity	Процент идентичности с референсным штаммом (эпитет/изотип) Percentage of identity with the reference strain (epitype/isotype)
Cyanobacteria, Cyanophyceae, Oscillatoriaceae, Coleofasciculaceae			
1.	<i>Anagnostidinema pseudacutissimum</i> (Geitler) Struneczký, Bohunická, J. R. Johansen et J. Komárek	99.91% – <i>Anagnostidinema pseudacutissimum</i> ladakh27 KT315938	99.83% – <i>Anagnostidinema pseudacutissimum</i> CCALA 151 KT315935 (Johansen et al. 2017)
Chlorophyta, Chlorophyceae, Sphaeropleales, Pseudomuriellaceae			
2.	<i>Pseudomuriella engadinensis</i> (Kol et F. Chodat) Fucíková, Rada et L. A. Lewis	100% – <i>Pseudomuriella engadinensis</i> SAG 221-3 MW075329	100% – <i>Pseudomuriella engadinensis</i> UTEX 57 HQ292729 (Fucíková et al. 2011)

Cyanobacteria

Anagnostidinema pseudacutissimum (Geitler) Struneczký, Bohunická, J. R. Johansen et J. Komárek, 2017 (рис. 1А, 1Б) = *Oscillatoria pseudacutissima* Geitler, 1956 = *Phormidium pseudacutissimum* (Geitler) Anagnostidis et Komárek, 1988 = *Geitlerinema pseudacutissimum* (Geitler) Anagnostidis, 1989.

Нитчатая цианобактерия. Трихомы тонкие, бледно-голубовато-зеленые, обычно прямые, изогнутые, иногда образующие спирали. Несколько концевых клеток либо прямые, либо изогнутые. Ширина клеток 1.2–1.9 мкм, длина 2.7–4.5 мкм. Апикальная клетка цилиндрическая, прямая или отчетливо изогнутая, слегка заостренная или с тупо закругленной вершиной, без чашечки. Оболочки отсутствуют. Колонии бледно-зеленые, раскидистые.

Последовательность гена 16S рРНК депонирована в GenBank под номером доступа OP548639. BLAST-анализ этой последовательности позволил установить довольно высокий процент сходства с последовательностями *A. pseudacutissimum*, доступными в GenBank, варьирующий от 98.56 до 99.91%, (табл.). На филогенетическом ML дереве наш штамм вошел в умеренно поддержанную (70/0.97) видовую кладу (рис. 2). В Генбанке вид представлен большим числом последовательностей, что указывает на его широкое распространение. При этом в видовой кладе

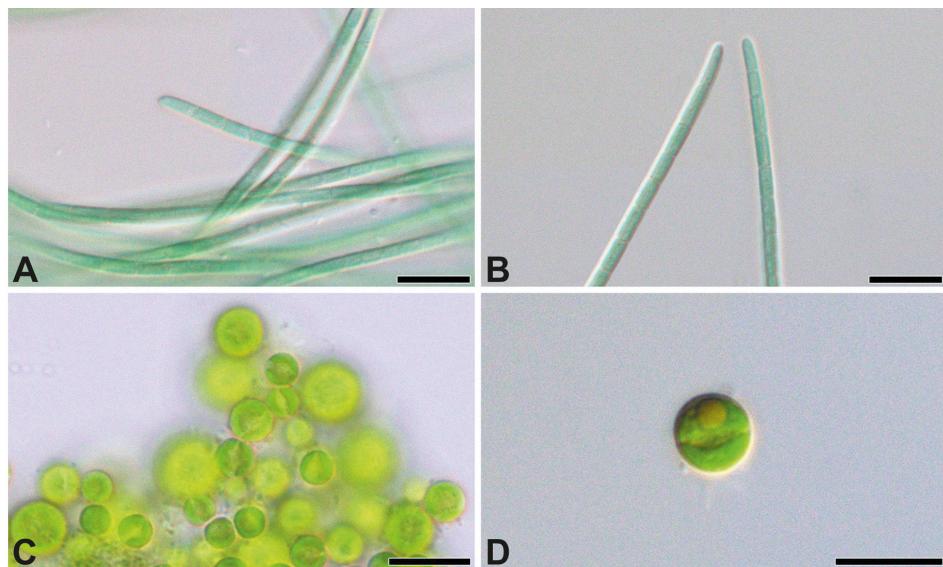


Рис. 1. Микрофотографии выявленных видов цианобактерий и водорослей: А, В – *Anagnostidinema pseudacutissimum*; С, Д – *Pseudomuriella engadinensis*. Масштабные линейки – 10 мкм.

Fig. 1. Light micrographs of cyanobacteria and microalgae general morphology: А, В – *Anagnostidinema pseudacutissimum*; С, Д – *Pseudomuriella engadinensis*. Scale bars – 10 μ m.

выделяется несколько подкладов, объединяющих дивергентные последовательности. Ввиду отсутствия поддержки отношения между этими подкладами не определены.

Вид был описан как *Oscillatoria pseudacutissima* Geitler (Geitler 1956). В оригинальной публикации указано, что экзикат этого вида хранится в гербарии Ботанического института Венского университета (WU). Однако Йохансеном с соавт. (Johansen et al. 2017) ставится под сомнение возможность работы с этим материалом из-за его неоднозначного состояния. Поэтому для *A. pseudacutissimum* были определены эпитеты – штаммы CCALA150 и CCALA151. Последний оказался очень близок к нашему образцу (99.83% сходства, 2 нуклеотидные замены; табл.).

Вид отмечался в почвенных и водных местообитаниях Северной Америки, Европы, Азии, Антарктики, но для территории России приводится впервые.

Chlorophyta

Pseudomuriella engadinensis (Kol et F. Chodat) Fuciková, Rada et L. A. Lewis, 2011 (рис. 1С, 1Д) = *Chlorellaopsis engadinensis* Kol et F. Chodat, 1934 = *Bracteacoccus engadinensis* (Kol et F. Chodat) Starr, 1955 = *Bracteacoccus terrestris* (Kol et Chodat) Starr, 1955.

Клетки одиночные. Молодые клетки имеют сферическую форму с одним пристеночным широким поясковидным хлоропластом диаметром 3–7 мкм.

Зрелые клетки сферические или слегка сжатые, диаметром 10–15 мкм. Хлоропласти пристенные, многочисленные, дисковидной или линзовидной формы без пиреноидов. У молодых клеток стенка тонкая и гладкая. По мере созревания клеток стенка может утолщаться, а клетки – накапливать включения желто-оранжевого цвета.

Последовательность ITS ярДНК депонирована в GenBank под номером доступа OP547438. Наиболее близкими по степени сходства стали последовательности

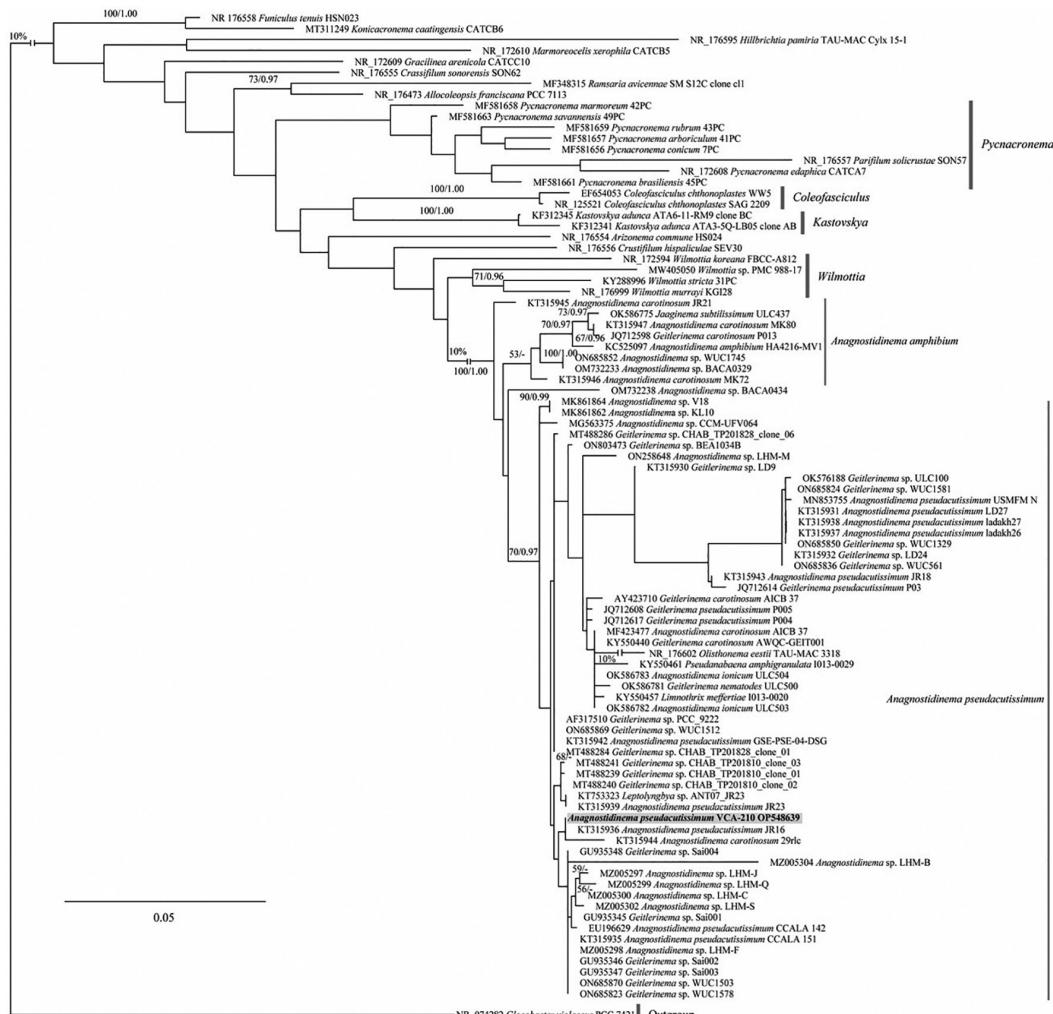


Рис. 2. МЛ дерево, иллюстрирующее филогенетическое положение штамма *Anagnostidinema pseudacutissimum* (жирный шрифт, затенение) в семействе Coleofasciculaceae (Oscillatoriales) на основании сравнения последовательностей 16S rPHK (GTR+I+G модель). Поддержки [ML/BI, (BP) $\geq 50\%$ and (PP) ≥ 0.95] указаны выше/ниже соответствующих ветвей. Некоторые ветви были уменьшены (показаны только 10%). Масштабная линейка – количество нуклеотидных замен на позицию.

Fig. 2. ML tree showing phylogenetic position of the *A. pseudacutissimum* strain within the family Coleofasciculaceae (Oscillatoriales) based on 16S rRNA gene sequence data (GTR+I+G model). Strain in bold with shading represent newly sequenced strain. Support [ML/BI, (BP) $\geq 50\%$ and (PP) ≥ 0.95] are given above/below the branches. Some branches were reduced in length (only 10% shown). Scale bar – substitutions per nucleotide position.

Pseudomuriella engadinensis, 99.52–100% (табл.). На МЛ дереве, включающем представителей отряда Sphaeropleales, наш штамм кластеризовался в умеренно поддержанной (83/0.99) родовой кладе *Pseudomuriella* наряду с последовательностями *P. aurantiaca* (W. Vischer) N. Hanagata, *P. schumacherensis* Fuciková, Rada et L. A. Lewis (рис. 3), а также *P. cubensis* K. Fuciková, J. C. Rada, A. Lukesová et L. A. Lewis. Сведения о положении последнего вида получены только из предварительных анализов. Из-за короткого участка ITS рДНК последовательность была исключена

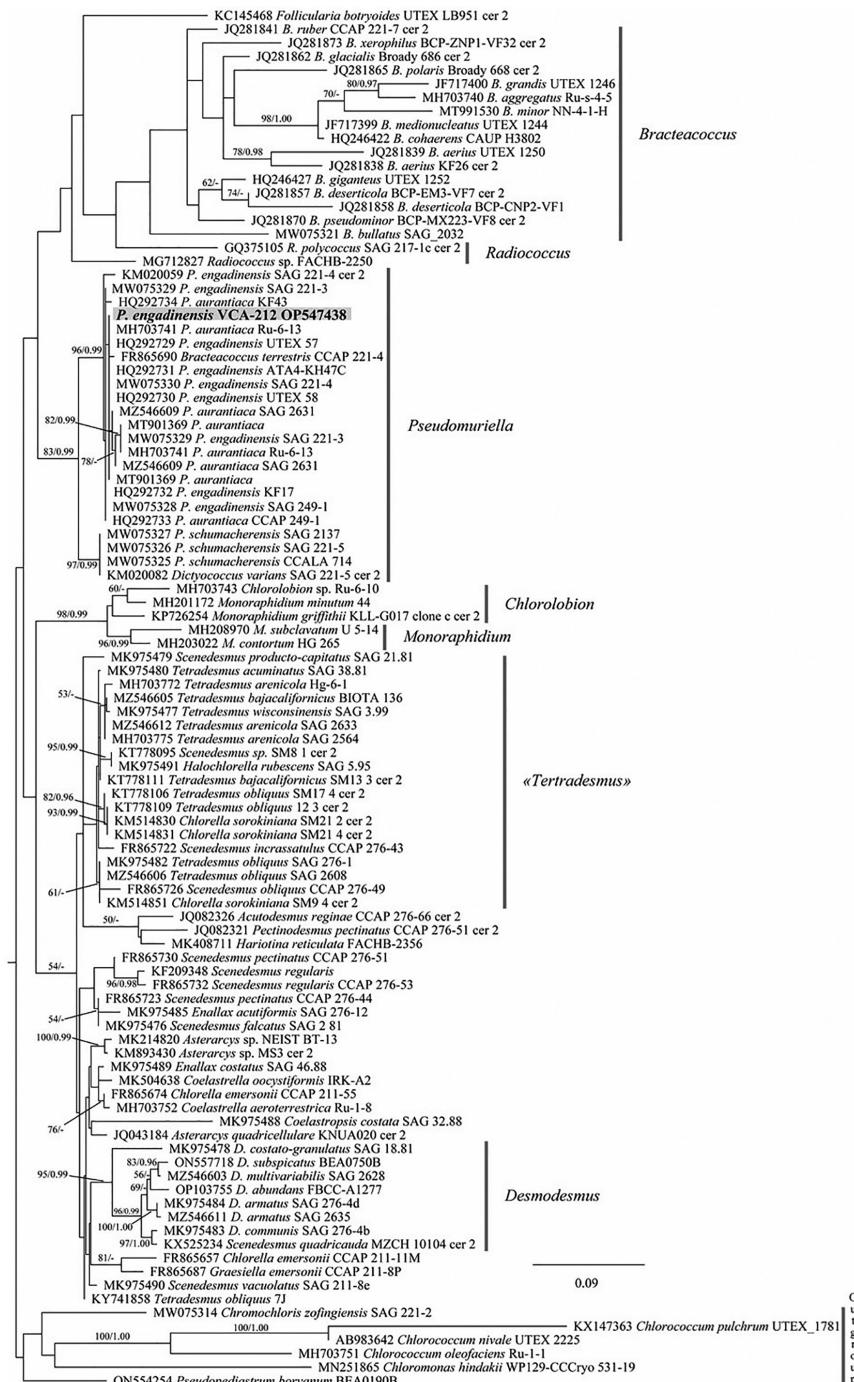


Рис. 3. ML дерево, иллюстрирующее филогенетическое положение штамма *Pseudomuriella engadinensis* (жирный шрифт, затенение) в отряде Sphaeropleales на основании сравнения последовательностей ITS рДНК (GTR+I+G модель). Поддержки [ML/BI, (BP) \geq 50% and (PP) \geq 0,95] указаны выше/ниже соответствующих ветвей. Масштабная линейка – количество нуклеотидных замен на позицию.

Fig. 3. ML tree showing phylogenetic position of the *Pseudomuriella engadinensis* strain within the order Sphaeropleales based on ITS rDNA (GTR+I+G). Strain in bold with shading represent newly sequenced strain. Support [ML/BI, (BP) \geq 50% and (PP) \geq 0.95] are given above/below the branches. Scale bar – substitutions per nucleotide position.

из окончательного набора данных. Последовательность изотипа *P. engadinensis*, предложенного К. Фучиковой с соавторами (UTEX 57; Fučíková et al. 2011), располагалась также в родовой кладе и не проявляла дивергенции относительно нашего образца (100% сходства; табл.).

Немногочисленные находки этого вида отмечены исключительно для почвенных местообитаний на Европейском континенте, включая Россию (Fučíková et al. 2011; Maltsev et al. 2019; Чумак, Сафиуллина 2020; Давыдов, Редькина 2020), и Южной Америки.

Заключение

Таким образом, список цианобактерий и водорослей российского Дальнего Востока дополнен двумя новыми для территории видами (*Cyanobacteria* – 1, *Chlorophyta* – 1), изолированными из почвенных проб, отобранных в лесах под влиянием умеренного муссонного климата. Кроме того, один из видов является новым для России. Во всех предыдущих исследованиях различных местообитаний данного региона (Новичкова-Иванова 1969; Кухаренко 1989; Андреева, Чаплыгина 1989; Костиков 1993, 1994; Gontcharov 1996; Медведева, Никулина 2014; Ильчебаева и др. 2018; Аллагуватова и др. 2021; Никулин и др. 2021; Allaguvatova et al. 2022), среди которых лишь некоторые базировались на результатах идентификации комплексным подходом, эти виды отсутствовали. Наши находки являются новыми данными, которые вносят определенный вклад в биогеографию исследованных видов цианобактерий и водорослей.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда в рамках научного проекта № 21-14-00196, <https://rscf.ru/project/21-14-00196/>, «Почвенные цианобактерии и водоросли зоны умеренного муссонного климата Дальнего Востока России: от биоразнообразия к биотехнологическому потенциалу» и государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000117-9).

Литература (References)

- Аллагуватова Р. З., Никулин А. Ю., Никулин В. Ю., Багмет В. Б., Шокрина В. В., Стерлягова А. С., Гайсина Л. А., Абдуллин Ш. Р.** 2021. Новые данные о цианобактериях и водорослях Дальнего Востока России // Биота и среда природных территорий. № 2. С. 3–14. (Allaguvatova R. Z., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Bagmet V. B., Shokhrina V. V., Sterlyagova A. S., Gaysina L. A., Abdullin Sh. R. 2021. New data on cyanobacteria and algae in the Russian Far East. *Biota and Environment of Natural Areas* 2: 3–14. [In Russian].) DOI: 10.37102/2782-1978_2021_2_1
- Андреева В. М.** 1998. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta*: *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). – С.-Пб.: Наука, 351 с. (Andreeva V. M. 1998. [Soil and aerophilic green algae (*Chlorophyta*: *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*)]. – St. Petersburg: Nauka, 351 pp. [In Russian].)
- Андреева В. М., Чаплыгина О. Я.** 1989. Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Лазовского заповедника (Приморский край) // Новости систематики низших растений. Т. 26. С. 7–17. (Andreeva V. M., Czaplygina O. Ja. 1989. [Soil Chlorococcales and Chlorosarcinales algae of the Lazovsky Reserve (Primorsky Krai)]. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 26: 7–17. [In Russian].)
- Голлербах М. М., Штина Э. А.** 1969. Почвенные водоросли. – Л.: Наука, 228 с. (Gollerbah M. M., Shtina E. A. 1969. [Soil algae]. – Leningrad: Nauka, 228 pp. [In Russian].)
- Григорьева Е. А.** 2003. Оценка дискомфортиности климата Еврейской автономной области // Исследовано в России. № 6. С. 1791–1800. (Grigoreva E. A. 2003. [Assessment of

- climate discomfort in the Jewish Autonomous Region]. *Issledovano v Rossii* 6: 1791–1800. [In Russian].)
- Давыдов Д. А., Редькина В. В.** 2021. Водоросли и цианопрокариоты на участках самозаражания золошлакоотвалов ТЭЦ города Апатиты (Мурманская область) // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. № 1. С. 51–68. (Davydov D. A., Redkina V. V. 2021. Algae and cyanoprokaryotes in areas of self-overgrowth of ash and slag dumps of the thermal power plant of the city of Apatity (Murmansk Region). *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra Rossiiskoi akademii nauk* 1: 51–68. [In Russian].) DOI: 10.17076/bg1270
- Ильчибаева К. В., Кунсбаева Д. Ф., Аллагуватова Р. З., Фазлутдинова А. И., Полохин О. В., Сибирина Л. А., Гончаров А. А., Сингх Р., Гайсина Л. А.** 2018. Предварительные сведения о водорослях и цианобактериях вулканических почв Курильских островов // Теоретическая и прикладная экология. № 4. С. 119–126. (Ilchibaeva K. V., Kunsbaeva D. F., Allaguvatova R. Z., Fazlutdinova A. I., Polokhin O. V., Sibirina L. A., Gontcharov A. A., Singh P., Gaysina L. A. 2018. Preliminary data about algae and cyanobacteria of volcanic soils on Kuril Island. *Theoretical and Applied Ecology* 4: 119–126. [In Russian].) DOI 10.25750/1995-4301-2018-4-119-126
- Костиков И. Ю.** 1993. Почвенные водоросли Лазовского заповедника (Дальний Восток, Россия) // Альгология. Т. 3. № 1. С. 62–66. (Kostikov I. Yu. 1993. [Soil algae of the Lazovsky Nature Reserve (Far East, Russia)]. *Algologia* 3(1): 62–66. [In Russian].)
- Костиков И. Ю.** 1994. Альгогруппировки некоторых почв Уссурийского заповедника (Приморский край, Россия) // Альгология. Т. 4. № 4. С. 40–44. (Kostikov I. Yu. 1994. [Algogroups of some soils of the Ussuriysky Nature Reserve (Primorsky Krai, Russia)]. *Algologia* 4(4): 40–44. [In Russian].)
- Кухаренко Л. А.** 1989. Водоросли пресных водоемов Приморского края. – Владивосток: ДВО АН СССР, 152 с. (Kuharenko L. A. 1989. [Soil and aerophilic green algae (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)]. – Vladivostok: DVO AN RAN, 152 pp. [In Russian].)
- Медведева Л. А., Никулина Т. В.** 2014. Каталог пресноводных водорослей юга Дальнего Востока России. – Владивосток: Дальнаука, 271 с. (Medvedeva L. A., Nikulina T. V. 2014. Catalogue of freshwater algae of the southern part of the Russian Far East. – Vladivostok: Dalnauka, 271 pp. [In Russian].) ISBN978-5-8044-1502-1
- Никулин А. Ю., Багмет В. Б., Никулин В. Ю., Абдуллин Ш. Р.** 2021. Изучение разнообразия водорослей в почвах под растительностью с Бамбучником на острове Итуруп с использованием молекулярно-генетического подхода // Современные проблемы биохимии, генетики и биотехнологии: Материалы III Всероссийской научной конференции с международным участием (21–23 сентября 2021 г.). – Уфа: РИЦ БашГУ, с. 147–152. (Nikulin A. Yu., Bagmet V. B., Nikulin V. Yu., Abdullin Sh. R. 2021. The study of the diversity of algae in soils under the vegetation of *Sasa kurilensis* on Iturup Island, Russia using molecular genetic approach. In: Proceedings of the III All-Russian scientific conference with international participation (September 21–23, 2021): Modern problems of biochemistry, genetics and biotechnology. – Ufa: RIC BashGU, pp. 147–152. [In Russian].) DOI: 10.33184/spbgb-2021-09-21.31
- Новичкова-Иванова Л. Н.** 1969. Почвенные водоросли подзоны широколиственno-хвойных лесов Амуро-Зеяского междуречья // Амурская тайга (комплексные ботанические исследования). – Л.: Наука, с. 127–153. (Novichkova-Ivanova L. N. 1969. [Soil algae of the subzone of broad-leaved-coniferous forests of the Amur-Zeya interfluves]. In: Amur taiga (complex botanical research). – L.: Nauka, pp. 127–153. [In Russian].)
- Царенко П. М.** 1990. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. – Киев: Наук. думка, 208 с. (Tsarenko P. M. 1990. [Brief guide to chlorococcal algae of the Ukrainian SSR]. – Kiev: Nauka, 208 pp. [In Russian].)
- Чумак В. А., Сафиуллина Л. М.** 2020. Расширенные сведения о видовом составе микроскопических водорослей и цианобактерий техногенно-засоленных территорий АО «Сырьевая компания», Республика Башкортостан // Вестник Башкирского

- государственного педагогического университета им. М. Акмуллы. Т. 53. № 1. С. 93–97.
- (Chumak V. A., Safiullina L. M. 2020. [Extended information on the species composition of microscopic algae and cyanobacteria of technogenically saline territories of JSC “Syr’evaya Compania”, Republic of Bashkortostan]. *Bulletin of the Bashkir State Pedagogical University. named after M. Akmulla* 53(1): 93–93. [In Russian].)
- Abdullin Sh. R., Nikulin V. Yu., Nikulin A. Yu., Manyakhin A. Yu., Bagmet V. B., Suprun A. R., Gontcharov A. A.** 2021a. *Roholtiella mixta* sp. nov. (Nostocales, Cyanobacteria): morphology, molecular phylogeny, and carotenoid content. *Phycologia* 60(1): 73–82. DOI: 10.1080/00318884.2020.1852846
- Abdullin Sh. R., Nikulin A. Yu., Bagmet V. B., Nikulin V. Yu., Goncharov A. A.** 2021b. New cyanobacterium *Aliterella vladivostokensis* sp. nov. (Aliterellaceae, Chroococcidiopsidales), isolated from temperate monsoon climate zone (Vladivostok, Russia). *Phytotaxa* 517(3): 221–233. DOI 10.11646/phytotaxa.527.3.7
- Akaike H.** 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19: 716–723. DOI: 10.1109/TAC.1974.1100705
- Allaguvatova R. Z., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Bagmet V. B., Gaysina L. A.** 2022. Study of biodiversity of algae and cyanobacteria of Mutnovsky and Gorely volcanoes soils (Kamchatka Peninsula) using a polyphasic approach. *Diversity* 14(5): 375. DOI: 10.3390/d14050375
- Andersen R. A.** 2005. *Algal Culturing Techniques*. New York: Elsevier Academic Press. 578 pp.
- BLAST (Basic Local Alignment Search Tool), National Center for Biotechnology Information, U. S. National Library of Medicine.** 2022. <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi> (Accessed on 05 October 2022).
- Bonfield J. K., Smith K. F., Staden R.** 1995. A new DNA sequence assembly program *Nucleic Acids Research* 23: 4992–4999. DOI: 10.1093/nar/23.24.4992
- Darienko T., Pröschold T.** 2019. Reevaluation and discovery of new species of the rare genus *Watanabea* and establishment of *Massjukichlorella* gen. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) using an integrative approach. *Journal of Phycology* 55: 493–499. DOI: 10.1111/jpy.12830
- Darriba D., Taboada G., Doallo R., Posada D.** 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772. DOI: 10.1038/nmeth.2109
- Echt C. S., Erdahl L. A., McCoy T. J.** 1992. Genetic segregation of random amplified polymorphic DNA in diploid cultivated alfalfa. *Genome* 35: 84–87. DOI: <https://doi.org/10.1139/g92-014>
- Fučíková K., Rada J. C., Lukešová A., Lewis L. A.** 2011. Cryptic diversity within the genus *Pseudomuriella* Hanagata (Chlorophyta, Chlorophyceae, Sphaeropleales) assessed using four barcode markers. *Nova Hedwigia* 93: 29–46. DOI: 10.1127/0029-5035/2011/0093-0029
- Galtier N., Gouy M., Gautier C.** 1996. Seaview and phylo-win: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Computer Applications in the Biosciences* 12: 543–548. DOI: 10.1093/bioinformatics/12.6.543
- Geitler L.** 1956. *Oscillatoria carotinosa* n. sp. and *O. pseudoacutissima* n. sp., zwei Arten mit lokalisierter Karotinoidbildung. *Oesterreichische botanische Zeitschrift* 103: 342–345.
- Gontcharov A. A.** 1996. The algal flora of the Primorsky Region, Russian Far East. *Hydrobiologia* 336(1–3): 93–97. DOI: 10.1007/BF00010822
- Guiry M. D., Guiry G. M.** 2022. AlgaeBase. – Galway: World-wide electronic publication, National University of Ireland. <http://www.algaebase.org> (Accessed on 05 October 2022).
- Huelsenbeck J. P., Ronquist F.** 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755. DOI: 10.1093/bioinformatics/17.8.754
- Johansen J. R., Struneczký O., Bohunická M., Čapková K. Č., Raabová L., Dvořák P., Komárek J.** 2017. A revision of the genus *Geitlerinema* and a description of the genus *Anagnostidinema* gen. nov. (Oscillatoriophycidae, Cyanobacteria). *Fottea* 17(1): 1–13. DOI: 10.5507/fot.2016.025
- Komárek J., Anagnostidis K.** 2005. Cyanoprokaryota. 2. Teil: Oscillatoriaceae. In: Büdel B., Gärtner G., Krienitz L. and Schagerl M., Eds. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 19(2). – München: Elsevier GmbH, 759 pp.

- Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen, J. R.** 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera), using a polyphasic approach. *Preslia* 86(4): 295–335.
- Kozlov A. M., Darriba D., Flouri T., Morel B., Stamatakis A.** 2019. RAxML-NG: a fast, scalable and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. *Bioinformatics* 35: 4453–4455. DOI: 10.1093/bioinformatics/btz305
- Maltsev Y. I., Maltseva I. A., Kulikovskiy M. S., Maltseva S. Y., Sidorov R. A.** 2019. Analysis of a new strain of *Pseudomuriella engadinensis* (Sphaeropleales, Chlorophyta) for possible use in biotechnology. *Russian Journal of Plant Physiology* 66(4): 609–617. DOI: 10.1134/S1021443719040083
- McFadden G. I., Melkonian M.** 1986. Use of Hepes buffer for microalgal culture media and fixation for electron microscopy. *Phycologia* 25(4): 551–557. DOI: 10.2216/i0031-8884-25-4-551.1
- Mikhailyuk T., Glaser K., Tsarenko P., Demchenko E., Karsten U.** 2019. Composition of biological soil crusts from sand dunes of the Baltic Sea coast in the context of an integrative approach to the taxonomy of microalgae and cyanobacteria. *European Journal of Phycology* 54(3): 263–290. DOI: 10.1080/09670262.2018.1557257
- Rambaut A.** 2018. *FigTree v.1.4.4*. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> (Accessed on 10 October 2022).
- Rambaut A., Drummond A. J., Xie D., Baele G., Suchard M. A.** 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67(5): 901–904. DOI: 10.1093/sysbio/syy032
- Saber A. A., Gontcharov A. A., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Rayan W. A., Cantonati M.** 2021. Integrative Taxonomic, Ecological and Genotyping Study of Charophyte Populations from the Egyptian Western-Desert Oases and Sinai Peninsula. *Plants* 10: 1157. DOI: 10.3390/plants10061157
- Stamatakis A., Hoover P., Rougemont J.** 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML Web servers. *Systematic Biology* 57: 758–771. DOI: 10.1080/10635150802429642

Солонгой *Mustela altaica* Pallas, 1811 в Еврейской автономной области (данные 2011–2021 гг.)

Андрей Александрович Аверин

Заповедник «Бастак», Биробиджан, 679000, Российской Федерации
Институт биологии Национальной академии наук КР,

Бишкек, 720071, Кыргызская Республика
averinbird78@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0002-3392-9663>

Аннотация. Алтайский солонгой *Mustela altaica* занесён в Красные книги Еврейской автономной и Амурской областей, Приморского и Хабаровского краёв как забайкальский солонгой *Mustela altaica raddei*. Солонгой также был включён в Красную книгу Российской Федерации 2001 г., но не вошел в ее новую версию 2021 г. В статье приводятся оригинальные данные о встречах солонгоя на территории Еврейской автономной области и отдельно в заповеднике «Бастак» за последние 10 лет, а также расчётная численность вида в области. На основании этих данных установлено, что солонгой в области находится под угрозой исчезновения. Предложены меры по охране дальневосточной популяции солонгоя и восстановлению его численности в регионе. В частности, рекомендовано изменить категорию статуса редкости вида в Красной книге Еврейской автономной области со второй на первую и восстановить солонгоя в Красной книге России с категорией статуса редкости 1 как находящегося под угрозой исчезновения.

Ключевые слова: солонгой, *Mustela altaica*, дальневосточная популяция, Еврейская автономная область, заповедник «Бастак», морфология, распространение, численность.

Altai weasel *Mustela altaica* Pallas, 1811 in the Jewish Autonomous Oblast (2011–2021 data)

Andrey A. Averin

Bastak Nature Reserve, Birobidzhan, 679000, Russian Federation
Institute of Biology, National Academy of Sciences
of the Kyrgyz Republic, Bishkek, 720071, Republic of Kyrgyzstan
averinbird78@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0002-3392-9663>

Abstract. Altai weasel, *Mustela altaica*, is listed in the Red Data Books of the Jewish Autonomous Oblast and Amur Region, Primorsky Krai and Khabarovsky Krai as Transbaikalian weasel, *M. altaica raddei* Ognev, 1928. It was included in the Red Data Book of the Russian Federation in 2001, but was not listed in its new version of 2021. This article presents original data on the Altai weasel sightings in the Jewish Autonomous Oblast and in the Bastak Nature Reserve separately over the past 10 years, as well as the estimated abundance of the species in the region. Based on these data, it was established that the Altai weasel in the region is endangered. Measures for the protection of the Far Eastern population of the Altai weasel and the restoration of its abundance in the region are proposed. In particular, it is recommended to change the rarity status of the subspecies in the regional Red Data Book from the second category to the first category and to restore the Altai weasel in the Red Data Book of Russia with the rarity status category 1 (an endangered species).

Key words: Altai weasel, *Mustela altaica*, Far Eastern population, Jewish Autonomous Oblast, Bastak Nature Reserve, morphology, distribution, abundance.

Введение

Солонгой *Mustela (Gale) altaica* Pallas, 1811 обитает в России на юге Дальнего Востока, где населяет остеинённые земли в районе Торейских озер, на Зейско-Буреинской равнине, в Амуро-Зейском междуречье, на Среднеамурской, Приханкайской низменности и в литературе обычно идентифицируется как забайкальский подвид алтайского солонгоя *M. altaica raddei* Ognev, 1928 (Юдин 1989 и мн. др.). Однако согласно последним исследованиям А. В. Абрамова – ведущего российского специалиста по семейству Mustelidae, несмотря на разрозненность популяций, вся

северная часть видового ареала на восток от оз. Балхаш представлена единым фенотипом; следовательно, дальневосточные популяции солонгоя относятся к номинативному подвиду *M. a. altaica*, а забайкальский подвид *M. a. raddei* является его синонимом (Abramov, Puzachenko 2021).

Алтайский солонгой (Altai weasel), согласно критериям Международного союза охраны природы (МСОП), находится в состоянии, близком к угрожаемому (БУ=NT – near threatened) из-за существенного сокращения численности в ходе преобразования человеком мест обитания на большей части своего ареала (Abramov 2016), что наиболее резко отразилось на дальневосточной популяции солонгоя.

Солонгой включен в Красную книгу Еврейской автономной области (2014) с категорией статуса редкости 2 как сокращающейся в численности, уязвимый вид; в Красные книги трех соседних дальневосточных регионов и в прежнюю версию федеральной Красной книги (2001) под названием «забайкальский солонгой». В Красных книгах России (2001), Амурской области (2020) и Приморского края (2005) солонгой отнесен к такой же категории статуса редкости, а в Хабаровском крае оценен как находящийся на грани исчезновения (Красная книга... 2019). При этом по последним опубликованным данным, современное состояние дальневосточной (приамурской) популяции вида в Приморском крае также является критическим, в связи с чем для новой версии краевой Красной книги солонгоя определена категория статуса редкости 1 (Юдин 2022).

Распространение и динамика численности солонгоя в Приамурье и Приморье до сих пор изучены недостаточно. Часть сведений объединена в последней публикации В. Г. Юдина (2022), где, в частности для Еврейской автономной области (ЕАО), перечислены встречи в период 1976–1985 гг.

Цель этой статьи – объединение наиболее современных данных о встречах солонгое в ЕАО и отдельно на территории заповедника «Бастак», обсуждение проблем идентификации зверьков и мер по усилению охраны солонгоя.

Материал

Основным источником сведений о распространении и численности солонгоя в ЕАО, к сожалению, стали тушки погибших особей. Другие источники информации – результаты зимних маршрутных учетов (ЗМУ) по следам в заповеднике, а также фиксация присутствия зверьков фотоловушками.

Из всех встреч в период 2011–2021 гг. только два факта встречи имеют полное подтверждение в виде коллекционного материала и фотографий тушек (рис. 1). Первой достоверной встречей стал половозрелый самец (рис. 1, слева). Он был найден 7.05.2016 сбитым на асфальтированной дороге в Ленинском р-не, в 3 км к востоку от границы с Октябрьским р-ном (N47.901134, E131.771143). Шкурка и кусочек заспиртованных тканей в пробирке были переданы в Зоологический музей Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (Зоомузей МГУ) сотруднику сектора «Орнитология» Я. А. Редькину, который, в свою очередь, отдал эти материалы в сектор «Териология» того же музея (ID – S-197965 <https://rusmam.ru/data/view?id=44464>).

Мясная тушка с костями без шкуры была передана сотруднику Лаборатории экологии, генетики и эволюции Института комплексного анализа региональных проблем (ИКАРП) ДВО РАН (г. Биробиджан) Л. В. Капитоновой.

Второй достоверной встречей стала молодая самка (рис. 1, справа). Она была убита 1.07.2020 примерно в месячном возрасте дальневосточным аистом *Ciconia*



Рис. 1. Мертвые солонгои, найденные в Ленинском р-не ЕАО: слева – взрослый самец, 7.05.2016; справа – молодая самка, 1.07.2020 (фото автора).

Fig. 1. Dead Altai weasels found in the Leninsky District of the Jewish Autonomous Oblast: left – adult male, May 7, 2016; right – young female, July 1, 2020 (photo by the author).

boyaciana (Swinhoe, 1873) или серой цаплей *Ardea cinerea* (Linnaeus, 1758) на грунтовой сельскохозяйственной дороге в Ленинском р-не к северу от пос. Башмак (N47.964901, E132.038819). Подъехав на автомобиле, я вспугнул группу этих птиц, обнаружив на месте их скопления ещё тёплого солонгоя. Целая тушка этой молодой самки была заморожена и отдана в Зоомузей МГУ сотруднику сектора «Орнитология» Я. А. Редькину, который, в свою очередь, передал её сотрудникам сектора «Териология» того же музея (ID – S-207552, <https://rusmam.ru/data/view?id=131732>).

Результаты и обсуждение

Внешняя морфология и проблемы идентификации

Как видно по фотографиям мёртвых зверьков (рис. 1), в окраске летнего меха солонгоя достаточно чётко проявляются две разграниченные зоны. В летнем наряде выделяются бурые (коричневые) тона, образованные окраской концов направляющих волос, которые, возвышаясь над плотным ярко-оранжевым слоем пуховых волос, создают палевый общий тон окраски спины. При этом верх мордочки полностью чёрный, а центральная часть спины несколько темнее по сравнению с боками.

На животе преобладают жёлто-оранжевые тона, образуемые как вершинами направляющих волос, так и пуховыми. Хвост поверху окрашен в тон туловища (несколько бледнее). Нижняя сторона хвоста палевая. В целом хвост несколько бледнее туловища, но сохраняется сходство окраски и её двухцветность. Наружная сторона ног палевая, в направлении книзу меняющаяся на ярко-палевую, при этом пальцы немного светлее. Опорная часть ног светло-серая. В качестве индивидуальных отклонений отмечено нарастание интенсивности оранжевых тонов на горле, на груди и в паху, где встречаются участки светлых волос, которые образуются с расширением светлой зоны пуховых волос.

На голове лицевая часть чёрная (тёмно-коричневая или тёмно-серая) почти до уровня ушей с постепенным переходом в общую окраску туловища. Подбородок

и линия губ покрыты светло-серым волосом. Выраженная лицевая маска отсутствует. Губы и подбородок почти белые, контрастно выделяющиеся на общем фоне головы. Подушки лап летом открыты. Мочка носа и мозоли ног тёмные по краям и розовые в центре. Глаза чёрные, вибриссы бурые у основания с палевыми вершинами, когти светлые (ближе к белым).

Неспециалисту бывает трудно отличить солонгоя от колонка. Так, государственным инспектором заповедника «Бастак» И. Л. Полковниковым были представлены фотографии похожего на солонгоя мелкого куньего (рис. 2), сделанные 9–15 октября 2016 г. фотоловушкой, установленной в квартале 126 заповедника «Бастак» (N48.987043, E132.894298). Длина тела зверька составляет около 25–30 см, на что указывает сравнение его фото с изображениями птиц и белки, сделанных той же камерой. Мордочка зверька вся чёрная, а остальное тело рыжее, без светлых участков на брюхе и нижней челюсти, а также нет кисточки на хвосте (рис. 2), которая хорошо выражена у двух погибших солонгоеев (рис. 1). Однаково рыжая окраска тела и чёрно-белая маска характерна именно для колонка. Исходя из выше-сказанного, можно заключить, что фотоловушка засняла в заповеднике не солонгоя, как посчитал инспектор, а именно колонка *Mustela (Kolonokus) sibirica* Pallas, 1773 с нетипичной окраской мордочки.

Распространение

Помимо приведённых выше двух достоверных фактов встреч солонгоеев в ЕАО в 2016 и 2020 гг. имеются косвенные доказательства их присутствия в регионе в виде следов на снегу и устных свидетельств (рис. 3).



Рис. 2. Изображения с фотоловушки в заповеднике «Бастак», октябрь 2016 г.
Fig. 2. Pictures made by camera traps in the Bastak Nature Reserve, October 2016.

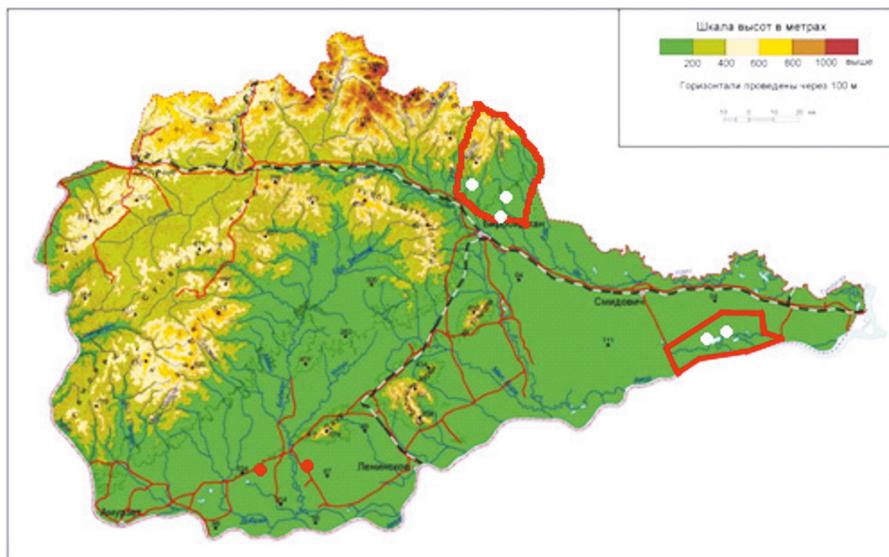


Рис. 3. Места встреч солонгоя в Еврейской автономной области в период 2011–2021 гг.: красные точки – достоверные встречи (находки мертвых зверьков); белые точки – предположительные встречи. Границы заповедника «Бастак» обозначены красным.

Fig. 3. Altai weasel sighting places in the Jewish Autonomous Oblast during 2011–2021: red dots – the dead animal finds; white dots – supposed finds. The boundaries of the Bastak Nature Reserve are marked in red.

Следы, которые оставляют солонгояи, по размерам меньше следов колонка и американской норки, но больше, чем у ласки, и наиболее сходны со следами горностая, который в ЕАО не известен (рис. 4).

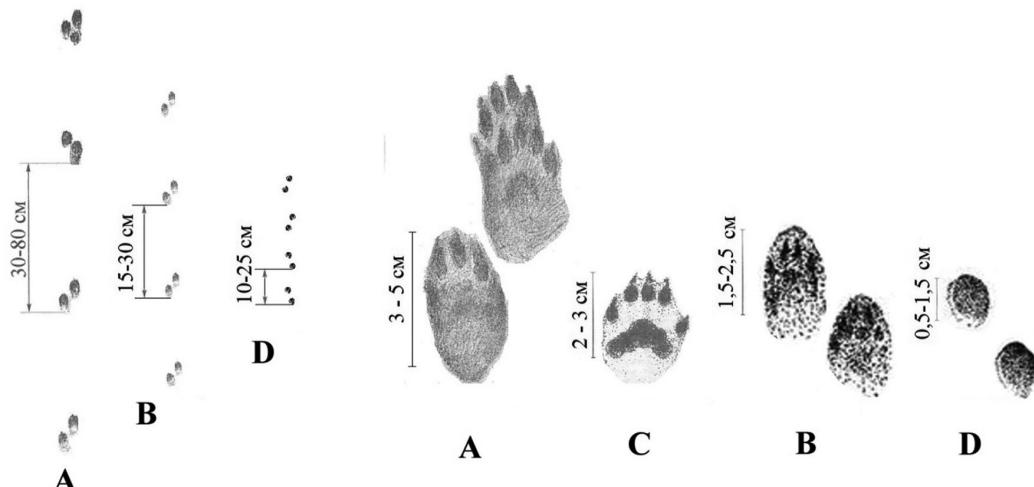


Рис. 4. Схематичное изображение следов и следовых дорожек на снегу мелких куньих по П. Г. Ошмарину и Д. Г. Пикунову (1990) с оригинальными дополнениями: А – колонок; В – солонгой; С – американская норка; Д – ласка.

Fig. 4. Schematic representation of traces tracks on the snow of small mustelids according to P. G. Oshmarin and D. G. Pikunov (1990) with original editions: A – Siberian weasel; B – Altai weasel; C – American mink; D – least weasel.

При каждой встрече следов мелких куньих особенно на лугах и оstepнённых участках мы осматривали как сами следы, так и следовые дорожки (рис. 4). Колонок оставляет относительно крупные, широко расставленные следы, совершая длинные переходы по снегу, обычно не менее 100 м. Ласка имеет следы «мышного» размера, почти не оставляет росчерков хвостом на снегу (ее хвост очень короткий) и не совершает длительных переходов по снегу (обычно менее 5–20 м). Часто в местах обитания ласки можно заметить следовые дорожки после её удачной охоты, когда она тащила добытого мышевидного грызуна. На месте охоты ласки появляется окровавленное утрамбованное место, от которого вдоль следов тянется длинная глубокая полоса.

Что касается солонгоя, его следы идентифицировали по следующим критериям: длина между следами от 15 до 30 см, отдельные следы более 1.5 см и менее 3 см, дистанция следовых дорожек как у колонка – от 20 до нескольких сот метров, особенно на открытых участках без кустов; периодически при мягком снеге отмечается слабый росчерк хвоста на следовой дорожке. В ходе проведения ЗМУ в заповеднике «Бастак» нами были отмечены именно такие следы на снежном покрове (рис. 3). В кластере «Центральный» следы солонгоя были зарегистрированы в феврале 2011 г., в феврале 2016 г. и в ноябре 2020 г. При пересчёте встречаемости следов на площадь кластера примерная численность солонгоеов составила в эти годы 1.2 и 21 особи, соответственно. Также следы солонгоя отмечены в декабре 2021 г. в кластере «Забеловский». При пересчёте числа двух встреч следов на площадь кластера численность зверьков составила от 1.8–1.9 до 18–19 особей.

В ходе опроса государственные инспекторы охраны природы заповедника «Бастак» сообщили о нескольких встречах мелких куньих, по описанию похожих на солонгоеов. Одиночная особь была замечена в заповеднике «Бастак» госинспектором Ю. Ю. Шониным в декабре 2012 г. из автомобиля на перекрёстке автодорог Кукан-Биробиджан и Чита-Находка (автотрасса «Амур») у песчаного карьера в 1 км к югу от охранной зоны заповедника «Бастак» (N48.836083, E132.986957). Три года спустя, в декабре 2015 г. госинспекторы Ю. Ю. Шонин и И. Л. Полковников встретили другую особь на дороге южнее г. Дубовая Сопка (N48.960070, E132.883581). Эти два факта наряду со следами отмечены на карте заповедника как предположительные места встреч (рис. 3).

Места обитания

Безлесные равнины и предгорья – обычные места обитания солонгоеов, тяготеющих к оstepнённым пространствам, оврагам и зарослям высокотравья, поросшим кустарниками предгорьям (Юдин 2022). По нашим наблюдениям, зверьки также выбирают для жизни участки растительности вдоль полевых дорог и берегов водоемов.

Типичные ландшафты Ленинского р-на ЕАО, где в 2016 и 2020 гг. были найдены мертвые солонгой (рис. 1), представляют равнинную территорию с сырьими лугами, стоячими водоёмами, многочисленными соевыми полями и полевыми дорогами и полями, и лишь изредка встречающимися небольшими участками ивовых зарослей и дубово-черноберёзовых редколесий (рис. 5). Эта так называемая приамурская прерия занимает большую часть долины р. Биджан кроме самых верховий. Предположительные, т. е. материально не подтверждённые, места встреч солонгоеов в ЕАО в период 2011–2021 гг. также расположены на равнине и лишь одно из пяти – в предгорьях (рис. 3).



Рис. 5. Типичные ландшафты Ленинского р-на ЕАО в местах находок мертвых солонгоев (фото автора).

Fig. 5. Typical landscapes of the Leninsky District of the Jewish Autonomous Oblast where dead Altai weasels were found (photo by the author).

Численность

Общая численность и плотность солонгоев на территории заповедника «Бастак» рассчитана по косвенным данным (фиксированию следов на снегу) в ходе ЗМУ за период с 2011 по 2022 гг. За это время было пройдено 4861 км ЗМУ, и лишь на 10% протяжённости маршрута были отмечены следы, которые можно было отнести к солонгою. Для подсчёта использованы две разные формулы, давшие результаты 0.017 и 0.027 особей/км². Первая цифра получена классическим методом А. Н. Формозова (Формозов 1932) по следующей формуле:

$$Z = S / md,$$

где Z – число особей на 1 кв. км;

S – число пересечённых следов;

d – средняя длина суточного следа в км;

m – длина учётного маршрута в км.

Метод основан на том, что число особей на 1 км² прямо пропорционально числу пересечённых следов и обратно пропорционально длине учётного маршрута и средней длине следа, т. е. суточного хода зверя, что для солонгоя, по личным наблюдениям, составляет около 0,6 км.

Вторая, несколько большая цифра плотности вида получена более современным методом Н. Г. Челинцева (Челинцев 2000):

$$D = \pi/2 \cdot x/2ml,$$

где x – кол-во пересечений;

m – длина учётного маршрута;

l – средняя длина суточного следа.

Усреднённая и округлённая в меньшую сторону плотность солонгоев на территории заповедника, составляющая 0.02 особей/км², использована для подсчёта общей численности зверька. Пригодная площадь для обитания вида в заповеднике «Бастак» занимает около 82 км², а в ЕАО – от 5000 до 10 000 км² (остепнённые и сырые луга, поля, участки мелколиственных и дубово-черноберёзовых редколесий, ивовые заросли, придорожные и прибрежные полосы растительности на равнинах). Исходя из данных ЗМУ, рассчитанной плотности вида в заповеднике и площади пригодных

для обитания солонгоя участков, максимальное число особей в ЕАО в последние годы не превышает 100–200 особей. Это очень мало, особенно с учётом того, что в разные годы численность популяций солонгоя может изменяться в 4–5 раз в зависимости от численности их жертв (Abramov 2016).

Заключение

Таким образом, в настоящее время в ЕАО солонгой является очень малочисленным, практически исчезающим видом. Это же можно сказать про остальную территорию Приамурья и Приморья, где выделяются три разрозненных очага обитания вида: 1 – Амуро-Зейское междуречье (Шимановский, Тыгдинский, Свободненский р-ны) и левобережье Амура вниз до устья р. Архара в Амурской области; 2 – бассейны рек Бира и Биджан, заповедник «Бастак» в ЕАО; 3 – западное Приханковье в Приморском крае, где солонгой наиболее редок (Юдин 1989, 1922). При этом, несмотря на прежнюю (до середины прошлого века) высокую численность в Амурской области (Юдин 1989, 2022), сейчас солонгой здесь стал также крайне редким даже на охраняемых природных территориях. На официальном сайте Хинганского заповедника по этому поводу сообщается следующее (<http://www.khingan.ru/fauna.php?name=4&page=2>): «С момента организации заповедника сведений о находках вида на территории или в окрестностях не поступало».

В связи с вышесказанным, присоединяясь к мнению ведущего специалиста по хищным зверям Дальнего Востока В. Г. Юдина (2022) о том, что исключение солонгоя из Красной книги РФ (2021) ошибочно. Он должен находиться не только в региональных, но и в российском федеральном Красном списке как исчезающий вид с категорией статуса редкости 1. Необходимо организовать специальные исследования солонгоя в бассейне р. Амур, чтобы регулярно получать данные о состоянии вышеперечисленных очагов его обитания. Также следует усилить меры по охране мест обитания зверька. Кроме того, учитывая способность вида хорошо размножаться в неволе (Юдин 1989), решающей мерой по восстановлению численности вида может стать создание вольерной размножающейся группировки в пределах одного из субъектов юга Дальнего Востока России с последующим выпуском животных в подходящие места обитания в пределах охраняемых природных территорий в Амурской области, ЕАО, Хабаровском и Приморском краях.

В заключение хочу обратиться ко всем, кто ознакомился с данной статьей и проводит исследования или природоохранные мероприятия на территории ЕАО (и не только), с просьбой осматривать сбитых на дорогах диких животных, фотографировать их и отсыпать если не тушки, то хотя бы фотографии знакомым специалистам. Это существенно помогает выявлять наличие и реальную численность редких видов животных и, в том числе, исчезающих из нашей природы солонгоеев.

Литература (References)

Красная книга Амурской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов (официальное издание, 2-е). 2020. – Благовещенск: изд-во Дальневост. гос. аграр. ун-та, 502 с. ([*Red Data Book of Amur Region. Rare and endangered species of animals, plants and fungi. Official 2nd Edition*]. 2020. – Blagoveshchensk: izd-vo Dalnevost. agrar. un-ta, 502 pp. [In Russian].)

Красная книга Еврейской автономной области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Официальное издание. 2014. – Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 183 с. ([*Red Data Book of Jewish Autonomous Oblast': rare and endangered species*

- of animals. Official edition]. 2014. – Birobidzhan: Institute of Complex Analysis of Regional Problems, Russian Academy of Sciences, 183 pp. [In Russian].)*
- Красная книга Приморского края: Животные. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Официальное издание. 2005. – Владивосток: АВК «Апельсин», 408 с. ([Red Data Book of Primorsky Krai. Animals. Rare and endangered species of animals. Official edition]. 2005. – Vladivostok: AVK Apelsin, 408 pp. [In Russian].)*
- Красная книга Российской Федерации. 2001. – М.: ACT, Астрель, 862 с. ([Red Data Book of the Russian Federation]. 2021. – Moscow: ATS, Astrel, 862 pp. [In Russian].)*
- Красная книга Российской Федерации, том «Животные». 2-е издание. 2021. – М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 1128 с. ([Red Data Book of the Russian Federation, vol. Animals. The second edition]. 2021. – Moscow: FGBU VNII Ecologiya, 1128 pp. [In Russian].)*
- Красная книга Хабаровского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений, грибов и животных. Официальное издание. – Воронеж: Фаворит, 604 с. ([Red Data Book of Khabarovsk Territory. Rare and endangered species of plants, fungi and animals. Official edition]. 2019. – Voronezh: Favorit, 604 pp. [In Russian].)*
- Ошмарин П. Г., Пикунов Д. Г.** 1990. Следы в природе. – М.: Наука, 296 с. (**Oshmarin P. G., Pikunov D. G.** 1990. [Footprints in nature]. – M.: Nauka, 296 pp. [In Russian].)
- Формозов А. Н.** 1932. Формула для количественного учета млекопитающих по следам // *Зоол. журн.* Т. 11. Вып. 2. С. 66–69. (**Formozov A. N.** 1932. [Formula for counting mammals by footprints]. *Zoologichesky Zhurnal* 11(2): 66–69. [In Russian].)
- Челинцев Н. Г.** 2000. Математические основы учета животных. – М.: Изд-во ГУ Центрохоконтроль, 431 с. (**Chelintsev N. G.** 2000. [Mathematical foundations of animal accounting]. – M: Izd-vo GU Tsentrhotkontrol, 431 pp. [In Russian].)
- Юдин В. Г.** 1989. Солонгой // Редкие позвоночные животные Дальнего Востока и их охрана. – Л.: Наука, с. 202–204. (**Yudin V. G.** 1989. [Mountain weasel]. In: [Rare vertebrates of the Far East and their protection]. – Leningrad: Nauka, pp. 202–204. [In Russian].)
- Юдин В. Г.** 2022. Солонгой *Mustela (Gale) altaica* Pallas, 1811 на Дальнем Востоке России // *Биота и среда природных территорий*. Т. 10. № 3. С. 5–16. (**Yudin V. G.** 2022. [Mountain weasel *Mustela (Gale) altaica* Pallas, 1811 in the Russian Far East. *Biota and Environment of Natural Areas* 10(3): 5–16. [In Russian].)
- Abramov A. V.** 2016. *Mustela altaica*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T41653A45213647. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41653A45213647.en>*
- Abramov A. V., Puzachenko A. Yu.** 2021. A cranial variation in the Altai weasel *Mustela altaica* (Carnivora, Mustelidae) and its possible taxonomic implications. *Journal of Mammalogy* 102(6): 1605–1618. DOI:10.1093/jmammal/gyab112

О вероятности восстановления гнездовой группировки лебедя-шипуна *Cygnus olor* в Приморском крае

Юрий Николаевич Глущенко¹, Сергей Григорьевич Сурмач^{2✉},

Ирина Владимировна Маслова³, Валерий Павлович Шокрин⁴

¹ Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, 690041,
Российская Федерация

^{2,3} Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток, 690022, Российская Федерация

² АНО Общество сохранения диких животных,
Владивосток, 690000, Российская Федерация

⁴ Объединённая дирекция Лазовского заповедника им. Л. Г. Капланова и национального
парка «Зов тигра», пос. Лазо, 692890, Приморский край, Российская Федерация.

¹ yu.gluschenko@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0001-9776-3167>

^{2✉} ussuriland@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0002-2250-0546>

³ irinarana@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0002-6240-3812>

⁴ shokhrin@mail.ru

Аннотация. В связи с участившимися регистрациями лебедя-шипуна *Cygnus olor* на территории Приморского края обсуждается текущий региональный статус вида и перспективы восстановления его гнездовых группировок на оз. Ханка и в низовьях р. Туманная, утраченных еще в первой половине прошлого века. Показано, что рост численности шипуна в период миграции, как в российском, так и в северо-корейском секторах трансграничного водно-болотного угодья «дельта р. Туманная» (Tumen R. Delta) обусловлен не общим восстановлением восточной популяции вида, а перераспределением птиц на зимовках. Смещение части зимующей группировки из традиционных мест, расположенных на китайском побережье Желтого моря, на восточное побережье Корейского полуострова позитивно отразилось также и на мощности северо-китайско-корейского миграционного потока шипуна, идущего через южное Приморье с ключевым стоповером в низовьях р. Туманная. Показана позитивная роль Хасанского природного парка в сохранении этого вида, а также недостатки в управлении данной территорией, преодоление которых увеличит шансы на восстановление утраченной гнездовой группировки. Перспективы скорого возврата шипуна на гнездование на оз. Ханка оценены как низкие в связи с тем, что этот район находится за пределами его основного миграционного потока.

Ключевые слова: лебедь-шипун, *Cygnus olor*, Приморский край, дельта р. Туманная, стоповер, восстановление гнездовий.

On the probability of restoring a mute swan (*Cygnus olor*) nesting group in Primorsky Krai

Yury N. Gluschenko¹, Sergey G. Surmach^{2✉}, Irina V. Maslova³, Valery P. Shokhrin⁴

¹ Pacific Geographic Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, 690041, Russian Federation

^{2,3} Federal Scientific Center of the Far East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of
the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation

² ANO Wildlife Conservation Society, Vladivostok, 690000, Russian Federation

⁴ United Administration of the Lazovsky Nature Reserve and Zov Tigra National Park, Lazo,
692890, Primorsky Krai, Russian Federation

¹ yu.gluschenko@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0001-9776-3167>

^{2✉} ussuriland@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0002-2250-0546>

³ irinarana@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0002-6240-3812>

⁴ shokhrin@mail.ru

Abstract. Due to an increased number of mute swan, *Cygnus olor*, records in Primorsky Krai, this paper discusses current regional status of this species and the prospects to restore its nesting groups in Lake Khanka

and in the lower reaches of the Tumen River, which were lost in the first half of the 20th century. It is shown that the increase in the number of mute swans during migration both in the Russian and the North Korean sectors of the Tumen River Estuary transboundary wetland is not due to the general increasing of the eastern population of the species, but to the redistribution of birds on wintering grounds. The partial shift of the wintering group from traditional places located on the Chinese coast of the Yellow Sea to the eastern coast of the Korean Peninsula also had a positive effect on the strength of the Northeast China – Korean Peninsula flyway of mute swans, which passes through southern Primorye with a key stopover site in the lower reaches of the Tumen River. The positive role of the Khasansky Nature Park in the conservation of this species is shown, as well as its management shortcomings, which, when overcome, will increase the chances of restoring a nesting group of mute swans there. Lake Khanka is located outside the main migration route of the species, therefore the authors think it is unlikely for a nesting group to appear there any time soon.

Keywords: Mute swan, *Cygnus olor*; Primorsky Krai, Tumen wetland, stopover, nesting restoring.

Введение (история проблемы)

Локальные гнездовые группировки лебедя-кликуна *Cygnus cygnus* (Linnaeus, 1758) и лебедя-шипуна *C. olor* (J. F. Gmelin, 1789), имеющие отношение к территории Приморского края, находятся на периферии видовых ареалов. Для кликуна – это юго-восточный предел современного распространения, для шипуна – северо-восточная граница гнездования в прошлом. История этих группировок драматична и выяснена лишь в самых общих чертах. Во второй половине XIX столетия оба вида в Приморье гнездились, при этом кликун – только в бассейне р. Уссури, в частности на озере Ханка (Пржевальский 1870), а шипун, помимо этого района, ещё и на крайнем юго-западе Приморья (Taczanowski 1891–1893). Впоследствии многие десятилетия лебедей на гнездовании в Приморье никто из орнитологов не фиксировал (Шульпин 1936; Воробьев 1954; Панов 1973). Лишь в 1962–1963 гг. кликуны стали снова наблюдаться на Ханке в гнездовой период (Поливанова 1971), а в конце 1970-х годов здесь впервые обнаружили их гнёзда (Глушенко 1981, 1990). Шипун, судя по динамике встреч в последнее десятилетие, только сейчас начинает возвращаться в регион, пока что в качестве регулярного пролетного и редкого летающего вида, с неочевидной перспективой восстановления на гнездовании.

Л. М. Шульпин (1936) связывает исчезновение гнездовий лебедей на озере Ханка с естественным обмелением этого водоёма. Действительно, сроки его работы (1926–1928 гг.) совпали с периодом минимального уровня воды в озере, однако, факт гнездования здесь лебедя-кликуна, датированный 1980-м годом (Глушенко 1981), при сходных гидрологических условиях, эту гипотезу не поддерживает. Веской причиной прекращения гнездования обоих видов лебедей могло стать мощное хозяйственное освоение Приморья, сопровождавшееся значительным ростом населения и, как следствие, усилением фактора беспокойства в местах размножения этих весьма осторожных (по меньшей мере, в тот период) птиц. Процесс освоения затронул, как бассейн оз. Ханка, так и юго-запад Приморья – район доказанного гнездования лебедя-шипуна в прошлом.

Современное состояние проблемы

Одной из предпосылок восстановления ханкайских гнездовий кликуна, на наш взгляд, могло стать наличие идущего через эту территорию достаточно мощного миграционного потока этих птиц. В качестве основателей восстанавливющейся гнездовой группировки, по нашему мнению, могли выступить летающие здесь лебеди, отстающие от основной массы мигрантов в ходе весеннего пролета. Такие задержки (или преднамеренное прерывание миграции) характерны для неполовозрелых особей многих представителей водоплавающих и околоводных птиц. Вероятно, именно так обстояло дело и с кликунами на оз. Ханка. Косвенным тому

подтверждением служит тот факт, что в конце прошлого века, помимо 1–3 гнездящихся пар, здесь регулярно проводили лето до 30 неполовозрелых особей, не приступающих к размножению (Глущенко и др. 1995). Крайне медленные темпы восстановления кликуна в Приморье (стабилизация на уровне менее 10 гнездящихся пар) на фоне общего роста численности вида в Азии, на наш взгляд, могут объясняться тем, что приморская группировка имеет общие корни не с процветающей северной популяцией, а с малочисленной, приуроченной к сходным широтам (до 50° с. ш.) на территории северного Китая и Монголии. Это косвенно подтверждается данными GPS-слежения (Ao et al. 2020).

Лебедь-шипун, из-за отсутствия выраженного миграционного потока, подобного рода восстановительным потенциалом не располагал. Крайне редкие регистрации вида во второй половине прошлого века, на фоне общей депрессии восточно-азиатской популяции, традиционно классифицировались как случайные залёты (Белопольский 1955; Шибаев 1971; Панов 1973; Назаров 1986; Лаптев, Медведев 1995; Глущенко 1996; Горчаков 1996; Елсуков 1999; 2013). Участившиеся в последнее десятилетие встречи шипунов, информация о которых приводится ниже, изначально воспринимались нами как следствие роста популяции. Однако результаты GPS-слежения за миграцией птиц, помеченных на местах гнездования во внутренней Монголии (Meng et al. 2020), заставляют по-иному посмотреть на природу этих залетов и на перспективы возврата вида на гнездование в Приморье (рис. 1).

Согласно этим данным, на Дальнем Востоке Азии выделяют три кластера с точки зрения локализации мест зимовок и пролетных путей лебедя-шипуна:

1. Зимовки на побережье Восточного Китая, образованные лебедями, происходящими из нижнего течения реки Селенги в России, Центральной Монголии и Внутренней Монголии в Китае. Здесь в 2014–2015 гг. было учтено 403 особи, но в каждую из последующих зим – менее 30 птиц. Ввиду отсутствия систематических учетных данных, эту группировку консервативно оценивают в 400 особей.

2. Лебеди-шипуны, относящиеся к корейской зимовочной группировке, – это особи, проводящие лето на северо-востоке Внутренней Монголии (Китай) и в Приамурье (на границе Китая и России) и зимующие вдоль Корейского полуострова. Они плохо охвачены учетами в Южной Корее (побережье Желтого моря), и совершенно не учитываются на недавно выявленных зимовках, расположенных на япономорском побережье Северной Кореи.

3. Интродуцированная оседлая популяция в Японии численностью около 240 особей.

Совокупно восточно-азиатская группировка оценивается в 1000 особей (Meng et al. 2020), по более ранним данным – в 1000–3000 птиц (Wetlands International 2019). К точности этих данных можно относиться по-разному, но важно подчеркнуть, что они свидетельствуют об отсутствии позитивного тренда в рассматриваемой популяции, поэтому природу участившихся встреч шипуна в Южном Приморье следует увязывать с чем-то другим. На наш взгляд, более логичным объяснением является гипотеза с перераспределением птиц на зимовках (ближе к границам Приморья) и формированием нового (или восстановлением исторического) миграционного пути, затрагивающего нашу территорию.

Действительно, новейшие данные об особенностях миграции шипуна на востоке континента (Meng et al. 2020), весенней численности на крайнем севере Корейского п-ова (Seliger, Ramachrishna 2014) и наши находки в Приморье однозначно указывают на наличие в этом регионе устойчивого миграционного потока с ключевым

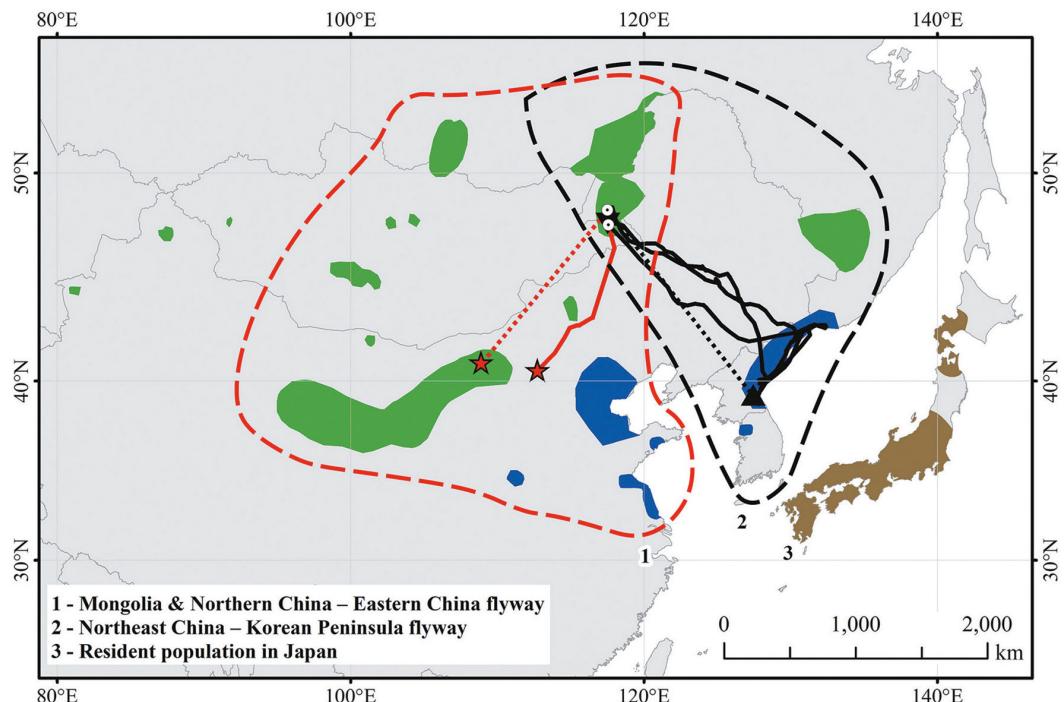


Рис. 1. Предварительная реконструкция пролетных путей лебедя-шипуна в Восточной Азии (по Meng et al., 2020): 1) пролетный путь из Монголии и Северного Китая в Восточный Китай (красный пунктир: птицы, летающие в низовьях р. Селенга, Россия; центральной Монголии и внутренней Монголии, Китай; зимующие на восточном побережье Китая); 2) пролетный путь северо-восточный Китай–Корейский п-ов (черный пунктир: птицы, летающие во Внутренней Монголии, Китай и Приамурье, на российско-китайской границе; зимующие на Корейском п-ове); 3) оседлая популяция в Японии (показана коричневым цветом).

Fig. 1. Preliminary assessment of flyways used by the Mute Swan in East Asia (from Meng et al., 2020): 1) the Mongolia and Northern China–Eastern China flyway (red dashed line; birds mainly summered in the lower reaches of the Selenga R., Russia, in central Mongolia, and in Inner Mongolia, China, and winter on the eastern coast of China); 2) the Northeast China–Korean Peninsula flyway (black dashed line; birds summered in Inner Mongolia, China, and the Amur R. region on the Chinese-Russian border, and winter on the Korean Peninsula); 3) the resident population in Japan (shown in brown).

стоповером в низовье р. Туманная. Природоохранная значимость данной территории общеизвестна и является предметом особого внимания на уровне ООН (программа NEASPEC) и правительства сопредельных государств, в последние десятилетия значительно продвинувшихся по пути создания приграничных охраняемых территорий, выступающих в качестве национальных кластеров единого трансграничного водно-болотного угодья международного значения «дельта реки Туманная» (Tumen River Delta). Это Расонский заповедник (Rason Migratory Bird Reserve) в Северной Корее (КНДР) (2014 г.), национальный парк в Китае (Fangchuan National Park) (2012 г.) и на российской территории – Хасанский природный парк (1997 г.).

Методом Gps-слежения выявлено два ключевых для шипуна водоема в границах этого ВБУ: это полу-солоноводные лагуны Тонбон на северо-корейской территории и оз. Птичье (Тальми) – на российской, расположенные в 20 км друг от друга (Meng et al. 2020). Одна из меченых птиц продемонстрировала устойчивую привязанность

к ним в ходе двух сеансов миграции (две весны и две осени) и выступила индикатором важности данной территории для вида. Представление о численности дают фрагментарные данные визуальных наблюдений. Так, в период с 26 по 28 марта 2014 г., участники международного экспресс-учёта птиц зарегистрировали на двух лагунах Расонского птичьего заповедника 106 особей шипунов, что составляет 7% всей популяции вида, сосредоточенной в Восточной Азии (Seliger, Ramacrishta 2014). В российском (левобережном) секторе дельты р. Туманная в прошлые годы этих лебедей регистрировали несколько раз в середине XX века: трёх птиц, с высокой долей вероятности отнесённых к этому виду, наблюдали 30 марта 1962 г. (Шибаев 1971); группу из 6 особей встретили весной 1962 г.; двух птиц отметили 2 марта 1964 г. (Панов 1973), а одна особь провела здесь всё лето в 1971 году (Назаров 1986). В 2021 году группу, состоящую из 12 лебедей-шипунов, мы наблюдали 26–28 апреля на лагунной протоке в окрестностях горы Голубиный Утёс (рис. 2). Судя по окраске оперения, форме и окраске клюва, а также передней части головы, вся стая состояла из неполовозрелых птиц (рис. 3).

Дальнейшие наблюдения за этой группой были прекращены, но, по сообщению директора туристической базы «Край трёх границ», расположенной у подножья Голубиного Утёса, А. А. Барсукова, птицы держались там же 6 и 7 мая 2021 г. В целом, в текущем столетии частота регистраций этого вида на юге Приморского края явно возросла. Так, помимо вышеупомянутого наблюдения, лебедь-шипун (одиночка в составе стаи лебедей из 300 особей) был встречен 6 апреля 2014 г. в бухте Мелководная (Хасанский район) (Nazarenko et al. 2016). Взрослую птицу, которая держалась несколько дней, сняли на видео 14 мая 2014 г. в бухте Соколовская (окрестности пос. Преображенение, Лазовский район) (рис. 4). Ещё двух взрослых особей наблюдали 21 июня 2021 г. (рис. 5) в бухте Валентин (Лазовский район).

Наконец, в 2022 году одиночных взрослых лебедей-шипунов (не исключено, что это была одна и та же особь) встретили на северо-востоке Приморского края в окрестностях пос. Амгу (Тернейский р-н) 5 июля и 25 сентября (рис. 6).

Основные причины и пути решения проблемы

Следует отметить, что все это – прибрежные районы, при этом, несмотря на определённый рост числа встреч, количество лебедей-шипунов, наблюдавшихся в Приморье в текущем столетии, не идёт ни в какое сравнение с той численностью, которую указывают для сопредельной территории КНДР. Главная причина



Рис. 2. Часть группы лебедей-шипунов *Cygnus olor* в окрестностях горы Голубиный Утёс (Хасанский р-н, природный парк «Хасанский»). Фото И. В. Масловой, 26 апреля 2021 г.

Fig. 1. Part of a group of mute swans *Cygnus olor*. Surroundings of Mount Golubiny Utyos (southwest of Primorsky Krai, Khasansky Nature Park), April 26, 2021. Photo by I. V. Maslova.



Рис. 3. Часть группы лебедей-шипунов *Cygnus olor* у юго-западной границы Приморского края. Фото И. В. Масловой и Ю. Е. Дочевого, 28 апреля 2021 г.
Fig. 3. Part of a group of mute swans (*Cygnus olor*). Extreme southwest of Primorsky Krai, April 28, 2021. Photo by I. V. Maslova and Yu. E. Dochev.

такой разницы (не в пользу Приморского края), безусловно, кроется в человеческом факторе. Вышеупомянутые ООПТ густонаселенных соседних стран стали центрами притяжения значительных инвестиций и развития экологического туризма. Режим строгой охраны и биотехнические мероприятия, в том числе усилия по искусственной подкормке, спровоцировали мощный рост численности останавливающихся здесь водоплавающих и околоводных птиц. На этом фоне ситуация в российском секторе этого трансграничного водно-болотного угодья выглядит удручающей. На большей ее части, в том числе и на территории природного парка «Хасанский», разрешены спортивная и любительская охота – виды деятельности, полностью запрещенные



Рис. 4. Лебедь-шипун *Cygnus olor* в бухте Соколовская (Лазовский р-н, окрестности пос. Преображене). Фото О. Н. Дробаха, 14 мая 2014 г.
Fig. 4. Mute swan (*Cygnus olor*). Sokolovskaya Bay (around Preobrazhenie village, Lazovsky District). May 14, 2014. Photo by O. N. Drobach.



Рис. 5. Взрослые лебеди-шипуны *Cygnus olor* в бухте Валентин, Японское море (Лазовский р-н). Фото А. Ю. Куликовой, 21 июня 2021 г.

Fig. 5. Adult mute swans (*Cygnus olor*). Valentine Bay, Sea of Japan (Lazovsky District). June 21, 2021. Photo by A. Yu. Kulikova.



Рис. 6. Взрослые лебеди-шипуны *Cygnus olor* в бухте Амгу (окрестностях пос. Амгу, Тернейский район): 1 – фото А. В. Вялкова, 5 июля 2022 г.; 2 – фото А. В. Маркива, 25 сентября 2022 г.

Fig. 6. Adult mute swans (*Cygnus olor*). Amgu Bay (around Amgu village, Terneisky District). July 1–5, 2022, photo by A. V. Vyalkov, September 2–25, 2022, photo by A. V. Markiv.

на прилегающих территориях соседних государств. Охота сопровождается многочисленными случаями браконьерства (Глущенко и др., 2010) и зачастую становится источником пожаров, при которых птицы лишаются естественных местообитаний, условий отдыха и кормления. Фактор охоты спровоцировал переток значительной доли мигрантов с российского сектора в зарубежные.

Помимо запрета охоты, назрела необходимость расширить площадь этого парка, по меньшей мере, до рамок водно-болотного угодья «Низовье реки Туманная (Туманган)» (Шибаев, Берсенев 2005), которое отвечает критериям Конвенции о водно-болотных угодьях международного значения (Рамсар 1971 г.). Крайне важно повысить его природоохранный статус – например, путём включения в состав национального парка «Земля леопарда». Необходимость оптимизации процессов управления этой крайне важной для водно-болотных птиц территории, включённой

в список наиболее значимых резерватов Азии (Important bird areas... 2004), много-кратно высказывалась в научной литературе (Литвиненко 1982; Литвиненко, Шибаев 1996; Шибаев, Берсенев 2005; Глушенко и др. 2009, 2010; Шибаев 2016 и мн. др.).

Заключение

Биотопически водно-болотные угодья крайнего юго-запада Приморья за последние сто лет практически не изменились, то есть они вполне пригодны для гнездования лебедя-шипуна. В настоящее время здесь наметились реальные предпосылки для возврата вида на гнездование: наличие устойчивого миграционного потока, длительные миграционные остановки для пополнения энергетических ресурсов, факты летования неполовозрелых особей. Таким образом, при значительном снижении фактора беспокойства, в первую очередь путём ограничения (локального запрета) весенней охоты на водоплавающих птиц, вполне возможно ожидать вторичного заселения этой территории лебедем-шипуном. Перспективы скорого возврата шипуна на гнездование на оз. Ханка оцениваются нами как низкие в связи с тем, что этот район находится за пределами его основного миграционного потока.

Лебедь-шипун включён в Красную книгу Приморского края (2005) с категорией статуса редкости 1. Безусловно, с таким же природоохранным статусом он должен оставаться и в её очередном издании.

Благодарности

Авторы выражают благодарность за помощь в полевых работах А. А. Барсукову (г. Владивосток), А. В. Вялкову (г. Владивосток), Ю. Е. Дочевому (г. Владивосток), О. Н. Дробаха (пос. Преображенение), А. Ю. Куликовой (с. Валентин), Д. В. Коробову (г. Уссурийск) и А. В. Маркиву (г. Владивосток).

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации; темы № 0207-2021-0007 и 121031000116-2 (the research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation; theme No. 0207-2021-0007 and 121031000116-2).

Литература (References)

- Белопольский Л. О.** 1955. Птицы Судзухинского заповедника. Ч. 2 // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 17. С. 224–265. (*Belopolsky L. O.* 1955. Birds of the Sudzukhinsky Reserve. Part 2. *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences* 17: 224–265. [In Russian].)
- Воробьёв К. А.** 1954. Птицы Уссурийского края. – М.: АН СССР, 360 с. (*Vorobiev K. A.* 1954. Birds of the Ussuriland. – Moscow, Academy of Sciences Press. 360 p. [In Russian]).
- Глушенко Ю. Н.** 1996. Обзор основных изменений в фауне гнездящихся птиц Приханкайской низменности // Биологические исследования на Горнотаежной станции. Вып. 3. – Владивосток: Дальнаука, с. 180–195. (*Gluschenko Yu. N.* 1966. The review of basic changes in fauna of birds nesting in Prikhankayskaya lowland. In: Biological investigations at the Gorno-tayozhnaya Station. Issue 3. – Vladivostok: Dalnauka, pp. 180–195. [In Russian].)
- Глушенко Ю. Н.** 1981. К фауне гнездящихся птиц Приханкайской низменности // Редкие птицы Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 25–33. (*Gluschenko Yu. N.* 1981. Nesting birds of Khanka lowland. In: Rare birds of the Far East. – Vladivostok: Far Eastern Centre of the AS USSR, pp. 25–33. [In Russian].)
- Глушенко Ю. Н.** 1990. Состояние популяции лебедя-кликуна Ханкайско-Сунгачинской низменности в 1987 г. // Экология и охрана лебедей в СССР: Матер. второго Всес. совещ. по лебедям СССР. Ч. II. – Мелитополь, с. 68–69. (*Gluschenko Yu. N.* 1990. The state of the population of the whooper swan of the Khanka-Sungacha lowland in 1987. In: Ecology and

- protection of swans in the USSR: Materials of the second All-Union Meeting according to the swans of the USSR. Part II. – Melitopol, pp. 68–69. [In Russian].)
- Глущенко Ю. Н., Кальницкая И. Н., Коробов Д. В.** 2009. Проблемы охраны японского (*Grus japonensis*) и даурского (*G. vipio*) журавлей на весеннем пролёте в Юго-Западном Приморье // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Вып. 13. – Уссурийск: изд-во УГПИ, с. 50–54. (**Gluschenko Yu. N., Kalnitzkaya I. N., Korobov D. V.** 2009. Problems of protection of red-crowned crane (*Grus japonensis*) and white-naped crane (*G. vipio*) in spring migrations in South-West of Primorye territory. In: Animals and plants of the Russian Far East. Issue 13. – Ussuriysk: UGPI, pp. 50–54. [In Russian].)
- Глущенко Ю. Н., Коробов Д. В., Кальницкая И. Н.** 2010. Некоторые природоохранные проблемы, возникающие при ведении весенней охоты на водоплавающих птиц в Юго-Западном Приморье и возможные пути их решения // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Вып. 14. – Уссурийск: изд-во УГПИ, с. 65–79. (**Gluschenko Yu. N., Korobov D. V., Kalnitzkaya I. N.** 2010. Some problems of nature protection which are related to spring hunting for waterfowl birds in South-West of Primorye and possible methods of their decision // Animals and plants of the Russian Far East. Issue 14. – Ussuriysk: UGPI, pp. 65–79. [In Russian].)
- Глущенко Ю. Н., Шибаев Ю. В., Лебяжинская И. П.** 1995. Современное состояние популяций некоторых редких видов птиц Приханкайской низменности // Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения: озеро Ханка (Труды международной научно-практической конференции). – Спасск-Дальний, с. 45–50. (**Gluschenko Yu. N., Shibaev Yu. V., Lebyazhinskaya I. P.** 1995. The current state of populations of some rare birds of the Prikhankaiskaya lowland. In: Problems of conservation of wetlands of international importance: Lake Khanka (Proceedings of the International scientific and practical conference). – Spassk-Dalny, pp. 45–50. [In Russian].)
- Горчаков Г. А.** 1996. Весенняя миграция пластиначатоклювых в устье реки Раздольная (Южное Приморье) // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. – Владивосток: Дальнаука, с. 131–143. (**Gorchakov G. A.** 1996. Spring migration of Anseriformes in the Mouth of Razdolnaya River (South Primorye). In: Birds of the Wetlands of the southern Russian Far East and their protection. – Vladivostok: Dalnauka, pp. 131–143. [In Russian].)
- Елсуков С. В.** 1999. Птицы // Кадастр позвоночных животных Сихотэ-Алинского заповедника и северного Приморья. Аннотированные списки видов. – Владивосток: Дальнаука, с. 29–74. (**Elsukov S. V.** 1999. Birds. In: Cadastre of vertebrates of Sikhote-Alin Reserve and Northern Primorye. Check-list of species. – Vladivostok: Dalnauka, pp. 29–74. [In Russian].)
- Елсуков С. В.** 2013. Птицы Северо-Восточного Приморья: Неворобынья. – Владивосток: Дальнаука, 536 с. (**Elsukov S. V.** 2013. Birds of Northeastern Primorye. Non-Passeriformes. – Vladivostok: Dalnauka, 536 pp. [In Russian].)
- Лаптев А. А., Медведев В. Н.** 1995. Птицы // Кадастр наземных позвоночных животных Лазовского заповедника. (Аннотированные списки видов). – Владивосток: Дальнаука, с. 10–42. (**Laptев A. A., Medvedev V. N.** 1995. Birds. In: Cadastre of terrestrial vertebrates of the Lazovsky Reserve. (Annotated lists of species). – Vladivostok: Dalnauka, pp. 10–42. [In Russian].)
- Литвиненко Н. М.** 1982. О необходимости охраны приустьевой части реки Туманной (Южное Приморье) как места остановки журавлей // Журавли Восточной Азии. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 92–97. (**Litvinenko N. M.** 1982. On the necessary protection of the Tumannaya River Mouth as the stopping-place of cranes. In: Cranes of East Asia. – Vladivostok: Far Eastern Centre of the AS USSR, pp. 92–97. [In Russian].)
- Литвиненко Н. М., Шибаев Ю. В.** 1996. Значение низовий реки Туманган для поддержания разнообразия птиц (Материалы для создания национального парка и представления нового водно-болотного угодья международного значения) // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. – Владивосток: Дальнаука, с. 49–75. (**Litvinenko N. M., Shibaev Yu. V.** 1996. Importance of the Lower Reaches of the Tumangan

- River for birds diversity (Materials for organization of National park and Additional Ramsar site). In: Birds of the Wetlands of the southern Russian Far East and their protection. – Vladivostok: Dalnauka, pp. 49–75. [In Russian].)
- Назаров Ю. Н.** 1986. Встречи редких птиц в Приморском крае // Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока (Труды ЗИН АН СССР, т. 150). – Л.: ЗИН РАН, с. 81–83.
- (**Nazarov Yu. N.** 1986. Occurrences of rare birds in the Primorye. In: The distribution and biology of birds of the Altai and Far East. (Proceedings of the Zoological Institute, vol. 150). – L.: ZIN RAS, pp. 81–83. [In Russian].)
- Панов Е. Н.** 1973. Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение). – Новосибирск: Наука, 376 с. (**Panov E. N.** 1973. The birds of South Ussuriland (fauna, biology, behavior). – Novosibirsk: Nauka, 376 pp. [In Russian].)
- Поливанова Н. Н.** 1971. Птицы озера Ханка (Охотничье-промышленные водоплавающие и колониальные). Ч. 1. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 239 с. (**Polivanova N. N.** 1971. The birds of Khanka Lake (Hunting-game waterfowl and colony birds). Part 1. – Vladivostok: Far Eastern Centre of the AS USSR, 239 pp. [In Russian].)
- Пржевальский Н. М.** 1870. Путешествие в Уссурийском крае в 1867–1869 гг. – СПб: изд. авт., 298 с. (**Przhevalsky N. M.** 1870. Travel in the Ussuri region in 1867–1869. – St. Petersburg: izd. avt., 298 pp. [In Russian].)
- Шибаев Ю. В.** 1971. О весенном пролёте птиц пластинчатоклювых на крайнем юге Хасанского района (Южное Приморье) // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 155–169. (**Shibaev Yu. V.** On migration of the waterfowl in the southernmost of Khasan district, Southern Primorye territory) // Ornithological researches in the south of the Far East. 1971. – Vladivostok: Far Eastern Centre of the AS USSR, pp. 155–169. [In Russian].)
- Шибаев Ю. В.** 2016. Остров Фуругельма и дельта реки Туманная // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России. – М.: РОСИП, с. 122–124. (**Shibaev Yu. V.** 2016. Furugelm Island and the delta of the Tumannaya River. In: Marine important ornithological territories of the Russian Far East. – Moscow: ROSIP, pp. 122–124. [In Russian].)
- Шибаев Ю. В., Берсенев Ю. И.** 2005. Низовье реки Туманная (Туманган) // Водно-болотные угодья России. Т. 5. Водно-болотные угодья юга Дальнего Востока России. – М.: Wetlands International. С. 109–113. (**Shibaev Yu. V., Bersenev Yu. I.** 2005. Lower Tuman-naya (Tumangan) River. In: Wetlands in Russia. Vol. 5. Wetlands of the southern Far-Eastern Russia. – Moscow: Wetlands International, pp. 109. [In Russian].)
- Шульпин Л. М.** 1936. Промысловые, охотничьи и хищные птицы Приморья. – Владивосток: Дальневосточный филиал АН СССР, 436 с. (**Shulpin L. M.** 1936. Gamebirds and raptors of Primorye. – Vladivostok: Far Eastern Branch of the AS USSR, 436 pp. [In Russian].)
- Ao P., Wang X., Meng F.** et al. 2020. Migration routes and conservation status of the Whooper Swan *Cygnus cygnus* in East Asia. *Wildfowl* special issue 6: 43–72.
- Important bird areas in Asia: key sites for conservation.* 2004. – Cambridge: BirdLife International, 297 pp.
- Meng F., Zhang L., Fang L.** et al. 2020. The migratory Mute Swan *Cygnus olor* population in East Asia. *Wildfowl* special issue 6: 73–96.
- Nazarenko A. A., Gamova T. V., Nechaev V. A., Surmach S. G., Kurdyukov A. B.** 2016. Handbook of the Birds of Southwest Ussuriland: Current Taxonomy, Species status and Population Trends. – Incheon: National Institute of Biological Resources, 256 pp.
- Seliger B., Ramacrishna K.** 2014. Rason migratory bird Reserve: bird and habitats. DPRK, 30 pp.
- Taczanowski L.** 1891–1893. Faune ornithologique de la Sibérie orientale. *Memoirs Académie des Sciences de St. Petersburg* VII (39): 1278 pp.
- Wetlands International. Waterbird Population Estimates, Fifth Edition.* 2019. – Wageningen, Netherlands: Wetlands International. <http://wpe.wetlands.org/> (accessed on 27 October 2020).

Альбские папоротники Партизанского каменноугольного бассейна (Приморский край, Дальний Восток России)

Елена Борисовна Волынец

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН

Владивосток, 690022, Российской Федерации

volynets61@mail.ru; https://orcid.org/0000-0002-7168-154X

Аннотация. Проведено таксономическое изучение альбских папоротников из Партизанского каменноугольного бассейна Приморского края. Альбский век – важный стратиграфический рубеж, когда раннемеловая флора сменялась на позднемеловую. Выявлено, что в изученных тафоценозах альба преобладают типичные мезозойские *Onychiopsis* и появляются представители молодых эволюционно-продвинутых таксонов *Asplenium* и *Birisia*. Таксономический состав папоротников в тафоценозах оказался практически постоянным от севера к югу изученной области. Раствительность Партизанского каменноугольного бассейна в это время формировалась на прибрежно-морской равнине, что подтверждено находками остатков морских и пресноводных моллюсков, фитофоссилий, а также рыб.

Ключевые слова: папоротники, альб, ранний мел, Партизанский каменноугольный бассейн, Приморский край.

Albian ferns of the Partizansk Coal Basin (Primorsky Krai, Russian Far East)

Elena B. Volynets

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

volynets61@mail.ru; https://orcid.org/0000-0002-7168-154X

Abstract. A taxonomic study of Albian ferns from the Partizansk Coal Basin of Primorsky Krai was carried out. The Albian Age was an important stratigraphic milestone, when the Early Cretaceous flora changed to the Late Cretaceous flora. It was revealed that typical Mesozoic *Onychiopsis* predominated in taphocenoses, and representatives of young and evolutionarily advanced taxa *Asplenium*, *Birisia* appeared. The taxonomic composition of ferns in the Albian taphocenoses was almost constant from north to south. The vegetation of the Partizansk Basin occupied the coastal plain during Albian time, which was confirmed by the remains of marine and freshwater mollusks, phytophilic fossils, as well as fish.

Key words: ferns, Albian, Early Cretaceous, Partizansk Coal Basin, Primorsky Krai.

Введение

Папоротники – одни из древних споровых растений земного шара. Они появились еще в середине палеозоя (девонский период) и до сих пор остаются одной из разнообразных групп сосудистых растений. Их пышный расцвет приходится на мезозойское время, где они считались доминирующими компонентами растительных сообществ. В раннемеловое время наземная флора имела много общего с позднеюрской и состояла из цикадовых, беннетитовых, гинкговых, чекановских, хвойных и папоротников. Альбский век является рубежным между раннемеловой и позднемеловой эпохами, временем развития первых покрытосеменных растений, которые стали преобладающими в позднемеловых сообществах. В данной работе рассмотрено разнообразие папоротников этого важного временного рубежа как древней группы споровых растений.

История биостратиграфических исследований бассейна связана с работами В. Н. Верещагина, В. П. Коновалова, А. В. Олейникова, Ф. Р. Лихта, Е. А. Перепечиной (Перепечина и др. 1958; Лихт 1961, 1994; Коновалов 1964; Верещагин 1977;

Коновалов, Миролюбов 1978; Олейников и др. 1990; Маркевич и др. 2000) и многих других. Пыльцу и споры изучали З. Н. Вербицкая, О. В. Шугаевская и В. С. Маркевич (Вербицкая 1962; Вербицкая и др. 1965; Шугаевская, Маркевич 1964; Маркевич 1995; Bugdaeva et al. 2014; Kovaleva et al. 2016).

Исследования раннемеловых фитофоссилий Партизанского бассейна Приморья начали А. Н. Криштофович (1929) и Б. М. Штемпель (1960). Первый из них предложил растительные остатки из угленосных отложений объединить под названием «никанская флора», в составе которой он описал некоторые новые виды. Б. М. Штемпель в своих публикациях приводит только таксономический состав древних растений без их описания. Позднее В. А. Красилов (1967) монографически описал 120 таксонов раннемеловых высших растений юга Приморья, в том числе и папоротники. С 1986 года автором изучается раннемеловая флора Приморья, и к настоящему времени накоплен богатый палеоботанический материал, поэтому было решено его обобщить, начав эту работу с папоротников.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили фитофоссилии из альбских отложений Партизанского бассейна. Они в разные годы были собраны автором, В. А. Красиловым и геологами Приморской поисково-съемочной экспедиции. В 80–90-е годы XX и нулевые годы XXI веков в этом бассейне при проведении крупномасштабной (1:50000) геологической съемки С. В. Коваленко и А. В. Олейниковым было открыто около 20 новых местонахождений с растениями и проведены сборы из ранее известных.

Растительные остатки представлены стерильными и фертильными отпечатками листьев. Сохранность материала удовлетворительная. Образцы изучались с помощью бинокулярного микроскопа МБС 9, фотографировались цифровыми камерами Nikon D5300, Nikon Coolpix P7700, Canon PowerShot SX740 HS, а иногда под водой для увеличения контраста жилкования листьев.

Коллекции В. А. Красилова (т. 31, где т. – это точка=местонахождение=захоронение с остатками растений, 31 – коллекционный номер) и Е. Б. Волынцев (ПТВ – 300, где ПТВ – местонахождение фитофоссилий в Партизанском бассейне, 300 – коллекционный номер) хранятся в коллекционной лаборатории палеоботаники Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты востока Азии (ФНЦБ) ДВО РАН г. Владивосток.

Стратиграфическое положение и возраст угленосных отложений Партизанского каменноугольного бассейна

Партизанский каменноугольный бассейн находится в юго-восточной части Приморья. Он простирается более чем на 120 км от восточного побережья Уссурийского залива до среднего течения реки Уссури. Основные промышленные угольные месторождения расположены в окрестностях г. Партизанск и наиболее активно разрабатывались в XX веке. Существует несколько вариантов стратиграфического расчленения угленосных толщ Партизанского бассейна. Мы воспользуемся схемой, которую предложили Ф. Р. Лихт (1961, 1994) и В. А. Красилов (1967). Согласно этим авторам угленосные отложения бассейна представлены сучанской серией (1300–1700 м), которая включает старосучанскую, северосучанскую и френцевскую свиты. Она залегает с размывом и угловым несогласием на протерозойских габброидах или ключевской свите и согласно перекрывает красноцветными

вулканокластическими образованиями коркинской серии (до 1500 м). По растительным остаткам и палинологии возраст старосучанской свиты оценивался как готерив-ранний апт или баррем-ранний апт, а северосучанской свиты – как аптский или поздний апт-ранний альб (Красилов 1967; Маркевич и др. 2000; Volynets 2005). Верхняя граница северосучанской свиты маркируется последним мощным угольным пластом Великан, из нижней части которого происходят одни из древних находок покрытосеменных – *Araliaephllum luciferum* (Krysht.) Golovneva (Криштофович 1929; Golovneva 2018). Выше залегает френцевская свита, в базальной части разреза которой имеются морские двустворчатые моллюски, возраст которых определен как средний альб (Коновалов 1964; Маркевич и др. 2000). Выше по разрезу следуют слои песчаников, конгломератов, алевролитов, туффитов и черных сланцев с остатками рыб, пресноводных моллюсков и растений. Совсем недавно из слоев туффитов выделены остаточные цирконы, по которым получены возрастные датировки в 109 ± 1 млн лет (Golovneva et al. 2021), что соответствует границе раннего и среднего альба согласно действующей общей стратиграфической шкале России (Стратиграфический кодекс... 2019). Френцевскую свиту перекрывает коркинская серия, в которой растительных остатков мало, а возраст ее оценивается как поздний альб – ранний сеноман (Volynets 2005).

Результаты

К настоящему времени известно 26 местонахождений с фитофоссилиями из френцевской свиты (рис. 1), но только одно из них находится непосредственно над слоем осадков с морскими двустворчатыми моллюсками. Местонахождение ПТВ – 350 известно под собственным именем как «тригониевый карьер», который расположен на правом берегу нижнего течения р. Тигровая севернее г. Партизанск. Растения были собраны из пачки мелковзернистых песчаников с прослойями алевролитов и линзами маломощных (до 0.3 м) углей. Отпечатки папоротников в этом захоронении многочисленны. Они представлены преимущественно стерильными перьями и перышками, а иногда и спороносными. В захоронении встречены *Osmunda* sp., *Onychiopsis psilotoides* (Stokes et Webb) Ward, *Pelletixia ussuriensis* (Krassilov) Watson et Hill (рис. 2А), *Asplenium dicksonianum* Heer (рис. 3А, 3В), *Ruffordia* sp. (рис. 4F), *Birisia* cf. *onychioides* (Vassilevskaja et Kara-Mursa) Samylina, *Coniopteris* sp., *Vargolopteris rossica* Prynada (рис. 2Е, 2F, 2G) и *Cladophlebis frigida* (Heer) Seward



Рис. 1. Карты района исследования: А – расположение Партизанского каменноугольного бассейна (ПБ) на карте Приморья; В – места сбора ископаемых растительных остатков обозначены номерами, совпадающими с коллекционными номерами.

Fig. 1. Maps of the study area: A – location of the Partizansk Coal Basin (PB) on the map of Primorsky Krai; B – collecting sites of plant fossils are marked with numbers coinciding with collection numbers.

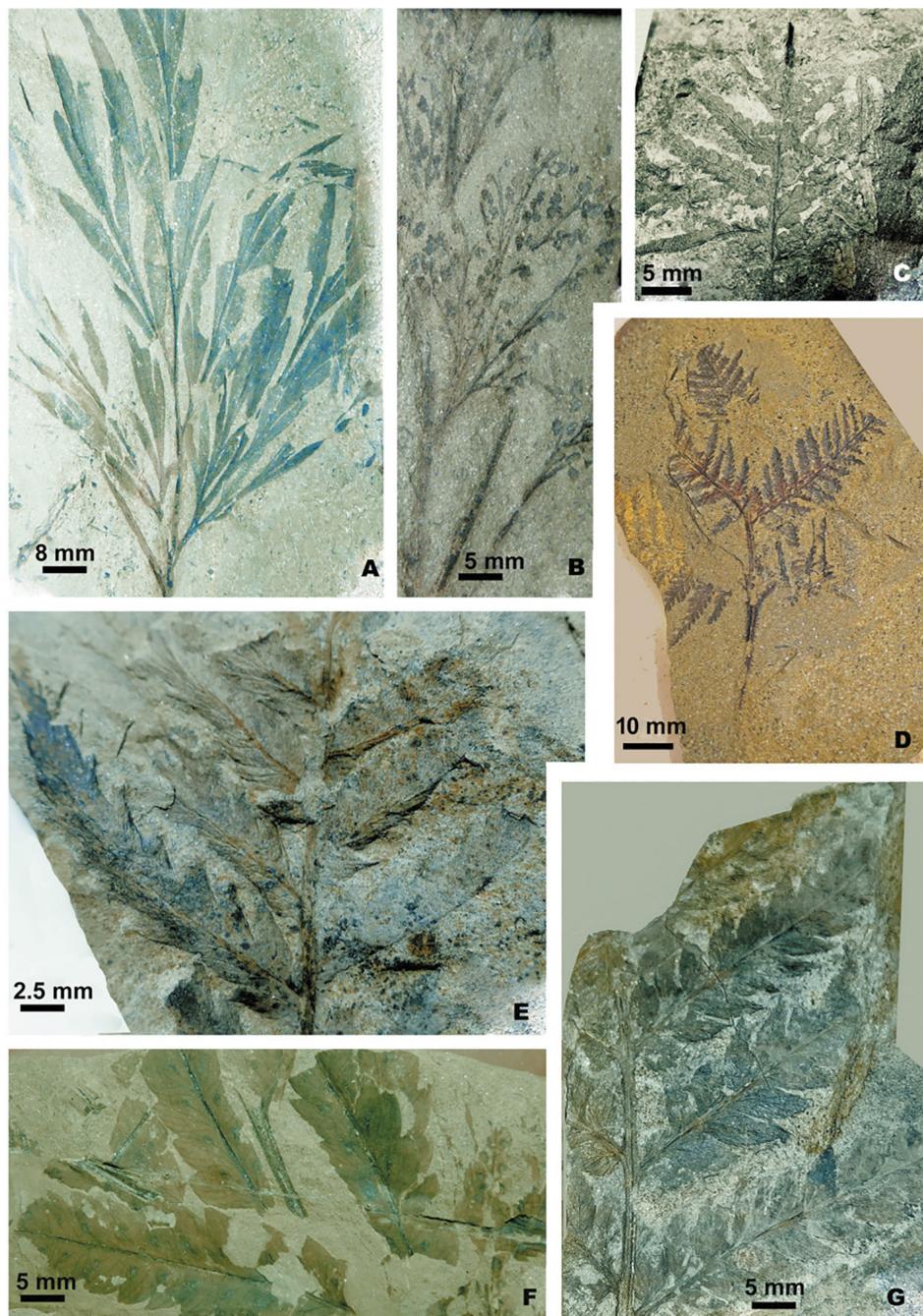


Рис. 2. *Pelletixia ussuriensis* (Krassilov) Watson et Hill: А – стерильные перья, обр. (образец) 28/52; В – спороносное перо, обр. 28/61. *Birisia alata* (Prynada) Samylina: С – фрагмент стерильного пера, обр. 291/21; Д – фрагмент стерильной вайи, обр. 320/604а. *Vargolopteris rossica* Prynada: Е – фрагмент стерильного пера, обр. 350/134; Ф – фрагменты спороносных перышек, обр. 350/3; Г – фрагмент стерильной вайи, обр. 350/132.

Fig. 2. *Pelletixia ussuriensis* (Krassilov) Watson et Hill: А – sterile pinna, spec. (specimen) 28/52; В – fertile pinna, spec. 28/61. *Birisia alata* (Prynada) Samylina: С – fragment of a sterile pinna, spec. 291/21; Д – fragment of a sterile pinna, spec. 320/604a. *Vargolopteris rossica* Prynada: Е – fragment of a sterile pinna, spec. 350/134; Ф – fragments of fertile pinnules, spec. 350/3; Г – fragment of a sterile frond, spec. 350/132.

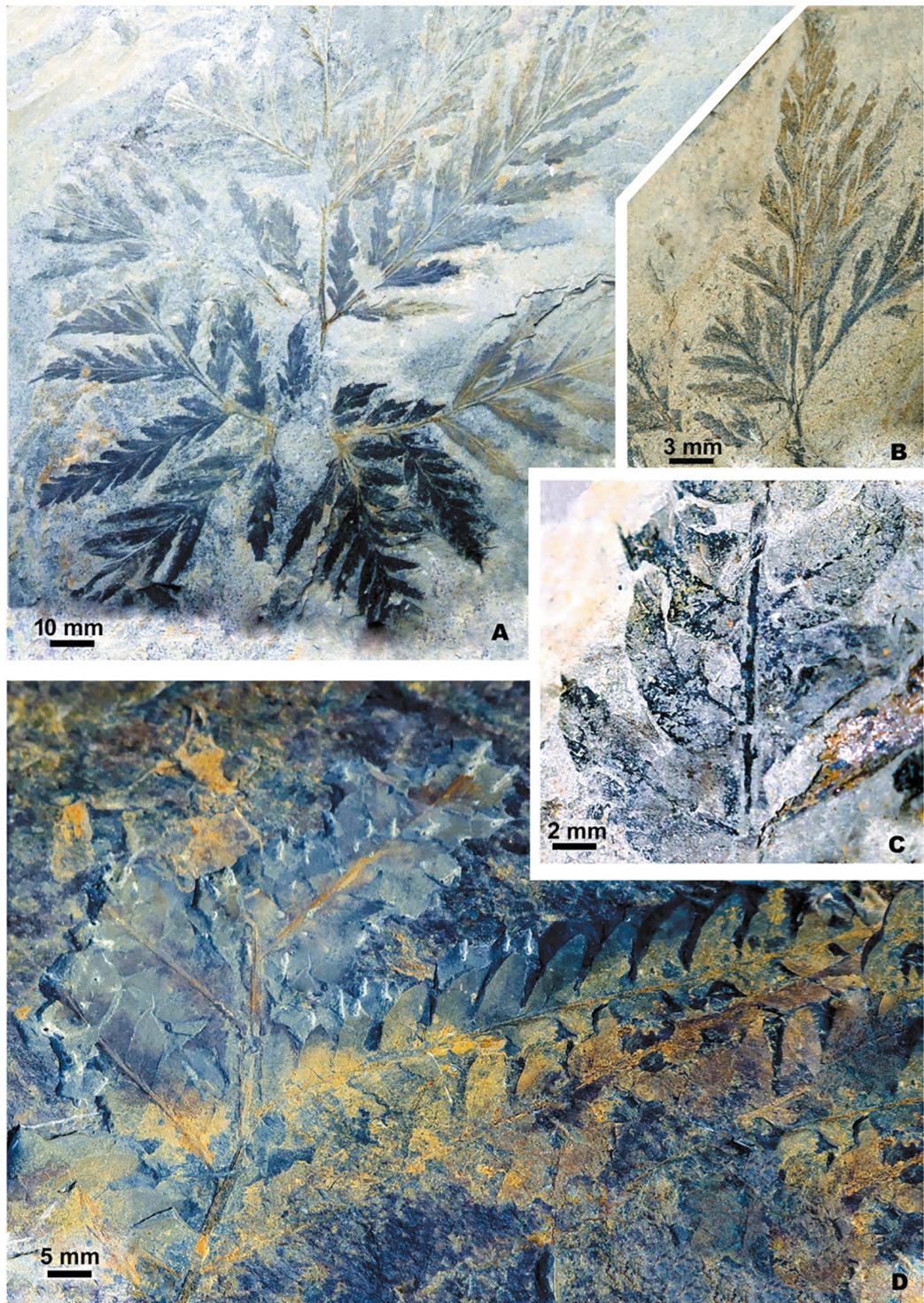


Рис. 3. *Asplenium dicksonianum* Heer: А – крупная стерильная вайя, обр. 350/11; В – фрагмент стерильной вайи, обр. 350/78. *Osmunda denticulata* Samylin: С – фрагмент стерильного пера с жилкованием в перышках, обр. 348/2; Д – фрагмент стерильной вайи, обр. 291/35.

Fig. 3. *Asplenium dicksonianum* Heer: A – large sterile frond, spec. 350/11; B – fragment of a sterile frond, spec. 350/78. *Osmunda denticulata* Samylin: C – fragment of a sterile pinna with venation in pinnules, spec. 348/2; D – fragment of a sterile frond, spec. 291/35.

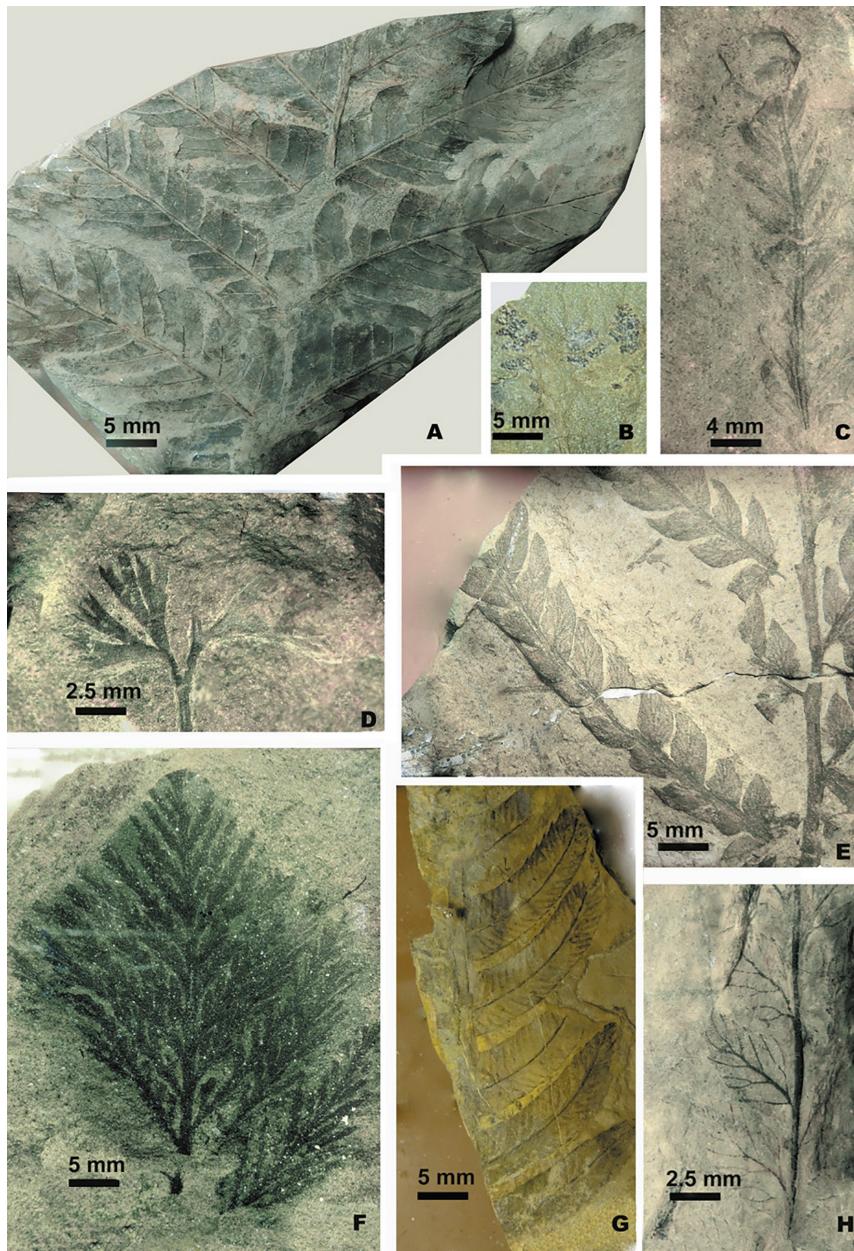


Рис. 4. *Cladophlebis frigida* (Heer) Seward: А – фрагмент крупной вайи, обр. 350/21; Г – фрагмент пера с жилкованием, обр. 350/102. *Polypodites* sp.: В – фрагменты спороносных перышек, обр. 320/729. *Teilhardia tenella* (Prymada) Krassilov: С – фрагмент спороносного пера, обр. 320/100. *Acrostichopteris* sp.: Д – стерильное перо, обр. 320/8–3. *Lobifolia novopokrovskii* (Prymada) Rasskazova et E. Lebedev: Е – фрагмент вайи, обр. 31/36; Н – фрагмент пера последнего порядка, жилкование в перышках, обр. 31/35. *Ruffordia goeppertii* Dunker Seward: F – фрагмент стерильной вайи, обр. 320/169.

Fig. 4. *Cladophlebis frigida* (Heer) Seward: A – fragment of a large frond, spec. 350/21; G – fragment of a pinna with veins, spec. 350/102. *Polypodites* sp.: B – fragments of a fertile pinnules. *Teilhardia tenella* (Prymada) Krassilov: C – fragment of a fertile pinna, spec. 320/100. *Acrostichopteris* sp.: D – sterile pinna, spec. 320/8–3. *Lobifolia novopokrovskii* (Prymada) Rasskaz. et E. Lebedev: E – fragment of a frond, spec. 31/36; H – fragment of pinna of the last order, venation in pinnules, spec. 31/35. *Ruffordia goeppertii* (Dunker) Seward: F – fragment of a sterile frond, spec. 320/169.

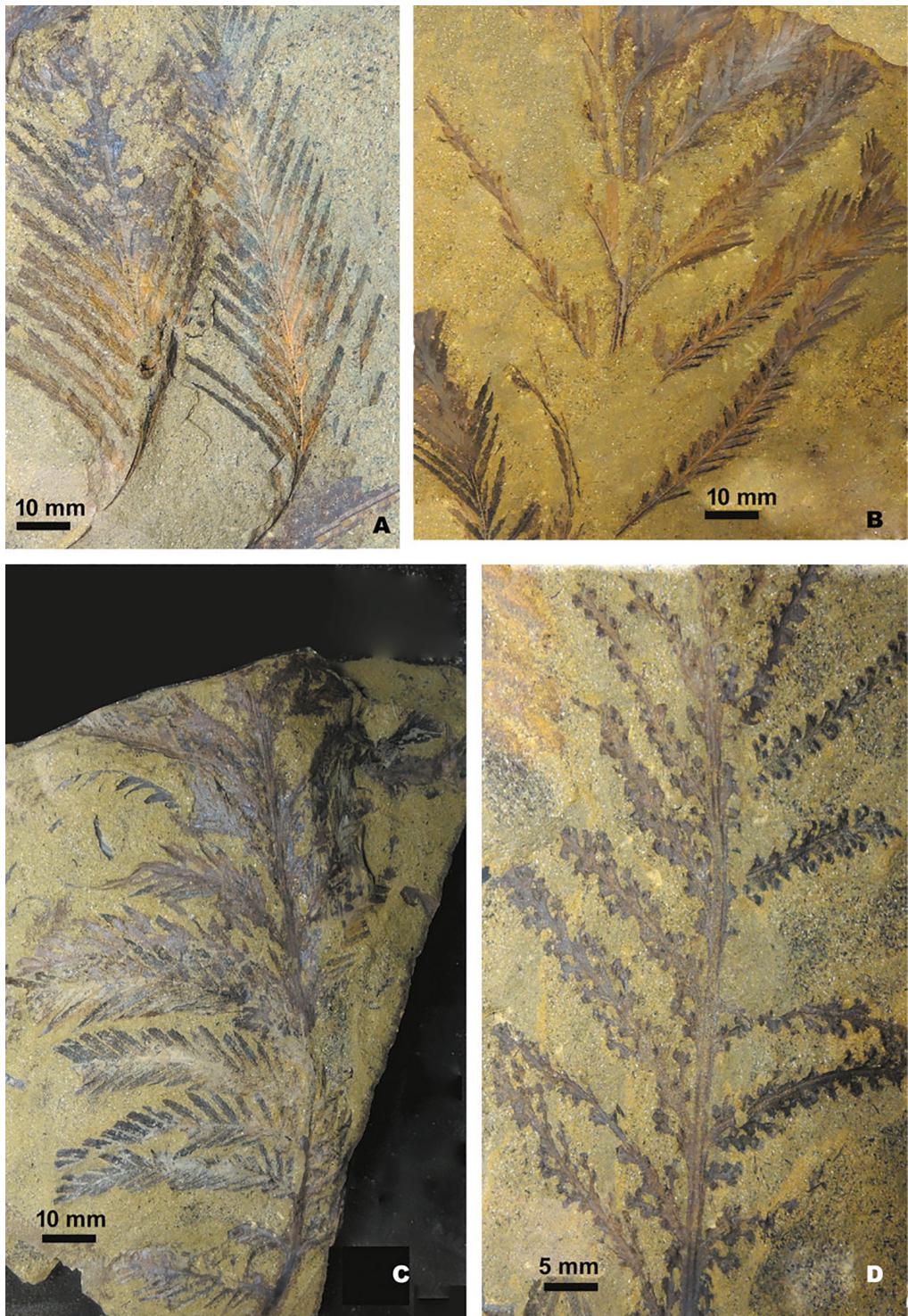


Рис. 5. *Onychiopsis psilotoides* (Stokes et Webb) Ward: А – стерильная вайя, обр. 320/493; В – спороносная вайя, обр. 320/522. *Birisia mandshurica* Golovneva, Grabovskiy et Zolina: С – стерильная вайя, обр. 320/491; Д – спороносная вайя, обр. 320/482.

Fig. 5. *Onychiopsis psilotoides* (Stokes et Webb) Ward: А – sterile frond, spec. 320/493; В – fertile frond, spec. 320/522. *Birisia mandshurica* Golovneva, Grabovskiy et Zolina: С – sterile frond, spec. 320/491; Д – fertile frond, spec. 320/482.

(рис. 4А, 4Г). Стерильные и фертильные вайи удовлетворительной сохранности имеются у *Ruffordia* sp. и *Vargolopteris rossica*. Многочисленны остатки *Pelletixia ussuriensis*, *Vargolopteris rossica* и *Asplenium dicksonianum*. В захоронении ПТВ – 349 на левом берегу р. Постышевка у горы Верблюд эта же пачка песчаников и алевролитов с линзами (0.3 м) угля. В мелкозернистых песчаниках встречены редкие фрагменты стерильных перьев папоротников *Onychiopsis psilotoides*, *Birisia* sp., *Asplenium dicksonianum* и *Cladophlebis frigida*. Здесь же ранее были известны *Onychiopsis psilotoides* и *Cladophlebis frigida* (Красилов 1967).

В береговом обрыве, местонахождение ПТВ – 325, на левом берегу нижнего течения р. 3-я Каменка, правый приток р. Постышевка, в такой же пачке, что и в предыдущем местонахождении собраны *Onychiopsis psilotoides* удовлетворительной сохранности, а также редкие фрагменты *Coniopteris* sp., *Cladophlebis* sp., *Ruffordia* sp. и *Vargolopteris rossica*. Первый из них известен еще по сборам В. П. Коновалова (Красилов 1967).

В верхнем течении р. Тигровая, на левом берегу р. Молельная, у железнодорожной станции Фридман имеется карьер, местонахождение ПТВ – 348, где в пачке переслаивания песчаников и алевролитов с маломощными (0.4 м) линзами угля собраны *Onychiopsis psilotoides*, *Osmunda denticulata* Samylina (рис. 3С), *Asplenium dicksonianum*, *Birisia* sp., *Coniopteris* sp. и *Cladophlebis frigida*. В одних слоях с фитофоссилиями встречаются и остатки ракообразных-филлопод.

Во всех северо-восточных захоронениях мы наблюдаем сходный таксономический состав папоротников. Везде многочисленны стерильные перья *Onychiopsis psilotoides*, довольно часто встречаются стерильные и фертильные вайи *Vargolopteris rossica* и заметно участие *Cladophlebis frigida*, редки *Asplenium dicksonianum* и *Birisia*.

В западной части Партизанского бассейна известно несколько местонахождений с растительными остатками – на правом берегу р. Смолянинка и на восточном побережье Уссурийского залива.

В бассейне р. Смолянинка первое местонахождение ПТВ – 328 находится в нижнем течении реки, на правом берегу, за пос. Смоляниново, а второе ПТВ – 324 – в верхнем течении реки, на правом берегу, к северу от д. Ново-Васильково. Оба происходят из литологически похожей пачки переслаивания песчаников и алевролитов с линзой (0.5 м) угля, в базальной части грубозернистые песчаники и конгломераты. В алевролитах собраны *Onychiopsis psilotoides*, *Coniopteris saportana* (Heer) Vachrameev, *Coniopteris* sp., *Birisia* sp. и *Vargolopteris rossica*. Здесь же В. А. Красиловым (Красилов 1967) обнаружены *Ruffordia goeppertii* (Dunker) Seward и *Coniopteris burjensis* (Zalessky) Seward.

На восточном берегу Уссурийского залива, от бухты Малый Кувшин на севере до пос. Подъяпольского на юге, известно 17 местонахождений, в которых встречаются остатки папоротников. Все местонахождения происходят из пачки переслаивания конгломератов, песчаников, туфлитов и черных алевролитов с остатками пресноводных моллюсков и рыб. Наиболее обильны фитофоссилии в местонахождении ПТВ – 320 в бухте Большой Кувшин, а также в нескольких захоронениях в бухтах Андреева, Ильмовая и Пять Охотников.

В бухте Большой Кувшин, северная проходная завода «Звезда», ПТВ-320, на дневную поверхность выходит пачка переслаивания конгломератов, черных алевролитов, аргиллитов и туфогенных песчаников. Остатки растений собраны в прослое неслоистого тонкозернистого песчаника. Среди папоротников наиболее многочисленны *Onychiopsis psilotoides* (рис. 5А, 5В), часто встречаются *Birisia mandshurica*

Golovneva, Grabovsky et Zolina (рис. 5С, 5D). Они представлены как стерильными, так и фертильными перьями, а также корневищами, к которым прикреплены вайи.

Редко были найдены фрагменты перьев и перышек (фертильные) *Polypodites* sp. и *Birisia alata* (Kryshtofovich) Samylina (рис. 2D), единичны *Acrostichopteris* sp. (рис. 4D) и *Ruffordia goeppertii* (рис. 4F).

Несколько местонахождений (ПТВ – 317, 315, 305, 301, 300; 287; т. 28, 29, 31) фитофоссилий имеется на северном берегу бухты Андреева в такой же пачке, как в бухте Большой Кувшин. В этих захоронениях собраны *Onychiopsis psilotoides* и *Pelletixia ussuriensis* (рис. 2B),

Ruffordia goeppertii, *Coniopteris* sp., *Polypodites* sp., *Teilhardia tenella* (Prynada) Krassilov, *Cladophlebis frigida* и *Lobifolia novopokrovskii* (Prynada) Rasskazova et E. Lebedev (рис. 4Е, 4Н). Эти или близкие им таксоны указываются и В. А. Красиловым (1967). В пачке среди алевролитов и тонкозернистых песчаников встречаются скопления (банки) остатков двустворчатых и брюхоногих моллюсков и ракообразных, а в тонкослоистых мелкозернистых песчаниках собраны остатки древних рыб, раков, стерильные и спороносные перья и перышки папоротника *Teilhardia tenella*.

На южном побережье бухты Андреева в такой же пачке, как и на северном, имеется ряд местонахождений с фитофоссилиями: ПТВ – 296 (= т. 36 у В. А. Красилова) на полуострове Седловидный; ПТВ – 298 между поселками Андреево и Южный на м. Солнечный; ПТВ – 299 в поселке Андреево на мысе Базовый. Все захоронения приурочены к пачке переслаивания алевролитов и песчаников. Собраны редкие остатки стерильных вай *Osmunda denticulata* Samylina, *Gleichenites porsildii* Seward, *Onychiopsis psilotoides*, *Coniopteris* sp., *Lobifolia novopokrovskii*, *Cladophlebis frigida* и *Vargolopteris rossica*. В промежутке между местонахождениями 298 и 299 встречены банки с пресноводными моллюсками и ракообразными – остракодами и филлоподами.

Южнее по побережью Уссурийского залива, в бухте Ильмовая, в местонахождениях ПТВ – 292, 294, 295 и т. 71 у В. А. Красилова, среди песчаников и алевролитов обнаружены единичные *Onychiopsis psilotoides*, *Coniopteris burejensis* и *Cladophlebis* sp. Здесь же, на мысе Ильмовый, имеются многочисленные банки с пресноводными моллюсками, преимущественно брюхоногими.

Ещё более к югу, в бухте Пять Охотников, ПТВ – 291 (= т. 37 у В. А. Красилова), в пачке переслаивания разнозернистых песчаников и маломощных (0.5 м) сажистых углей, среди тонкозернистых песчаников собраны *Osmunda denticulata* (рис. 3D), *Onychiopsis psilotoides*, *Coniopteris burejensis*, *Asplenium dicksonianum*, *Birisia alata*, *Polypodites* sp. и *Vargolopteris rossica*.

Таким образом, во всех местонахождениях как восточной части Уссурийского залива, так центральной части Партизанского бассейна наблюдается близкий таксономический состав папоротников.

В итоге, рассмотрев встречаемость остатков папоротников во френцевской свите бассейна, можно заключить, что *Onychiopsis psilotoides* является постоянным компонентом в этих захоронениях, виды *Osmunda denticulata*, *Coniopteris burejensis*, *Cladophlebis frigida* встречаются несколько реже, но наиболее редки *Vargolopteris rossica*, *Asplenium dicksonianum* и *Pelletixia ussuriensis*.

Обсуждение

На основании представленных выше данных можно заключить, что таксономический состав папоротников из альбских захоронений Партизанского бассейна

практически постоянен от севера к югу, за исключением отдельных таксонов, которые не зафиксированы в том или ином тафоценозе, вероятно, по причине неполноты сборов.

Промышленная угленосность бассейна связана со старосучанской и северосучанской свитами на севере в бассейне р. Партизанская, а во френцевской свите всего бассейна имеются только маломощные (до 0.5 м) слои и линзы сажистых углей. Также на севере бассейна фиксируются горизонты с морской и пресноводной фауной, а на западе (восточный берег Уссурийского залива) отмечаются только континентальные осадки с остатками пресноводных моллюсков и фитофоссилий (Маркевич и др. 2000). В западной части бассейна промышленной угленосности нет.

Накопление френцевской свиты происходило на прибрежно-морской равнине, где были развиты морские, прибрежно-морские и континентальные отложения (Перепечина и др. 1958; Шарудо 1972; Маркевич и др. 2000). Как указывает И. И. Шарудо (1972), морские фауны на площади Партизанского каменноугольного бассейна распределены неравномерно – в центре их распространение возрастает до 72.6%, тогда как к краевым частям уменьшается и составляет 22.2%. Для морских фауны характерны двустворчатые моллюски *Quadratotrigonia (Transitrigonia) fudsinensis* Mirolubov, *Pterotrigonia hokkaidoana* (Yeh.), *P. pocilliformis* (Yok.), *Ussuritrigonia subpyriformis* Konovalov, «*Callista*» *pseudoplana* Yabe et Nagao, разнообразные *Isognomon* Lightfoot, *Lima* Rafinesque и др. (Коновалов 1964; Коновалов, Миролюбов 1978), которых В. П. Коновалов считал среднеальбскими, что подтверждает находка у пос. Владимира-Александровское представителя расцветшего в альбское время ныне вымершего рода бивалвий – *Inoceramus concentricus* Parkinson (Маркевич и др. 2000). Ископаемые пресноводные моллюски и остатки рыб происходят из континентальных осадков, которые известны в литературе как толща «черных алевролитов». Эта толща венчает разрез френцевской свиты. В ней и находится большинство захоронений с фитофоссилиями.

В целом, раннемеловая флора Приморья характеризуется значительным разнообразием папоротников с хорошо сохранившимися спороносными структурами, которые были изучены В. А. Красиловым (1967). В альбских захоронениях френцевской свиты многочисленны остатки *Onychiopsis psilotoides*. Этот папоротник распространен во всем мире со средней юры и до середины мела. Его высокое участие в некоторых тафоценозах Партизанского бассейна Приморья обусловлено произрастанием на прибрежно-морской равнине с многочисленными реками, протоками, старицами и озерами. Необходимо заметить, что в бухте Большой Кувшин (ПТВ – 320) *O. psilotoides* представлен корневищами с прикрепленными к ним стерильными и спороносными листьями. Этот факт может свидетельствовать о том, что захоронение этого папоротника произошло во время наводнения. По мнению Марии Фриис (Friis, Pedersen 1990), *Onychiopsis*, вероятно, рос вдоль системы меандровых поясов и на тыловых отмелях по краю солоновато-водной бухты. Другим папоротником из этого местонахождения, который сохранился как целое растение (корни, листья), является *Birisia mandshurica*. Полная сохранность этих папоротников в осадках свидетельствует об отсутствии водного переноса. Их более сильные листья часто оставались стоячими в органическом соединении с горизонтальными корневищами. Вероятно, слой, содержащий фитофоссилии, образовался во время катастрофического наводнения, а растения были частью пионерного растительного сообщества, которое занимало низкие полоски суши между руслами (Golovneva et al. 2018). Другие папоротники (*Acrostichopteris*, *Polypodites*) крайне редки и имеют

средние или мелкие фрагменты, что, возможно, указывает на более дальний перенос от места произрастания.

В местонахождении ПТВ – 350, в нижнем течении р. Тигровая, имеются крупномерные, хорошей сохранности остатки папоротников *Pelletixia ussuriensis*, *Asplenium dicksonianum* и *Vargolopteris rossica*, которые, вероятно, также росли недалеко от русла реки. Папоротник *Pelletixia ussuriensis* B. A. Красилов (1967) описал как *Pelletieria ussuriensis* (Prynada) Krassilov с северного берега бухты Андреева в г. Большой Камень. В его коллекции имеются как стерильные, так и фертильные перья, тогда как в коллекции автора только стерильные перья. Позднее объём рода *Pelletieria* был пересмотрен, и предложено для этих папоротников новое название – *Pelletixia* (Watson, Hill 1982).

Папоротник *Asplenium (Anemia) dicksonianum* появляется преимущественно в тафоценозах конца раннего мела и уже становится постоянным компонентом позднемеловых растительных сообществ. Его стерильные листья встречены почти во всех местонахождениях. Но только в захоронении ПТВ – 350, в линзе алевролитов, они крупномерные, что указывает на его близкое произрастание с местом захоронения.

Vargolopteris rossica был впервые описан В. Д. Принада (Принада 1945) из апта Елецкого района, р. Воргол, Липецкая область. Красилов (Красилов 1967) приводит этот вид для френцевского комплекса с восточного побережья Уссурийского залива. Автором хорошей сохранности отпечатки этого папоротника собраны в ПТВ – 350 в линзе алевролитов, где имеются как стерильные, так и спороносные листья. Эта линза находится в пачке мелкозернистого песчаника над слоями с морскими моллюсками. По сохранности отпечатков можно предположить близость мест произрастания и захоронения.

В некоторых захоронениях встречены остатки *Osmunda*, которые редки или единичны. Представители этого рода впервые появляются в юрское время ЕвроСибирской (Bomfleur et al. 2014) и Сибирской палеофлористических областей, и встречаются чаще в ранней и позднемеловой эпохах (Красилов 1979; Самылина 1976, 1988; Vachrameev 1991). В изученных захоронениях с восточного побережья Уссурийского залива и в низовьях р. Тигровая *Osmunda* представлена только фрагментами листьев, что свидетельствует о ее дальнем переносе к месту захоронения.

Таким образом, родовое разнообразие папоротников во френцевском флористическом комплексе одноименной свиты Партизанского каменноугольного бассейна состоит из обычных для раннемелового времени представителей родов *Ruffordia*, *Gleichenites*, *Onychiopsis*, *Polypodites*, *Acrostichopteris* и *Cladophlebis*, а также более редких и молодых *Osmunda*, *Asplenium*, *Birisia*, *Pelletixia*, *Vargolopteris* и *Lobifolia*. Кроме папоротников, в комплексе принимают участие хвойные *Athrotaxopsis*, *Athrotaxites*, *Sequoia*, *Podozamites*, *Elatocladus*, *Brachiphyllum* и др. Выявлены разнообразные цветковые, среди которых присутствуют *Araliaephllum*, *Sapindopsis*, *Jixia*, *Asiatifolium*, *Achaenocarpites*, *Ternaricarpites*, *Dicotylophyllum* и др. Из других групп растений отмечены единичные цикадофиты, гinkговые, плауновидные, мохобразные и хвощевидные (Volynets 2005; Krassilov, Volynets 2008; Волынец, Маркевич 2018; Golovneva et al. 2018).

Заключение

Проведён детальный анализ распространения папоротников во френцевской флоре Партизанского каменноугольного бассейна среднеальбского возраста. Выявлено, что в тафоценозах преобладают типичные мезозойские папоротники

Onychiopsis наряду с представителями молодых эволюционно-продвинутых таксонов *Asplenium* и *Birisia*.

Все папоротники, вероятно, произрастали на прибрежно-морской равнине с многочисленными реками, протоками, старицами и озерами, а некоторые из них (*Onychiopsis psilotoides*, *Birisia mandshurica*) входили в состав пионерных растительных сообществ, распространенных на периодически затапливаемых территориях.

Благодарности

Автор выражает благодарность коллегам из лаборатории палеоботаники ФНЦ Биоразнообразия и палеоботаникам БИН РАН г. Санкт-Петербург, а также волонтерам (добровольным помощникам) Д. Ю. Золину и Н. П. Сологубу, которые безвозмездно участвовали в сборах растительных остатков. Работа выполнена при поддержке государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (рег. номер 121031500274-4).

Литература (References)

- Вербицкая З. Н. 1962. Палинологическое обоснование стратиграфического расчленения меловых отложений Сучанского каменноугольного бассейна. – М.: Академия наук СССР, 118 с. (Verbitskaya Z. N. 1962. Palynological Evidence and Stratigraphical Subdivision of Cretaceous Deposits of the Suchan Coal Basin. – Moscow: Academy of Sciences of the USSR, 118 pp. [In Russian].)
- Вербицкая З. Н., Дениз-Литовская О. А., Штепель Б. М. 1965. Меловая растительность и угли Приморского угленосного бассейна. – М.: Наука, 213 с. (Verbitskaya Z. N., Dzens-Litovskaya O. A., Shtempel B. M. 1965. Cretaceous Flora and Coals of the Primorsky Coal Basin. – Moscow: Nauka, 213 pp. [In Russian].)
- Верещагин В. Н. 1977. Меловая система Дальнего Востока. – Л.: Недра, 207 с. (Vereshchagin V. N. 1977. The Cretaceous System of the Far East. – Leningrad: Nauka, 207 pp. [In Russian].)
- Волынец Е. Б., Маркевич В. С. 2018. Нижнемеловые отложения и флора Партизанского бассейна Приморья, Дальний Восток // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы IX Всероссийской научной конференции с международным участием 17–21 сентября 2018, НИУ БелГУ, г. Белгород. – Белгород: Политехн. с. 88–91. (Volynets E. B., Markevich V. S. 2018. Lower Cretaceous coal-bearing deposits and flora of the Partizansk Basin in Primorye Region, Russian Far East. In: Cretaceous system of Russia and the near abroad: Problems of stratigraphy and paleogeography. Proceedings of the IX Russian Scientific Conference with International Participation 17–21 September 2018, NSU BelGU. – Belgorod: Politekhn, pp. 88–91. [In Russian].)
- Коновалов В. П. 1964. Пограничные слои между Сучанской и Коркинской сериями в Сучанском каменноугольном бассейне // Информационный сборник ПГУ. Вып. 5. – Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, с. 23–27. (Konovalov V. P. 1964. On boundary beds between the Suchan and Korkino groups in the Suchan Coal Basin. In: Informacionnyi sbornik PGU. Issue 5. – Vladivostok: Dalnevost. kn. izd-vo, pp. 23–27. [In Russian].)
- Коновалов В. П., Миролюбов Ю. Г. 1978. Некоторые раннемеловые тригонииды Приморского края // Биостратиграфия юга Дальнего Востока (Фанерозой). – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 85–96. (Konovalov V. P., Mirolyubov Yu. G. 1978. Some Early Cretaceous trigoniids of Primorye. In: Biostratigraphy of the South Far East (Phanerozoic). – Vladivostok: Far Eastern Centre of the AS USSR, pp. 85–96 [In Russian].)
- Красилов В. А. 1967. Раннемеловая флора южного Приморья и ее значение для стратиграфии. – М.: Наука, 264 с.) (Krassilov V. A. 1967. Early Cretaceous flora of southern Primorye and its significance for the stratigraphy. – Moscow: Nauka, 264 pp. [In Russian].)
- Красилов В. А. 1979. Меловая флора Сахалина. – М.: Наука, 183 с. (Krassilov V. A. 1979. Cretaceous flora of Sakhalin. – Moscow: Nauka, 183 pp. [In Russian].)

- Криштофович А. Н.** 1929. Открытие древних двудольных покрытосеменных и эквивалентов Потомакских слоев на Сучане в Уссурийском крае // Известия геологического комитета. Вып. 48. № 9. С. 1357–1390. (**Kryshtofovich A. N.** 1929. The discovery of the oldest dicotyledons of Asia in the equivalents of the Potomac Group in Suchan, Ussuriland, Siberia. *Izvestiya Geologicheskogo Komiteta* 48(9): 1357–1390. [In Russian].)
- Лихт Ф. Р.** 1961. Новая находка флоры двудольных из нижнемеловых отложений Сучанского каменноугольного бассейна // Информационный сборник ПГУ. Вып. 2. – Владивосток: Прим. кн. изд-во, с. 47–60. (**Likht F. R.** 1961. The new finding of dicots in lower Cretaceous deposits of the Suchan Coal Basin. In: *Informacionnyi sbornik PGU*. Issue 2. – Vladivostok: Prim. kn. izd-vo, pp. 47–50. [In Russian].)
- Лихт Ф. Р.** 1994. Условия образования и стратиграфия нижнемеловых отложений южного Приморья // Тихоокеанская геология. Т. 6. С. 55–67. (**Likht F. R.** 1994. Conditions of generation and stratigraphy of the Lower Cretaceous deposits of southern Primorye. *Russian Journal of Pacific Geology* 6: 55–67. [In Russian].)
- Маркевич П. В., Коновалов В. П., Малиновский А. И., Филиппов А. Н.** 2000. Нижнемеловые отложения Сихотэ-Алиня. – Владивосток: Дальнаука, 283 с. (**Markevich P. V., Konovalov V. P., Malinovskii A. I., Filippov A. N.** Lower Cretaceous deposits of the Sikhote-Alin. Vladivostok: Dalnauka, 283 pp. [In Russian].)
- Маркевич В. С.** 1995. Меловая палинофлора Северо-Восточной Азии. – Владивосток: Дальнаука, 200 с. (**Markevich V. S.** 1995. Cretaceous palynoflora of Northeastern Asia. – Vladivostok: Dalnauka, 200 pp. [In Russian].)
- Олейников А. В., Коваленко С. В., Неволина С. И., Волынец Е. Б., Маркевич В. С.** 1990. Новые данные по стратиграфии верхнемезозойских отложений северной части Партизанского каменноугольного бассейна // Континентальный мел СССР (ред. В. А. Красилов). – Владивосток: Дальневосточное отделение АН СССР, с. 114–126. (**Oleynikov A. V., Kovalenko S. V., Nevolina S. I., Volynets E. B., Markevich V. S.** 1990. New data on Upper Mesozoic stratigraphy in Northern Areas of the Partizanskaya Coal Basin. In: V. A. Krassilov (ed.). The Continental Cretaceous of the USSR. – Vladivostok: Far East Branch of AS USSR, pp. 114–126. [In Russian].)
- Перепечина Е. А., Шарудо И. И., Семериков А. А.** 1958. Стратиграфия угленосных и надугленосных отложений Сучанского каменноугольного бассейна // Труды лаборатории угля АН СССР. Вып. 8 (ред. В. В. Коперина). – М.-Л.: Изд-во АН СССР, с. 73–125. (**Perepechina E. A., Sharudo I. I., Semerikov A. A.** 1958. Stratigraphy of coal bearing and over coal bearing deposits of Suchan Coal Basin. In: *Trudy Laboratorii geologii uglya Akademii Nauk SSSR*. Issue 8 (ed. V. V. Koperina). – Moscow-Leningrad: Izd-vo AS USSR, pp. 73–125. [In Russian].)
- Припада В. Д.** 1945. *Vargolopteris rossica* gen. et sp. nov., новый папоротник из нижнего мела Европейской части СССР // Ежегодник Всероссийского палеонтологического общества. Том. 12 (ред. А. Ф. Борисяк, И. В. Палибин, А. Н. Рябинин). – М.-Л.: Гос. изд-во геологич. лит., с. 120–125. (**Prynada V. D.** 1945. *Vargolopteris rossica* gen. et sp. nov., a new fern from the Lower Cretaceous of the European part of the U.S.S.R. In: *Ezhegodnik Vserossiiskogo paleontologicheskogo obschestva*. Vol. 12 (eds. A. F. Borisiak, I. V. Palibin, A. N. Riabinin). – Moscow-Leningrad: Gosudarstv. izd-vo geologic. lit., pp. 120–125. [In Russian].)
- Самылина В. А.** 1976. Меловая флора Омсукчана (Магаданская область). – Л.: Наука, 206 с. (**Samylina V. A.** 1976. Cretaceous flora of the Omsukchan (Magadan District). – Leningrad: Nauka, 206 pp. [In Russian].)
- Самылина В. А.** 1988. Аркагалинская стратофлора Северо-Востока Азии. – Л.: Наука, 131 с. (**Samylina V. A.** 1988. Arkagala stratoflora of Northeastern Asia. Leningrad: Nauka, 131 pp. [In Russian].)
- Стратиграфический кодекс России. Издание третье, исправленное и дополненное.** 2019. – СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 96 с. (*Stratigraphic code of Russia. Third edition revised and enlarged.* 2019. – St. Petersburg: VSEGEI, 96 pp. [In Russian].)

- Штепель Б. М.** 1960. Фитостратиграфия меловой системы Южного Приморья // Труды лаборатории угля АН СССР. Вып. 10 (ред. Н. Ф. Карпов). – М.-Л.: Изд-во АН СССР, с. 167–193. (Shtempel B. M. 1960. Cretaceous phytostratigraphy of Southern Primorye. In: *Trudy Laboratorii geologii ugliya Akademii Nauk SSSR* Vol. 10 (ed. N. F. Karpov). – Moscow-Leningrad: Izd-vo AS USSR, pp. 167–193. [In Russian].)
- Шугаевская О. В., Маркевич В. С.** 1964. Споропыльцевые комплексы юрских и нижнемеловых отложений Приморья и их значение для стратиграфии и познания флоры // Геология и геофизика. № 5. С. 106–109. (Shugaevskaya O. V., Markevich V. S. 1964. Sporopollen assemblages of Upper Jurassic and Lower Cretaceous deposits of Primorye and their application for stratigraphy and knowledge of flora. *Geology and Geophysics* 5: 106–109. [In Russian].)
- Bomfleur B., McLoughlin S., Vajda V.** 2014. Fossilized Nuclei and Chromosomes Reveal 180 Million Years of Genomic Stasis in Royal Ferns. *Science* 343: 1376–1377. <https://doi.org/10.1126/science.1249884>
- Bugdaeva E. V., Markevich V. S., Volynets E. B.** 2014. The coal-forming plants of the upper part of the Lower Cretaceous Starosuchan Formation (Partizansk Basin, South Primorye Region). *Stratigraphy and Geological Correlation* 22(3): 256–268. <https://doi.org/10.1134/S0869593815020070>
- Friis E. M., Pedersen K. R.** 1990. Structure of the Lower Cretaceous fern *Onychiopsis psilotoides* from Bornholm, Denmark. *Review of Palaeobotany and Palynology* 66: 47–63. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90028-H](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90028-H)
- Golovneva L. B.** 2018. Diversity of palmately lobed leaves in the early-middle Albian of eastern Russia. *Cretaceous Research* 84: 18–31. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.11.005>
- Golovneva L., Alekseev P., Bugdaeva E., Volynets E.** 2018. An angiosperm dominated herbaceous community from the early-middle Albian of Primorye, Far East of Russia. *Fossil Imprint* 74(1–2): 165–178. <https://doi.org/10.2478/if-2018-0012>
- Golovneva L., Bugdaeva E., Volynets E., Sun Y., Zolina A.** 2021. Angiosperm diversification in the Early Cretaceous of Primorye, Far East of Russia. *Fossil Imprint* 77(2): 231–255. <https://doi.org/10.37520/fi.2021.017>
- Kovaleva T. A., Markevich V. S., Bugdaeva E. V., Volynets E. B., Afonin M. A.** 2016. New data on palynostratigraphy of the Lipovtsy Formation in the Razdol'naya Coal Basin (Southern Primorye). *Russian Journal of Pacific Geology* 10(1): 50–62. <https://doi.org/10.1134/S1819714016010061>
- Krassilov V., Volynets Y.** 2008. Weedy Albian angiosperms. *Acta Palaeobotanica* 48(2): 151–169. ID: 8449.
- Vakhrameev V. A.** 1991. Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth. – Cambridge: Cambridge University Press, 256 pp.
- Volynets E. B.** 2005. The Aptian–Cenomanian Flora of Primorye, Part 1: Floral Assemblages. *Stratigraphy and Geological Correlation* 13(6): 613–631. ID: 2249.
- Watson J., Hill C. R.** 1982. *Pelletixia*: a new name for *Pelletieria* Seward (Fossil). *Taxon* 31: 553–554.

Нуждающиеся в охране виды рыб Приморского края Дальнего Востока России (к обновлению региональной Красной книги)

Евгений Иванович Барабанчиков^{1✉}, Андрей Анатольевич Баланов²,

Анатолий Юрьевич Семенченко³, Лариса Аркадьевна Прозорова⁴

¹ Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО), Владивосток, 690091, Российская Федерация

^{2,3} Национальный научный центр морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН,

Владивосток, 690041, Российская Федерация

⁴ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО

РАН, Владивосток, 690022, Российская Федерация

[✉] evgeniy.barabanshchikov@tinro-center.ru; <https://orcid.org/0000-0002-2609-7555>

² abalanov@imb.dvo.ru; <https://orcid.org/0000-0002-8670-4927>

³ ansem2847@mail.ru

⁴ iprozorova@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0003-2174-815X>

Аннотация. На основе результатов многолетнего мониторинга пресноводной и прибрежной морской ихтиофауны Приморского края критически пересмотрен перечень нуждающихся в охране редких видов рыб для новой версии региональной Красной книги. В новый список включены только два угрожаемых вида – сахалинский осетр *Acipenser mikadoi* и сахалинский таймень *Parahucho perryi*, которые также занесены в федеральную Красную книгу 2021 г. Остальные 29 видов рыб, приведенных в прежней редакции Красной книги Приморского края (2005), исключены из списка по различным причинам, подробно рассмотренным в данной публикации.

Ключевые слова: ихтиофауна, находящиеся под угрозой исчезновения виды рыб, Приморский край, Красная книга.

Fish species in need of conservation in Primorsky Krai, Russian Far East (for the regional Red Data Book update)

Evgeny I. Barabanshchikov^{1✉}, Andrey A. Balanov², Anatoly Yu. Semenchenko³,
Larisa A. Prozorova⁴

¹ Pacific branch VNIRO (TINRO), Vladivostok, 690091, Russian Federation

^{2,3} A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch of the
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, Russian Federation

⁴ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation

[✉] evgeniy.barabanshchikov@tinro-center.ru; <https://orcid.org/0000-0002-2609-7555>

² abalanov@imb.dvo.ru; <https://orcid.org/0000-0002-8670-4927>

³ ansem2847@mail.ru

⁴ iprozorova@mail.ru; <https://orcid.org/0000-0003-2174-815X>

Abstract. Based on the results of long-term monitoring of the freshwater and coastal marine ichthyofauna of Primorsky Krai, the list of rare fish species in need of protection for the new version of the regional Red Data Book has been critically revised. The new list includes only two threatened species – Sakhalin sturgeon, *Acipenser mikadoi*, and Sakhalin taimen, *Parahucho perryi*, which were also listed in the Federal Red Data Book published in 2021. The other 29 fish species listed in the former Red Data Book of Primorsky Krai (2005) were removed from the list for various reasons, which are discussed in detail in this publication.

Key words: ichthyofauna, threatened fish species, Primorsky Krai, Red Data Book.

Введение

В прежнюю версию перечня нуждающихся в охране объектов растительного и животного мира Приморского края (Перечень...2002), а затем и в Красную книгу Приморского края по животным (Красная книга...2005) был занесен 31 вид рыб.

В ходе подготовки новой версии краевой Красной книги этот список критически пересмотрен с учетом полученных за истекшие 20 лет новых сведений по ихтиофауне края, биологии, численности и распространению отдельных видов. На основании этих данных группой экспертов, ядро которой составили авторы данной публикации, произведена актуальная оценка статусов уязвимости и угроз исчезновения пресноводных и прибрежных морских видов рыб, известных в настоящее время в водах Приморского края.

При составлении списка за основу взяты принципы формирования Красных книг, разработанные при создании новой версии федеральной Красной книги (Методические рекомендации... 2006; Красная книга...2021) и Красного списка Международного союза охраны природы (МСОП) (IUCN Red List...2001): 1) «виды, подвиды, популяции целесообразно заносить в Красную книгу РФ и Красные книги её регионов только в случае, если они нуждаются в мерах срочной специализированной охраны; их утилитарная, научная, эстетическая или иная ценность может при этом учитываться лишь как второстепенный критерий»; 2) «необходимость охраны должна быть обоснована объективными данными о состоянии видов в разных частях ареала». При оценке природоохранного статуса видов рыб использованы критерии и принципы из тех же источников, адаптированные для условий Приморского края и апробированные на примере беспозвоночных (Прозорова и др. 2021). Согласно этим критериям в краевой Красный список в первую очередь включаются виды, защищенные на федеральном уровне и занесенные в международный список МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species 2019). Напротив, исключению из краевой Красной книги подлежат виды с неясным статусом, если отсутствует объективная оценка риска их исчезновения, либо угрозу их исчезновения определить невозможно; виды-космополиты, а также заносные и синантропные; виды, известные по единичным находкам; культивируемые виды (популяции) или виды, для которых существуют разработанные, испытанные и утвержденные методические рекомендации и инструкции возобновления численности, применение которых не имеет ограничений на территории края; акклиматизированные в крае виды и особенно виды-интродуценты, сохранение которых может представлять угрозу для существования коренных видов, включая редких и исчезающих, или их кормовой базы; промысловые виды, численность которых контролируется и существенно не уменьшилась за исторический период; широко распространенные виды-мигранты, если они не включены в международные Красные книги; виды, слабо изученные в плане таксономии и распространения на территории края, если они не включены в Красный список МСОП (The IUCN Red List of Threatened Species 2019).

Результаты и обсуждение

В результате произведенной оценки природоохранного статуса составлены видовые списки рыб на включение и исключение из Красной книги Приморского края. Списки представлены в текстовом и табличном виде. Латинские названия видов даны в соответствии с современной таксономией, а русские названия, как принято в новой версии Красной книги России (2021), приведены в соответствие с правилами русского языка, когда прилагательное ставится перед существительным. При наличии каких-либо изменений в таксономии видовые названия, использованные в прежнем издании краевой Красной книги (2005), заключены в квадратные скобки.

Виды рыб Приморского края для включения в новое издание краевой Красной книги

В результате критического пересмотра группой экспертов списка нуждающихся в охране видов рыб для включения в Красную книгу Приморского края рекомендованы только два вида: сахалинский осетр *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 и сахалинский таймень *Parahucho perryi* (Brevoort, 1856) (табл. 1). В новой редакции Красной книги России и в списке МСОП сахалинский осетр отмечен как находящийся под критической угрозой исчезновения (KP=CR – critically endangered) (Красная книга... 2021). Действительно, в настоящее время область распространения сахалинского осетра резко сократилась и стала ограниченной исключительно водами России (южное побережье Хабаровского и северное Приморского краев, а также прибрежья Сахалина) (Красная книга...2021), где этот вид повсеместно редок. Однако в Приморском крае наметилась положительная тенденция. На основании собственных наблюдений и опросов рыбаков в последние годы регулярно фиксируются встречи, как отдельных особей, так и небольших групп осетров. Эти рыбы встречаются, как в морской прибрежной зоне, так и нижних частях внутренних эстuarных зон рек от северной части Тернейского муниципального округа до юга Хасанского муниципального округа. Но поскольку численность сахалинского осетра в крае еще очень низка, данному виду сохранена категория статуса редкости 1, установленная в новой федеральной (Красная книга...2021) и в прежней краевой Красных книгах (Красная книга...2005).

Табл. 1. Список нуждающихся в охране редких видов рыб Приморского края для включения в новое издание краевой Красной книги.

Tab. 1. List of rare fish species of the Primorsky Krai needing official protection, to include in the new regional Red Data Book.

№ п.п.	Виды Species	Красная книга Прим. края 2005 г. Red Data Book of the Primorsky Krai, 2005	Красная книга РФ 2021 г. Red Data Book of Russian Federation, 2021	Категория статуса редкости Rarity category status
Класс Лучеперые рыбы – Actinopterygii				
Отряд Осетрообразные – Acipenseriformes				
1.	Сахалинский осетр – <i>Acipenser mikadoi</i> Hilgendorf, 1892 [= <i>Acipenser medirostris</i> Ayres, 1854]	1	1	1
Отряд Лососеобразные – Salmoniformes				
2.	Сахалинский таймень – <i>Parahucho perryi</i> (Brevoort, 1856) [= <i>Hucho perryi</i>]	3	1	5

Сахалинский таймень также отмечен в Красном списке МСОП как вид, находящийся под критической угрозой исчезновения (KP=CR), и эта оценка не менялась с 2006 г. (Rand 2006), несмотря на некоторое улучшение ситуации. То, что состояние вида перестало быстро ухудшаться, отражено в новом томе по животным Красной книги России, где вид отмечен как исчезающий (И=EN – endangered) только для Приморского края и Сахалинской области, но не для Хабаровского края

(Красная книга...2021). Однако, как и осетр, сахалинский таймень на федеральном уровне отнесен к первой категории статуса редкости (Красная книга... 2021). Судя по ссылкам в тексте видового очерка в Красной книге страны (2021), последние публикации о состоянии сахалинского тайменя в Приморском крае (Золотухин, Семенченко 2008; Zolotukhin et al. 2013) не были учтены, и цитировались лишь устаревшие сведения из краевой Красной книги (2005) о крайне низкой численности популяций в отдельных реках на северо-востоке края. Вместе с тем имеются данные о гораздо большей численности и количестве популяций сахалинского тайменя в Приморье (Золотухин, Семенченко 2008; Zolotukhin et al. 2013), что можно объяснить, как большей изученностью, так и реальным ростом численности вида в реках края. В пользу последнего предположения свидетельствуют результаты ихтиологических обследований водных объектов северо-восточного побережья группой сотрудников Тихookeанского филиала ВНИРО (ТИНРО), работавших под руководством В. А. Назарова в последние несколько лет (эти результаты в дальнейшем будут оформлены в отдельную публикацию). Однако уже на основании имеющихся данных ясно, что категория статуса редкости сахалинского тайменя в Приморском крае должна быть изменена с 3-й (Красная книга...2005) на 5-ю (табл. 1) как у вида, постепенно восстанавливающего свою численность (Золотухин, Семенченко 2008). Кроме того, имеются неподтверждённые данные о поимке двух особей данного вида на юге Приморья в низовьях р. Барабашевка (Хасанский р-н) в 2021 г. Данная поимка может свидетельствовать о расширении ареала вида в южном направлении.

Виды рыб Приморского края для исключения из краевой Красной книги

По результатам оценки состояния популяций и природоохранных статусов рыб в соответствии с вышеперечисленными критериями потребовалось исключить большинство видов рыб из Красного краевого списка, составленного в 2002 г. (Перечень...2002). Обоснование исключения для каждого вида приводится ниже в порядке их расположения в таблице 2. Краткая формулировка причин исключения также отражена в таблице (табл. 2).

Большинство видов рыб удалены из краевого Красного списка из-за недооценки их численности и размеров ареалов в прошлых исследованиях и, как следствие, отсутствия реальных угроз исчезновения. Многие пресноводные виды являются промысловыми и активно добываются в соседнем Китае в трансграничном уссуро-ханкайском бассейне, а также интенсивно культивируются как обычные объекты поликультуры в рыбоводных хозяйствах. Некоторые малоизученные морские виды имеют неясный таксономический статус и, возможно, их названия являются синонимами широко распространённых видов. Таким образом, все виды, предложенные к исключению из списка, подпадают под один или несколько вышеперечисленных отрицательных критерий.

Пять из шести пресноводных видов – мелкочешуйный желтопер *Plagiognathops microlepis* (Bleeker, 1871); черный амурский лещ *Megalobrama mantschuricus* (Basilewsky, 1855); черный амур *Mylopharyngodon piceus* (Richardson, 1845); сом Солдатова *Silurus soldatovi* Nikolsky et Soin, 1948; китайский окунь-ауха *Siniperca chuatsi* (Basilewsky, 1855) – традиционные объекты промысла в Китае (Китайский ежегодник рыболовства 2015). Причем они не только активно добываются, но и культивируются с дальнейшим выпуском в природные водоемы (Рыбная экономика Китая 2013, 2014). Благодаря этому их численность в пресных водах Приморского края в последнее десятилетие постепенно росла и к настоящему времени поддерживается

Табл. 2. Список видов рыб для исключения из Красной книги Приморского края.

Tab. 2. List of fish species to exclude from the Red Data Book of Primorsky Krai.

№ п.п.	Названия видов Species	Причины исключения Reasons of exclusion
1	2	3
Отряд Карпообразные – Cypriniformes		
1.	Мелкочешуйный желтопер – <i>Plagiognathops microlepis</i> (Bleeker, 1871)	Отсутствие угрозы вследствие стабилизации численности (Новомодный и др. 2004; Китайский ежегодник... 2013, 2014; Горянинов и др. 2014; Рыбная экономика... 2015; Антонов и др. 2019)
2.	Черный амурский лещ – <i>Megalobrama mantschuricus</i> (Basilewsky, 1855) [= <i>Megalobrama terminalis</i> (Richardson, 1846)]	Отсутствие угрозы вследствие восстановления численности (Новомодный и др. 2004; Китайский ежегодник... 2013, 2014; Горянинов и др. 2014; Рыбная экономика... 2015; Антонов и др. 2019)
3.	Черный амур – <i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1845)	Отсутствие угрозы вследствие восстановления численности в результате культивирования в приграничных водоёмах Китая (Новомодный и др. 2004; Китайский ежегодник... 2013, 2014; Горянинов и др. 2014; Рыбная экономика... 2015; Антонов и др. 2019)
Отряд Сомообразные – Siluriformes		
4.	Сом Солдатова – <i>Silurus soldatovi</i> Nikolsky et Soin, 1948	Отсутствие угрозы вследствие стабильного роста численности (Новомодный и др. 2004; Китайский ежегодник... 2013, 2014; Горянинов и др. 2014; Рыбная экономика... 2015; Антонов и др. 2019)
5.	Косатка-крошка – <i>Tachysurus argentivittatus</i> (Regan, 1905) [= <i>Mystus mica</i> Gromov, 1970]	Отсутствие угрозы вследствие стабильно высокой численности (Баранщиков 2005; Горянинов и др. 2014; Антонов и др. 2019)
Отряд Окунеобразные – Perciformes		
6.	Китайский окунь, или окунь-ауха – <i>Siniperca chuatsi</i> (Basilewsky, 1855)	Отсутствие угрозы вследствие стабильного роста численности (Новомодный и др. 2004; Китайский ежегодник... 2013, 2014; Горянинов и др. 2014; Рыбная экономика... 2015; Антонов и др. 2019)
7.	Морской судак – <i>Lateolabrax japonicus</i> (Cuvier, 1828)	Неаборигенный вид, южный мигрант
8.	Дальневосточная зубатка – <i>Anarhichas orientalis</i> Pallas, 1814	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
9.	Люмпен Павленко – <i>Lumpenopsis pavlenkoi</i> Soldatov, 1915	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
10.	Красная собачка Павленко – <i>Ascoldia variegata</i> Pavlenko, 1910	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
11.	Усатый морской петушок – <i>Alectrias cirratus</i> (Lindberg, 1938)	Отсутствие угрозы (обнаружение многочисленных популяций в прибрежье Среднего и Южного Приморья)

1	2	3
12.	Эулоф Таннера – <i>Eulophias tanneri</i> Smith, 1902	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
13.	Касаткия – <i>Kasatkia memorabilis</i> Soldatov et Pavlenko, 1915	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
14.	Ликод Ушакова – <i>Lycodes uschakovi</i> Popov, 1931	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
15.	Давидиджордания, ликод Джордена – <i>Davidijordania jordaniana</i> Popov, 1936	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
16.	Яшероголовый ликод Джордена – <i>Davidijordania lacertina</i> (Pavlenko, 1910)	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
17.	Пятнистая крузенштерниелла – <i>Krusensterniella maculata</i> Andriashev, 1938	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
18.	Широкорот красивый – <i>Neozoarces pulcher</i> Steindachner, 1880	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)

Отряд Скорпенообразные – Scorpaeniformes

19.	Бычок Державина – <i>Radulinopsis derzhavini</i> Soldatov et Lindberg, 1930	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
20.	Вильчатошипый крючокорог – <i>Artedielloides auriculatus</i> Soldatov, 1922	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
21.	Тонкохвостый ицел – <i>Icelus stenosomus</i> Andriashev, 1937 [=Ицел приплюснутый – <i>Icelus uncinatus stenosomus</i> Andriashev, 1937]	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
22.	Чешуйчатый ицел – <i>Icelus rastrinoides</i> Tarantzi, 1936	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
23.	Длинношипый бычок Берга – <i>Taurocottus bergi</i> Soldatov et Pavlenko, 1915	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
24.	Головастиковидный бычок, красногубый эуримен – <i>Eurymen gyrinus</i> Gilbert et Burke, 1912	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
25.	Головастиковидный бычок Басаргина – <i>Eurymen bassargini</i> Lindberg, 1930	Неясный таксономический статус (возможно, является синонимом вида <i>Eurymen gyrinus</i> Gilbert & Burke, 1912)
26.	Подкаменщик Черского – <i>Cottus czerskii</i> Berg, 1913	Отсутствие угрозы (стабильно высокая численность в реках Среднего и Северного Приморья)
27.	Западный ботрогон – <i>Bothragonus occidentalis</i> Lindberg, 1935	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
28.	Западный анаплогон – <i>Anoplagonus occidentalis</i> Lindberg, 1950	Отсутствие угрозы (новые данные по биологии вида)
29.	Липарис татарский – <i>Liparis tartaricus</i> Soldatov, 1930	Неясный таксономический статус – (возможно, является синонимом широко распространенного вида <i>Liparis frenatus</i> (Gilbert & Burke, 1912))

на достаточно высоком уровне (Новомодный и др. 2004; Горяинов и др. 2014; Антонов и др. 2019). Этому в немалой степени также способствовали регулярно проводимые мероприятия в рамках соглашения между правительством Российской Федерации и правительством Китайской Народной Республики о сотрудничестве в области охраны, регулирования и воспроизводства живых водных ресурсов в приграничных водах рек Амур и Уссури от 27 мая 1994 г.

Шестой пресноводный вид – косатка-крошка *Tachysurus argentivittatus* (Regan, 1905) не является объектом промысла. Однако его включение в краевой Красный список (Перечень объектов... 2002), а затем и в Красную книгу Приморского края (2005) было сомнительным изначально из-за скудости информации по биологии этого вида. После интенсивных полевых исследований и ихтиологических съемок по программам ТИНРО стало ясно, что вид не является редким, малочисленным или распространенным на ограниченной территории (акватории). Косатка-крошка оказалась довольно обычной в бассейне оз. Ханка и р. Уссури на затишных участках с малыми глубинами, песчаным или песчано-илистым дном и высшей водной растительностью (Герштейн 2003; Горяинов и др. 2014). Более того, выяснилось, что это один из самых массовых видов косаток в бассейне р. Амур (Барабанщиков 2005; Антонов и др. 2019). В поставленные на ночь ловушки в местах обитания этого вида может попадаться по 500–700 «крошек», в то время как обычного промыслового вида косатки-скрипун (Tachysurus sinensis Lacepede, 1803) – не более 20 штук. Кроме того, из-за малых размеров отлов косатки-крошки возможен только мелкожаберными орудиями лова, которые применяются рыбаками крайне редко. В связи с высокой численностью и широким распространением, а также отсутствием угрозы перелова косатка-крошка выведена из Красной книги Приморского края.

Из окунеобразных в прежней редакции краевой Красной книги помимо пресноводной аухи фигурировали 12 морских видов. Морской судак или японский морской судак *Lateolabrax japonicus* (Cuvier, 1828) действительно довольно редок в прибрежных водах края, как в южных (Соколовский и др. 2011), так и в северных районах Приморья (Колпаков и др. 2005). Этот низкобореальный, субтропический, приазиатский вид у нас в крае считается неаборигенным, мигрирующим в летний период с юга вдоль побережья Корейского п-ова, и поэтому исключен нами из Красного списка Приморского края.

Что касается остальных 11-ти морских окунеобразных рыб, таких как дальневосточная зубатка *Anarhichas orientalis* Pallas, 1814 (крупный пищевой вид); люмпен Павленко *Lumpenopsis pavlenkoi* Soldatov, 1915 (мелкий донный обитатель элиторали Японского и южной части Охотского морей); красная собачка Павленко *Ascoldia variegata* Pavlenko, 1910 (мелкий широкобореальный донный вид); эулоф Таннера *Eulophias tanneri* Smith, 1902; касаткия *Kasatkia memorabilis* Soldatov et Pavlenko, 1915; ликод Ушакова *Lycodes uschakovi* Popov, 1931; давидиджордания *Davidijordania jordaniana* Popov, 1936; яшероголовый ликод Джордена *Davidijordania lacertina* (Pavlenko, 1910); пятнистая крузенштерниелла *Krusensterniella maculata* Andriashev, 1938 (мелкие донные виды); широкорот красивый *Neozoarces pulcher* Steindachner, 1880 (мелкий донный вид с обширным приазиатским ареалом); усатый морской петушок *Alectrias cirratus* (Lindberg, 1938) – их численность оказалась недооцененной из-за недостатка информации. Например, дальневосточная зубатка – широкобореальная крупная (более 1 м в длину) пищевая рыба, придонная, не образующая скоплений (Соколовский и др. 2011), но регулярно наблюдаемая ныряльщиками в водах северного Приморья. А гораздо более мелкий (до 16 см в длину) широкорот красивый, по уточненным данным, встречается в прибрежных водах Кореи и российского Дальнего Востока на север до Камчатки и вполне обычен вдоль всего побережья Приморского края (Соколовский и др. 2011). Остальные из вышеперечисленных рыб так же, как выяснилось, характеризуются стабильной численностью, но малозаметны и редко попадают в уловы, поскольку имеют малые размеры и держатся у дна, скрываясь в его неровностях либо на большой глубине.

Отдельно отметим описанного в водах Приморья усатого морского петушка. Этот мелкий донный вид был известен по единичным находкам в заливах Петра Великого и Владимира, но во время водолазного обследования прибрежий на северо-востоке края было обнаружено его повсеместное присутствие на всех отработанных станциях.

Кроме окунеобразных из Красного списка удалены все 11 видов скрепенообразных рыб – 10 морских видов и один пресноводно-эстuarный подкаменщик Черского *Cottus czerskii* Berg, 1913. Несмотря на малочисленные литературные данные о поимках подкаменщика Черского в водах южной части япономорского бассейна (Соколовский и др. 2011), в реках Среднего и Северного Приморья сохраняется стабильно высокая численность данного вида (личное сообщение С. В. Шедько).

Два вида скрепенообразных – головастиковидный бычок Басаргина *Eurytem bassargini* Lindberg, 1930 и липарис татарский *Liparis tartaricus* Soldatov, 1930 исключены из Красного списка по причине их неясного таксономического статуса. Первый, вероятно, является младшим синонимом красногубого эуримена *Eurytem gyrinus* Gilbert et Burke, 1912, а второй – синонимом широко распространенного вида *Liparis frenatus* (Gilbert et Burke, 1912).

Остальные восемь морских видов скрепенообразных – бычок Державина *Radulinopsis derzhavini* Soldatov et Lindberg, 1930; вильчаташипый крючкорог *Artedielloides auriculatus* Soldatov, 1922; тонкохвостый ицел *Icelus stenosomus* Andriashov, 1937; чешуйчатый ицел *Icelus rastrinoides* Tarantet, 1936; длинношипый бычок Берга *Taurocottus bergi* Soldatov et Pavlenko, 1915; головастиковидный бычок *Eurytem gyrinus* Gilbert et Burke, 1912; западный ботрогон *Bothragonus occidentalis* Lindberg, 1935; западный анаплогон *Anoplagonus occidentalis* Lindberg, 1950 – так же оказались не столь редки, как считалось ранее. В основном это некрупные донные рыбы, редко попадающиеся в уловах (Соколовский и др. 2011), из чего был сделан ошибочный вывод об их низкой численности и угрожаемом положении. Анализ более обширного материала, нативные наблюдения в ходе водолазных работ, подводная кино- и фотосъемка позволили узнать много нового о биологии этих видов и более адекватно оценить их статус, который оказался далек от угрожаемого. Эти виды не нуждаются в специальных мерах защиты, а стабильное состояние их популяций обеспечивается, в том числе, обширностью ареалов и разнообразием подходящих биотопов.

Заключение

В новый перечень нуждающихся в охране редких и угрожаемых видов рыб для новой редакции краевой Красной книги включены лишь два вида – сахалинский осетр *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 и сахалинский таймень *Parahucho perryi* (Brevoort, 1856), которые также занесены в федеральную Красную книгу 2021 г. Для сахалинского осетра сохранена категория статуса редкости 1, а для сахалинского тайменя эта категория изменена с 3-й на 5-ю в связи с выраженной тенденцией восстановления численности вида в реках северо-восточного япономорского побережья Приморского края. По сравнению с предыдущим изданием Красной книги Приморского края (2005) новый Красный список рыб сокращен максимально за счет исключения 29-ти видов, для которых отсутствует угроза исчезновения, либо они имеют неясный таксономический статус или являются чужеродными мигрантами.

Благодарности

Авторы искренне благодарны за информационную поддержку В. А. Назарову (Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО), Владивосток) и ныне покойному А. П. Шмигирилову (Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО), Хабаровск).

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, темы № 121031000147-6 и № 1021062912502-3 (the research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation; themes No. 121031000147-6 and No. 1021062912502-3).

Литература (References)

- Антонов А. Л., Барабанщикова Е. И., Золотухин С. Ф., Михеев И. Е., Шаповалов М. Е.** 2019. Рыбы Амура. – Владивосток: Всемирный фонд охраны природы (WWF), 318 с. (Antonov A. L., Barabanshchikov E. I., Zolotukhin S. F., Mikheev I. E., Shapovalov M. E. 2019. Fish of the Amur River. – Vladivostok: WWF, 318 pp. [In Russian].)
- Барабанщикова Е. И.** 2005. Распределение и миграции косатки-крошки *Pelteobagrus mica* в водоёмах Приморья // Поведение рыб: Материалы докладов международной конференции, 1–4 ноября 2005 г., Борок. – М.: АКВАРОС, с. 30–33. (Barabanshchikov E. I. 2005. Distribution and migration of *Pelteobagrus mica* in reservoirs of Primorye. In: Fish behaivor. Proceedings of the International Conference, 1–4 November, 2005, Borok, Russia. – Moscow: AQUAROS, pp. 30–33 [In Russian].)
- Герштейн В. В.** 2003. Некоторые данные по распространению косатки-крошки *Mystus mica* Gromov в бассейне оз. Ханка // Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 2. С. 405–406. (Gershtein V. V. 2003. The new data on the distribution of *Mystus mica* Gromov of Khanka Lake basin. *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings* 2: 405–406. [In Russian].)
- Горянинов А. А., Барабанщикова Е. И., Шаповалов М. Е.** 2014. Рыбохозяйственный атлас озера Ханка. – Владивосток: ТИИРО-Центр, 205 с. (Goryainov A. A., Barabanshchikov E. I., Shapovalov M. E. 2014. [Fishery atlas of Lake Khanka.] – Vladivostok: TINRO-Center, 205 pp. [In Russian].)
- Золотухин С. Ф., Семенченко А. Ю.** 2008. Рост и распространение сахалинского тайменя *Hucho perryi* (Brevoort) в речных бассейнах // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 4. С. 317–338. (Zolotukhin S. F., Semenchenko A. Yu. 2008. Growth and distribution of Sakhalin taimen *Hucho perryi* (Brevoort) in river basins. *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings* 4: 317–338. [In Russian].)
- Китайский ежегодник рыболовства.** 2013. (2013 年中国渔业年鉴 (农业部渔业主编) 2013 年 10 月 北京 : 中国农业出版社. [In Chinese].)
- Китайский ежегодник рыболовства.** 2014. (2014 年中国渔业年鉴 (农业部渔业渔政管理局主编) 2014 年 10 月 北京 : 中国农业出版社. [In Chinese].)
- Колпаков Н. В., Иванов Б. И., Семенченко А. А.** 2005. Первая находка японского морского судака *Lateolabrax japonicus* (Lateolabracidae) в водах северного Приморья // Вопросы ихтиологии. Т. 45. № 4. С. 569–572. (Kolpakov N. V., Ivanov B. I., Semenchenko A. A. 2005. First finding of the Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus* (Lateolabracidae) in waters off northern Primorye. *Journal of Ichthiology* 46(4): 569–572. [In Russian].)
- Красная книга Приморского края: Животные. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Официальное издание.** 2005. – Владивосток: АВК «Апельсин». 408 с. ([Red Data Book of Primorsky Krai. Animals. Rare and endangered species of animals. Official edition]. 2005. – Vladivostok: AVK Apelsin, 408 pp. [In Russian].)
- Красная книга Российской Федерации.** 2001. – М.: АСТ, Астрель, 862 с. ([Red Data Book of the Russian Federation]. 2021. – Moscow: ATS, Astrel, 862 pp. [In Russian].)
- Новомодный Г. В., Золотухин С. Ф., Шаров П. О.** 2004. Рыбы Амура: богатство и кризис. – Владивосток: АВК «Апельсин», 65 с. (Novomodny G. V., Zolotukhin C. F., Sharov P. O. 2004. Fish of the Amur River. – Vladivostok: AVK Apelsin, 65 pp. [In Russian].)
- Прозорова Л. А., Богатов В. В., Беляев Е. А. и др.** 2021. Нуждающиеся в охране виды беспозвоночных Приморского края Дальнего Востока России (к обновлению региональной Красной книги) // Биота и среда природных территорий. № 3. С. 88–105. (Prozorova L. A., Bogatov V. V., Beljaev E. A. et al. 2021. Invertebrate species in need of conservation in Primorye Territory, Russian Far East (for the regional Red Data Book update).

- Biota and Environment of Natural Areas* 3(9): 88–105. [In Russian].) DOI: 10.37102/2782-1978_2021_3_6
- Рыбная экономика Китая.* 2015. (中国经济鱼类志 (主编 : 石琼, 范明君, 张勇) 2013 年 8 月 (出版 : 2015 年元月) – 华中科技大学出版社, 武汉). [In Chinese].)
- Соколовский А. С., Соколовская Т. Г., Яковлев Ю. М.** 2011. Рыбы залива Петра Великого: 2-е изд., испр. и доп. – Владивосток: Дальнаука, 431 с. (*Sokolovsky A. S., Sokolovskaya T. G., Yakovlev Yu. M.* 2011. Fishes of the Peter the Great Bay: 2-nd ed. – Vladivostok: Dalnauka, 431 pp. [In Russian].)
- The IUCN Red List of Threatened Species.* 2019. <https://www.iucnredlist.org/> [Downloaded on 21 May].
- Методические рекомендации по ведению Красной книги субъекта Российской Федерации.* 2006. – М.: МПР России, 20 с. ([Methodological recommendations for managing the Red Data Book of Russian Federation]. 2006. – Moscow: MPR Rossii, 20 pp. [In Russian].)
- Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края (официальное издание).* 2002. – Владивосток: Апостроф. 48 с. ([Species list of plants and animals included in the Red Data Book of Primorye Territory (official edition)]. 2002. – Vladivostok: Apostrof, 48 pp. [In Russian].)
- IUCN Red List categories and criteria: version 3.1.* 2001. – Gland and Cambridge: IUCN, Species Survival Commission, 30 pp.
- Rand P. S.** 2006. *Hucho perryi.* The IUCN Red List of Threatened Species 2006: e.T61333A12462795. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2006.RLTS.T61333A12462795.en>. Accessed on 2 November 2022.
- Zolotukhin S. F., Makeev S. S., Semenchenko A. Yu.** 2013. Current status of the Sakhalin taimen, *Parahucho perryi* (Brevoort), on the mainland coast of the Sea of Japan and the Okhotsk Sea. *Archives of Polish Fisheries* 21(3): 205–210. DOI 10.2478/aopf-2013-0018

Индикаторные особенности и жизненный цикл пресноводной водоросли *Hydrurus foetidus* (Villars) Trevisan

Любовь Анатольевна Медведева

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,

Владивосток, 690022, Российской Федерации

medvedeva@biosoil.ru

Аннотация. Пресноводная водоросль *Hydrurus foetidus* (Villars) Trevisan рассматривается как тест-объект, указывающий на высокое качество воды в водоемах. Приводится описание жизненного цикла водоросли из р. Кедровая юга Приморского края.

Ключевые слова: *Hydrurus foetidus*, жизненный цикл, тест-объект, качество воды.

Bioindicator features and life cycle of freshwater algae *Hydrurus foetidus* (Villars) Trevisan

Lubov A. Medvedeva

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the

Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022, Russian Federation

medvedeva@biosoil.ru

Abstract. The freshwater algae *Hydrurus foetidus* (Villars) Trevisan is considered to be a bioindicator of water quality. This paper describes the life cycle of the algae from the Kedrovaya River (south of Primorsky Krai).

Keywords: *Hydrurus foetidus*, life cycle, bioindicator, water quality.

Введение

Водоросли являются первичным и очень информативным объектом для оценки состояния пресноводных экосистем. Многие водоросли могут считаться показателями качества пресных вод (Сладечек 1967; Унифицированные методы... 1984; Баринова и др. 2006). В зависимости от видового состава водорослей и степени их развития можно судить об уровне загрязнения водоема и делать выводы о его санитарно-биологическом и экологическом состоянии без подробных гидрохимических исследований (Sládeček 1986; Stoermer, Smol 1999).

Цель настоящей работы – изучение жизненного цикла водоросли *Hydrurus foetidus* из р. Кедровая и оценка индикаторной роли данного вида относительно качества воды.

Материал и методы

Материалом послужили обрастиания *Hydrurus* в русле р. Кедровая на экспериментальном участке реки, расположенному в 800 м выше базы заповедника «Кедровая падь». В разные периоды времени (апрель-ноябрь 1993 г., март-июль 1994 г., май-октябрь 2005 г.) проводилось визуальное наблюдение за скоплениями водоросли.

Результаты и обсуждение

В отдельных водоёмах насчитывается от нескольких десятков до нескольких сотен видов пресноводных водорослей из разных отделов. Около половины из них служат показателями качества воды. Для оценки санитарного состояния водоемов по сообществам водорослей специалист должен обладать навыками микроскопирования и обработки природного материала, уметь пользоваться специальными

систематическими определителями, что чаще всего недоступно неспециалистам. Однако имеется один вид пресноводных водорослей, который по своим морфологическим признакам легко определяется без дополнительных навыков и поэтому может служить прекрасным индикатором качества воды. Это *Hydrurus foetidus* (Villars) Trevisan, 1848 – представитель отдела Ochrophyta. Данная водоросль считается олиго-ксеносапробионтом, имеет сапробный индекс 0,7, то есть является показателем очень чистых вод. При наличии этого вида можно с уверенностью говорить о хорошем качестве воды в водоеме.

Колонии *H. foetidus* представляют собой макроскопические, сильно ослизнённые тяжи, косички или ветвящиеся кустики светло- или тёмно-коричневого цвета, достигающие от 1 до 30 и более сантиметров в длину (рис. 1).

При микроскопическом изучении гидрурус выглядит как разнообразно разветвленные кустики, состоящие из общей слизистой массы, в которую погружены овально-треугольные желтовато-бурые клетки, густо расположенные на периферии и более рыхло в центральной части слизи колонии (так называемая пальмеллоидная структура). В колониях почти всегда можно различить главный ствол и боковые разветвления (рис. 2А, 2В). При большом увеличении в клетках виден один крупный постенный чашевидный хлоропласт с одним голым пиреноидом. В живых клетках можно увидеть зёрнышко лейкозина (запасное питательное вещество), несколько пульсирующих вакуолей, а после окраски и центральное ядро. В кончике каждого ответвления имеется только одна верхушечная (апикальная) клетка. Таллом может расти только за счет деления этих клеток, таким образом осуществляется верхушечный рост главной оси и каждого ее ответвления. При бесполом размножении



Рис. 1. Водоросль *Hydrurus foetidus* в р. Кедровая ранней весной. Фото А. Ю. Семенченко, март 2005.

Fig. 1. Algae *Hydrurus foetidus* in the Kedrovaya River in early spring. Photo by A. Yu. Semenchenko, March 2005.

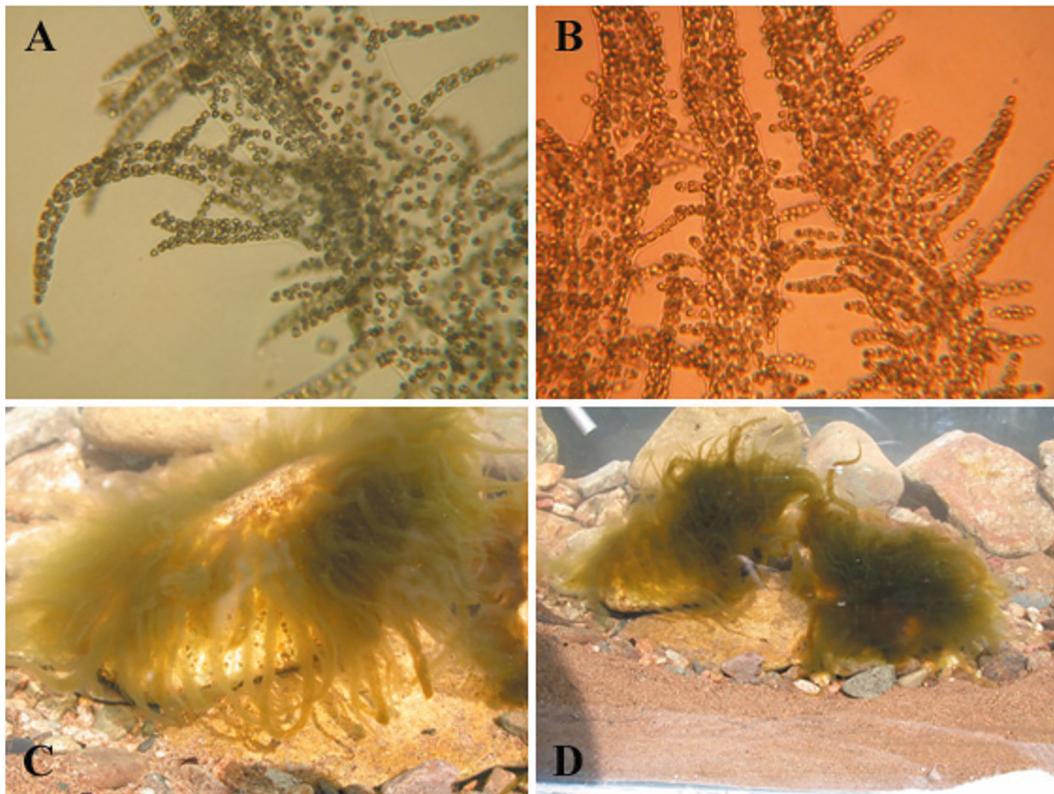


Рис. 2. *Hydrurus foetidus*: А, В – клеточная структура водоросли; С, Д – обрастание водоросли на камнях. Фото Л. А. Медведевой (А, В) и А. Ю. Семенченко (С, Д).

Fig. 2. *Hydrurus foetidus*: А, В – cell structure of the algae; С, Д – algal fouling on stones. Photo by L. A. Medvedeva (A, B) and A. Yu. Semenchenko (C, D).

в клетках боковых ветвей колонии формируются одножгутиковые зооспоры тетраэдрической формы. Цисты у гидруруса шаровидные, с экваториальным утолщением оболочки в виде полукольца. Водоросли имеют неприятный запах, особенно усиливающийся при отмирании.

Hydrurus foetidus обычен в быстро текущих холодных родниковых или талых водах, в горных и предгорных реках, ручьях. В высокогорных и арктических условиях вегетирует на протяжении всего года. В более теплых районах развивается обычно весной или осенью, в больших количествах прикрепляясь к камням, брёвнам, мхам, различным твёрдым субстратам (рис. 2С, 2Д). После схода льда водоросли, как правило, захватывают всю поверхность дна, освободившегося от ледяного покрова, и зачастую образуют сплошные слизистые ковры, покрывающие русло реки (рис. 1).

В реке Кедровой, протекающей в пределах заповедника «Кедровая падь» (Приморский край), нами проводилось длительное наблюдение за вегетированием этой водоросли, первые небольшие косички которой появляются на камнях в русле реки практически сразу после схода льда (март). По мере очищения реки от ледяного покрова заросли *H. foetidus* значительно разрастаются и на некоторых участках покрывают дно сплошным слизистым ковром. Наличие небольшого снежного покрова практически не вызывает высокого подъёма уровня талых вод, что позволяет гидрурусу вегетировать довольно длительное время, вплоть до прохождения сильных дождевых паводков.

Известно, что Приморский край находится в зоне муссонного климата, поэтому в июле-августе здесь часто проходят ливневые осадки, продолжающиеся несколько дней и вызывающие подъем уровня воды до 2.5 м (Медведева 2001). Паводковые воды приводят к перемешиванию камней в русле реки и помутнению воды, что в свою очередь вызывает исчезновение водорослевых обрастаний и в первую очередь – мягких скоплений гидруруса. После окончания паводка первыми каменное русло колонизируют диатомовые водоросли, которые в период межени достигают массового развития. Косички гидруруса в летнее время практически отсутствуют. Осенью водный баланс стабилизируется, значительных колебаний уровня воды нет, и гидрурус вновь появляется. С приходом зимы водоросли остаются под ледяным покровом и, по-видимому, находятся в угнетенном состоянии, так как толщина льда довольно внушительна и не позволяет проникать солнечным лучам. С приходом весны цикл повторяется. Однако в некоторые маловодные годы при длительной стабилизации уровня воды водорослевые пленки развиваются в огромных количествах, что приводит к полному зарастанию русла, особенно по берегам реки на участках с глубиной 2–5 см. Устранение подобных обрастаний и очистка от них русла реки происходят только в периоды паводков (Богатов 1994; Медведева 2014).

Hydrurus foetidus обнаружен практически во всех нижеперечисленных заповедниках и национальных парках Дальнего Востока России:

Приморский край – национальный парк «Земля леопарда», включая заповедник «Кедровая падь» (реки Кедровая, Барабашевка, Пойма); заповедник «Сихотэ-Алинский» (реки Серебрянка, Заболоченная, Ясная, Джигитовка, Куналейка, Ханова, ключи Глубокий, Горелый, Поднебесный, Зимовейный, Сопливый, Дьячковский, Тихий, Еловый, Медвежий, Солонцовский, Сахалинский, Второй, Ивановский, Белобородовский, Березовый, Баженов, Козлы, Невидимка); заповедник «Уссурийский» (р. Комаровка); национальный парк «Зов тигра», заповедник «Лазовский» (реки Уссури, Киевка, малые водотоки их бассейна); национальный парк «Удэгейская легенда» (реки Арму, Обильная, Крапивная, Микула); национальный парк «Бикин» (р. Зева, ключ Антоновский).

Хабаровский край – заповедник «Буреинский» (р. Бурея); заповедник «Комсомольский» (р. Малая Таландинка, ручьи Холодный, Пимигли); заповедник «Ботчинский» (р. Ботчи); национальный парк «Анюйский» (р. Анюй).

Амурская область – заповедник «Зейский» (р. Большой Гармакан); заповедник «Норский» (р. Нора).

Еврейская автономная область – заповедник «Бастак» (р. Быдырь).

Заключение

Hydrurus foetidus является показателем очень чистых, свободных от органического загрязнения вод. Эта водоросль легко определяется по внешнему виду, а ее наличие в водоёме указывает на хорошее качество природной воды, I–II классов чистоты.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, тема № 121031000147-6 (the research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation, theme No. 121031000147-6).

Литература (References)

- Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В.** 2006. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. – Тель-Авив: Pilies Studio, 498 с. (**Barinova S. S., Medvedeva L. A., Anissimova O. V.** 2006. [Biodiversity of algal environmental indicators]. – Tel Aviv: Pilies Studio, 498 pp. [In Russian].)
- Богатов В. В.** 1994. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 218 с. (**Bogatov V. V.** 1994. [Ecology of river communities of Russian Far East]. – Vladivostok: Dalnauka, 218 pp. [In Russian].)
- Медведева Л. А.** 2001. Некоторые данные о динамике численности и биомассы эпилитонных водорослей реки Кедровая // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. С. 31–37. (**Medvedeva L. A.** 2001. Some data on the dynamics of the abundance and biomass of epilithic algae in the Kedrovaya River. *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings* 1: 31–37. [In Russian].)
- Медведева Л. А.** 2014. Количественные характеристики сообществ перифитонных водорослей реки Кедровая (Приморский край) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 6. С. 443–452. (**Medvedeva L. A.** 2014. Quantitative characteristics of periphyton algae communities of the Kedrovaya River (Primorye Territory). *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings* 6: 443–452. [In Russian].)
- Сладечек В.** 1967. Общая биологическая схема качества воды // Санитарная и техническая гидробиология. С. 26–31. (**Sladeczek V.** 1967. General biological scheme of water quality. *Sanitary and technical hydrobiology*: 26–31. [In Russian].)
- Унифицированные методы исследования качества вод. 1977. Методы биологического анализа вод. Ч. 3. Приложение I. Индикаторы сапробности. – М.: СЭВ, с. 11–42. ([Unified Methods for Studying Water Quality. Methods of biological analysis of waters. Part 3. Appendix I. Indicators of saprobity]. 1977. – Moscow: SEV, pp. 11–42. [In Russian].)
- Sládeček V.** 1986. Diatoms as indicators of organic pollution. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica* 14(5): 555–566.
- Stoermer E. F., Smol J. P.** 1999. The diatoms: application for the environmental and earth sciences. – Cambridge: Univ. Press, 469 pp.

Палеогеномика (краткий обзор)

Галина Николаевна Челомина

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН

Владивосток, 690022, Российская Федерация

chelomina@ibss.dvo.ru; https://orcid.org/0000-0002-8467-2693

Аннотация. Палеогеномика известна как полногеномный анализ древней ДНК. В данной работе дан краткий обзор достижений палеогеномики, включая её историю и методы исследования. В частности, с позиции палеогеномных данных обсуждаются вопросы эволюции человека, гибридизации гоминид (неандерталец, денисовец) и человека современного морфологического типа, трансконтинентальные миграции древнего человека из Сибири в Америку, миграции народов ямной культуры в обширных евразийских степях, происхождения исчезнувших (этруски, скифы) и современных (население Цинхай-Тибетского нагорья, аварцы) народов, одомашнивания животных и растений, влияния изменения климата на биоразнообразие, биологии сохранения и систематики, а также эволюции патогенов. В качестве направлений будущего развития палеогеномики обсуждаются перспективы эволюционной медицины, метилирования древней ДНК, ее извлечения из отложений и эфиппимальных яиц, а также возможности восстановления исчезнувших видов.

Ключевые слова: палеогеномика, древняя ДНК, сравнительная геномика

Paleogenomics (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

chelomina@ibss.dvo.ru; https://orcid.org/0000-0002-8467-2693

Abstract. Paleogenomics is known as the whole genome analysis of ancient DNA (aDNA). This paper provides a brief overview of the achievements of paleogenomics, including its history and research methods. In particular, issues of human evolution, hominid (Neanderthal, Denisovans) and modern morphological type humans hybridization, transcontinental migrations of ancient humans from Siberia to America, migrations of peoples of the Yamnaya culture in the vast Eurasian steppes, the origin both of the extinct (Etruscans, Scythians) and of the modern (Qinghai-Tibetan Plateau populations, Avars) peoples are discussed from the perspective of paleogenomic data, domestication of animals and plants, impacts of climate change on biodiversity, conservation biology and taxonomy, and evolution of pathogens. The prospects of evolutionary medicine, aDNA methylation, the use of aDNA from sediments and ephippial eggs, as well as the possibility of restoring extinct species are discussed as directions for the future development of paleogenomics.

Key words: paleogenomics, ancient DNA, comparative genomics

Введение

Палеогеномика, также известная как полногеномный анализ древней ДНК (ancient DNA – aDNA), оказывает огромное влияние на развитие современной науки, помогая в решении широкого круга эволюционных, палеоэкологических и археологических вопросов, зачастую меняя прежние представления и открывая новые перспективы. Древняя ДНК позволяет наблюдать изменение в генетическом разнообразии во времени и документировать ход эволюционных событий. Благодаря палеогеномике стало возможным исследовать, «как отбор формирует геномы в течение продолжительных периодов времени, как события миграции и примеси порождают современные паттерны генетической изменчивости, как виды приобретают генетические варианты, обеспечивающие преимущества приспособленности в условиях новых ограничений отбора, и как популяции растений и животных реагируют на изменение окружающей среды, болезнь или деятельность человека»

(Brunson, Reich 2019, с. 320). Таким образом, древняя ДНК может быть использована для тестирования связей между событиями окружающей среды и эволюционными изменениями в популяциях, уточнения эволюционных отношений между видами и для обеспечения калибровки молекулярных часов, выявления криптических взаимоотношений между исчезнувшими и современными популяциями, а также для изучения эволюции генома, включая эволюцию патогенности (Shapiro, Hofreiter 2014). Геномные данные древних людей и архаичных гоминид дают новое представление об адаптации человека к изменяющейся окружающей среде, сельскохозяйственному образу жизни и патогенам, об эволюции человека и ее последствий для поведения человека (Marciniak, Perry 2017). Палеогеномика пересмотрела вымершее разнообразие, обнаружила скрытую миграцию фауны, выявила прошлые события гибридизации и т. д. (Peltzer et al. 2016). Более того, новые технологии геномного анализа дают надежду на возрождение вымерших видов (Sandler 2014). Хотя большинство исследований сосредоточено на истории популяций человека, максимальное среднее количество цитирований связано со статьями по применению древней ДНК в эволюционных исследованиях. Наиболее бурно развивается направление палеогеномики, связанное с реконструкцией экологической истории и генетикой сохранения видов (Pinakhina, Chekunova 2020).

История становления и методы

Палеогеномика имеет сравнительно недолгую историю. Исследования древней ДНК начались в середине 1980-х гг. одновременно в двух лабораториях, Сванте Паабо (Svante Pääbo; Нобелевская премия 2022 по физиологии и медицине за открытия в области генома вымерших гоминидов и эволюции человека) в Швеции и Алана Вилсона (Allan Wilson) в США. Первая последовательность древней ДНК, была выделена из шкуры вымершего вида семейства зебр *Equus quagga quagga* Boddaert, 1785, хранившейся в музее (Higuchi et al. 1984), а первая последовательность древней ДНК человека выделена из тканей египетской мумии возрастом более 4400 л. (Pääbo 1985). Исследование молекул ДНК, сохранившихся с течением времени, открыло доступ к доисторической генетической информации и нашло широкое применение, в том числе в таксономии, палеонтологических реконструкциях, популяционной генетике, гуманитарных аспектах и т. д. Однако низкая сохранность, посмертная модификация ДНК и наличие в образцах ингибиторов сильно усложняли работу с древней ДНК. Поэтому первые исследования проводились в основном на последовательностях митохондриальной ДНК (Челомина 2006).

Достижения в области извлечения ДНК и новые технологии секвенирования (*next generation sequencing – NGS*) значительно расширили возможности изучения древних геномов. Недавнее развитие методов обогащения (использование специальных приманок для захвата фрагментов древней ДНК) позволяет изучать образцы, которые ранее считались непригодными для анализа. Древняя ДНК характеризуется повреждениями, которые накапливаются с течением времени. К ним относятся депуринизация, приводящая к потере азотистого основания, дезаминирование, в результате которого метилированный цитозин превращается в тимин, образование перекрестных связей и высокая фрагментация структуры молекулы. Стратегии обогащения используются либо во время создания геномной библиотеки (предпочтительно для включения поврежденных фрагментов древней ДНК), либо после создания библиотеки (для разделения эндогенных и экзогенных фракций путем отжига с определенным набором зондов, в растворе или на микрочипах, с предполагаемыми

мишениями захвата размером примерно от 16 т. п. н. до 3 Гб) (Orlando et al. 2015). Другие стратегии, используемые для улучшения извлечения древней ДНК, включают целенаправленное расщепление ДНК микробов из окружающей среды, обогащение повреждённой матрицы (выборочное нацеливание на повреждённую ДНК во время подготовки библиотеки одноцепочечной ДНК), обогащение мишени без удлинения в растворе (на основе гибридизации мишень-зонд), твердофазное обогащение мишней ДНК (прямое применение микрочипов) и обогащение всего генома (захват всего генома в растворе – whole-genome in solution capture, WISC). В WISC специально разработанные биотинилированные РНК-зонды отжигаются с одноцепочечной ДНК (денатурируются температурой), несгибридизованная ДНК элюируется, а связанная ДНК (обогащенная библиотечная фракция) высвобождается после обработки РНКазой, амплифицируется и секвенируется (Orlando et al. 2015).

Однако низкое содержание эндогенной ДНК, короткая длина фрагмента и паттерны неправильного включения требуют новых специализированных методов для успешной реконструкции древних геномов. В этих целях используются специально разработанные программные обеспечения PALEOMIX (набор конвейеров и инструментов, предназначенных для быстрой обработки данных высокопроизводительного секвенирования) и EAGER (effective ancient genome reconstruction – эффективная реконструкция древнего генома). Эти методы упрощают анализ наборов геномных данных, помогают предварительно обрабатывать, картировать, аутентифицировать, оценивать качество образцов древней ДНК и предоставляют инструменты для обнаружения, фильтрации и анализа вариантов (Peltzer et al. 2016; Lan, Lindqvist, 2019; Lan et al. 2022).

Современные технологии высокопропускного секвенирования и биоинформатики позволяют успешно извлекать и анализировать геномы из окаменелостей возрастом более 100 млн л. Первые палеогеномные работы с помощью NGS позволили получить примерно 13 Mb ядерной ДНК из 28 000 летних останков мамонта (Poinar et al. 2006) и около 1 Mb ДНК неандертальца (Green et al. 2006). В настоящее время известны геномные данные для разных видов животных, от недавно вымерших, таких как тасманийский тигр (исчезнувший около 100 л. н.), до живших десятки или сотни тыс. л. н., например, шерстистого носорога, пещерного медведя и древней лошади (время вымирания примерно 18 000, 270 000 и 560 000 л. н. соответственно) (Mitchell, Rawlence 2021). Использование геномных данных позволяет проводить исследования эволюционной истории современных и вымерших видов, расширяя наше понимание молекулярных основ видеообразования, адаптации и восприимчивости к болезням. Эта область исследований опирается на два основных подхода, макро- и микроэволюционный (или синхронный и аллохронический, соответственно). Первый подход сравнивает современные геномы с реконструкцией геномов предков в рамках глубоких временных масштабов (миллионы лет). Второй основан на прямом секвенировании палеонтологического материала, сохранившегося в течение последних 10 000 л. Геном предков – это «медианный» (или «промежуточный») геном, состоящий из эталонного порядка генов, общего для всех современных видов. Такие минимальные предковые геномы реконструируются в четыре этапа: 1 – идентификация консервативных или дуплицированных генов, 2 – выявление синтезии в группах консервативных соседних генов, 3 – реконструкция смежных наследственных регионов, содержащих гены, которые сохраняются у всех исследованных видов, и 4 – реконструкция предкового генома сprotoхромосомами и переупорядоченными протогенами (Pont et al. 2019). В частности, такие

исследования обнаружили высокую стабильность геномов плацентарных млекопитающих, позволили предположить, что изменения окружающей среды могли влиять на пластичность генома, и это дало начало ключевых адаптивных биологических функций (например, обонятельные рецепторы), показали поразительное сохранение синтезии на протяжении примерно 320 млн л. эволюции позвоночных и позволили реконструировать анцестральный геном млекопитающих (Pont et al. 2019; Damas et al. 2022).

Объекты исследований и основные результаты

Человек и гоминиды

Высококачественные геномы архаичных людей позволяют исследовать недавнюю эволюцию человека и определять важные изменения, особенно связанные с мозгом, которые делают нас «полностью людьми» (Kuhlwilm, Boesckx 2019). Удивительно, но согласно графу рекомбинации предковых геномов человека (279 геномов), неандертальца (два генома) и денисовца (один геном), только 1.5–7% генома современного человека уникальны для *Homo sapiens* Linnaeus, 1758 и связаны с работой головного мозга и нервной системы (Schaefer et al. 2021). ДНК неандертальца появилась в геноме человека около 74 000 л. н.; всплеск развития специфических для человека мутаций происходил дважды, 600 000 и 200 000 л. н., и был вызван или природными явлениями, или другими факторами (Schaefer et al. 2021).

Геномные данные вымерших гоминид существенно дополняют наше представление о происхождении современного человека. За последние 200 000–300 000 л. между разными древними гоминидами происходило скрещивание, и следы этих событий сохранились в геномах современного человека. Установлено, что у ныне живущих людей 1–3% ДНК произошло от неафриканских популяций, причем у современных людей из Океании 2–4% ДНК произошли от денисовцев (Hubisz et al. 2020). Согласно геномному анализу, линии неандертальцев и денисовцев разошлись не позднее 390 000 л. н. (Slon et al. 2018), а их общий предок отделился от предков современных людей 550 000–765 000 л. н. (Prufer et al. 2014). События древней гибридизации были подтверждены секвенированием генома из кости Денисовой пещеры на Алтае, показавшим, что находка принадлежит девочке, мать которой была неандерталкой, а отец – денисовцем (Slon et al. 2018). Интересно, что по имеющимся на сегодня данным, большая часть неандертальской ДНК в геноме современного человека получена в результате единственного смешения, которое произошло после выхода человека из Африки, тогда как с денисовцами современные люди смешивались в разных регионах несколько раз (Kerner et al. 2021a). Вероятно, смешение с неандертальцами и денисовцами сыграло важную роль в истории биологической адаптации современного человека. От неандертальцев люди приобрели аллели, связанные с более светлой кожей, что способствовало выработке витамина D в северных широтах с низким уровнем УФ. От денисовцев люди получили гаплотип, связанный с высотной толерантностью в тибетских популяциях, а также гаплотипы с генами, играющими решающую роль в выработке тепла при воздействии холода (100% частота у гренландских инуитов – автохтонных народов Северной Америки) (Marciniak, Perry 2017).

Анализ примерно 120 т. п. н. экзомной ДНК Y-хромосомы неандертальцев и современных людей выявил различия в кодировании белков, включая миссенс-мутации в генах, которые продукцируют специфичные для мужчин минорные антигены гистосовместимости. Считается, что некоторые из них вызывают материнский

иммунный ответ во время беременности, и несовместимость одного или нескольких из этих генов сыграла роль в репродуктивной изоляции. Время до появления самого последнего общего предка (most recent common ancestor, TMRCA) Y-хромосомы неандертальца и современного человека оценивается примерно в 588 000 л. н. (Mendez et al. 2016). Анализ человеческой популяции в масштабе всего генома показал, что гены, связанные с иммунной системой, могут быть основными мишениями положительного отбора; гены, связанные с репродукцией и фертильностью, вероятно, быстро развиваются; а гены, связанные с персистенцией лактазы, эккринными железами и реакцией на гипоксию являются генами недавней адаптации человека (Lachance, Tishkoff 2013).

Доступность геномных данных примерно для 1100 отдельных геномов древних людей и архаичных гоминид дает новое представление об адаптации человека к изменяющейся среде, сельскохозяйственному образу жизни и патогенам, а также об эволюции человека и ее последствий для поведения человека. Так, исследования древних геномов выявили очень постепенную эволюцию депигментации кожи у современных европейцев. Аллели, связанные с более светлой пигментацией кожи почти фиксированы или наблюдаются с максимальной частотой среди европейцев во всем мире, причем варианты некоторых генов увеличились в частоте совсем недавно. Аналогична ситуация с физиологической адаптацией к низко кислородной высокогорной среде Гималайской дуги в Непале. Классический пример – персистенция лактазы у человека, которая развила во многих регионах мира, а географическое распространение адаптивного варианта и увеличение его частоты произошло в течение последних 5000 л. Большинство современных людей имеют увеличенное число копий гена амилазы (ответственного за переваривание крахмала) по сравнению с шимпанзе. При этом первоначальная дупликация гена произошла после расхождения линии человека с линиями неандертальца и денисовца, что, возможно, связано с земледелием (Marciniak, Perry 2017).

К настоящему времени проанализированы многочисленные геномы древних людей, что в значительной мере прояснило вопросы истории популяций анатомически современных людей. Одна из важных и спорных проблем – заселение Европы. Палеогеномика показала, что заселение Европы является очень сложным процессом со множественными миграциями различных популяций, которые могли повлиять на современный генофонд европейцев. Согласно одной из моделей, по крайней мере три различных древних популяции внесли вклад в происхождение современных европейцев: коренные палеолитические западноевропейские охотники-собиратели, древние северные евразийцы, связанные с верхнепалеолитическими сибиряками, и ранние европейцы, относящиеся к восточным неолитическим земледельцам (Lan, Lindquist 2018). Полногеномный анализ древних европейцев указал на массовую миграцию на запад из понтийских степей около 4500 л. н., и обнаружил, что представители ямной культуры имеют общее происхождение с древними жителями Северной Евразии (Lan, Lindquist 2018). Более того, палеогеномные исследования обнаружили присутствие генетических типов, характерных для представителей ямной культуры у населения медного и бронзового веков в Испании и Португалии (Olalde et al. 2019). Морская экспансия скандинавского населения в эпоху викингов (750–1050 г. н. э.) является масштабным событием мировой истории. Секвенирование геномов 442 человек из археологических раскопок в Европе и Гренландии предоставило доказательства значительного притока датского происхождения в Англию, приток шведов в Прибалтику, норвежцев – в Ирландию, Исландию и Гренландию,

а в Скандинавию – народов из других стран Европы (Margaryan et al. 2020). Анализ палеогеномов указывает на преимущественно анатолийское происхождение континентальных неолитических земледельцев и иберийского – британских неолитических популяций. Примечательно, что в этих исследованиях по предсказаниям уровня пигментации кожи, мезолитический человек из Чеддара (пещера Гофа на юго-западе Англии) был темнокожим с голубыми/зелеными глазами, неолитический человек из пещеры Карсингтон Пастьор (Дербишер) имел пигментацию кожи от средней до темной и карие глаза, а у западноевропейских мезолитических охотников-собирателей к 6000 г. до н. э. существовали совершенно разные уровни пигментации (Brace et al. 2019).

Происхождение и развитие этруской цивилизации, занимавшей в железном веке большую территорию центральной Италии, обсуждалось на протяжении веков. Эта культура известна выдающимися навыками в области металлургии, сложными культурными представлениями и своим вымершим неиндоевропейским языком. Существуют две гипотезы, первая из которых предполагает анатолийско-эгейское происхождение этрусков (на что указывали древнегреческие писатели), вторая – автохтонное развитие (поддержано археологами). Геномные исследования 82 человек, живших от 800 г. до н. э. до 1000 г. н. э. в Этрурии и южной Италии, обнаружили компонент индоевропейского степного происхождения (т. е. люди, связанные с этруской культурой, имели большую долю степных предков) и отсутствие недавней анатолийской примеси среди предполагаемых неиндоевропейских этрусков в течение железного века (что не согласуется с первой гипотезой). В течение почти 800 л. после бронзового века родственный этруским генофонд в целом оставался однородным, несмотря на спорадическое присутствие выходцев из ближнего востока, северной Африки и центральной Европы. Однако местный генофонд резко изменился в период Римской империи, и примесь генов с восточным средиземноморским происхождением достигла 50%. Кроме того, были идентифицированы североевропейские компоненты, появившиеся в центральной Италии в раннем средневековье, которые сформировали генетический паттерн современного итальянского населения (Posth et al. 2021).

Скифы представляли собой множество конно-воинских кочевых культур, обитавших в евразийских степях, в том числе на территории современного Казахстана, в первом тысячелетии до н. э. Однако мало что известно об их происхождении и связях с другими культурами. Известны три гипотезы происхождения скифов. Гипотеза понтийско-каспийского происхождения базируется на предполагаемых иранских языках скифов, гипотеза казахского степного происхождения подтверждается археологическими находками. В то же время множественное независимое происхождение от генетически разных групп опирается на общие культурные черты (Gneccchi-Ruscone et al. 2021). Полногеномные данные для 111 древних людей первого тысячелетия до н. э. и н. э. из 39 археологических раскопок в степях центральной Азии не нашли подтверждение западному Понто-каспийскому происхождению, они больше соответствовали гипотезе казахского степного происхождения. Однако, гипотезы как единого происхождения, так и множественного происхождения поддержки не получили, напротив, были обнаружены свидетельства формирования двух основных генофондов железного века, возникших вокруг Алтая и Урала (Gneccchi-Ruscone et al. 2021). Интересно, что неоднородность и географическая структуризация, наблюдаемая в железном веке, резко контрастирует с генетической однородностью среди современных казахов. Полагают, что казахский генофонд представляет

смесь различных западно- и восточноевропейских источников со сложной демографической историей. Гомогенизация генофонда, вероятно, произошла в результате 400 л. строгих экзогамных правил, появившихся с установлением Казахского ханства в XV веке (Gneccchi-Ruscone et al. 2021).

Аварцы (авары) – один из коренных народов Кавказа, считающих себя преемником монгольской степной империи жужаней, разрушенной турками около 550 г. н. э. В шестом веке аварская элита обосновалась в Карпатском бассейне, о чем свидетельствуют археологические раскопки. Геномные исследования людей из элитных погребений с изысканным инвентарем из серебра и золота, расположенных в центральной части Аварской империи в Дунайско-Тисском междуречье, показали, что 90% особей раннего аварского периода и 70–80% людей позднего аварского периода действительно имеют северо-восточное азиатское происхождение. Оставшаяся родословная аварской элиты (10–20%) имеет западно-евразийское происхождение, вероятнее всего – из Северного Кавказа. Таким образом, аварцы за короткий промежуток времени мигрировали из Монголии на Кавказ, а затем – Карпаты, совершив самую быструю из известных дальних миграций человека. Отсутствие признаков инбридинга указывает на то, что либо мигрировала большая группа аварского населения со строгими брачными обычаями, либо миграция была непрерывной. Анализ захоронений аварского периода из соседних регионов выявил более высокое генетическое разнообразие, указав на генетически гетерогенную местную элиту: 40–50% популяции имела предков из Северо-Восточной Азии, а большая часть имела местное происхождение (Fregel 2022).

Восточная Азия, куда входят Китай, Монголия, Корея и близлежащие острова, является домом для почти четверти населения мира и включает множество разнообразных этнических групп и языковых слоев. Однако генетическая история Восточной Азии, особенно Китая, только начинает изучаться (Yang et al. 2020). Анализ полногеномных данных 166 жителей Восточной Азии, датируемых 6000–1000 гг. до н. э. и 46 современных, позволил сделать ряд интересных выводов и внести значительный вклад в понимание истории населения этой малоизученной области. Например, охотники-собиратели Монголии и бассейна реки Амур имеют общую родословную от носителей монгольского и тунгусского языков. Жители Тайваня в период примерно 13 000–800 гг. н. э. имели 75% предков от линии (видимо, происходящей от фермеров Янцзы), распространенной у современных австронезийцев, тайгадайцев и австро-азиатов и около 25% предков от северной линии, связанной с фермерами Хуанхэ, но отличной от них. Предки скотоводов Ямной степи прибыли в западную Монголию после 3000 г. до н. э., однако были вытеснены более ранними линиями. Более поздние потоки генов обусловлены мигрантами ямной и европейской родословной фермеров (после 2000 г. до н. э.), а также последующими мигрантами из Турана (Wang et al. 2021).

Древние геномы раскрывают родословную, связанную с ямной культурой, и потенциальный источник индоевропейских носителей в Тянь-Шане железного века. Недавние исследования геномов человека раннего бронзового века выявили массовую экспансию населения за счет лиц, связанных с ямной культурой, из причерноморских каспийских степей в Западную и Восточную Евразию, что, вероятно, сопровождалось распространением индоевропейских языков. Современные популяции из региона Синьцзян на северо-западе Китая демонстрируют сложную популяционную историю с генетическими связями как с Восточной, так и с Западной Евразией. Анализ первых полногеномных данных о 10 древних жителях северо-

восточного Синьцзяна (датируются примерно 2200 л. н.; стоянка железного века Ширенцигоу) показал, что они генетически смешаны между восточными и западными евразийцами. Большая часть восточно-евразийского происхождения связана с популяциями Северо-Восточной Азии, в то время как западно-евразийское происхождение лучше всего представлено (20–80%) ямно-подобными предками. Таким образом, данные предполагают западно-евразийское степное происхождение, по крайней мере, для части населения древнего Синьцзяна. Кроме того, результаты подтверждают связанное с ямной культурой происхождение ныне вымерших тохарских языков в Таримской котловине на юге Синьцзяна (Ning et al. 2019).

Высокогорные поперечные долины гималайской дуги от Аруначал-Прадеша до Ладака были одними из последних обитаемых мест, постоянно колонизированных доисторическими людьми. Современное население этих долин имеет культурное и языковое сходство с народами, обитающими сегодня на Тибетском плато, и считается потомком самых ранних обитателей Гималайской дуги, хотя это предположение оспаривалось археологами. Секвенирование ядерного и митохондриального геномов восьми человек из Непала, датируемых 3150–1250 гг. н. э., показало, что для региона характерна многолетняя стабильность генетического состава населения, несмотря на выраженные изменения в материальной культуре. Высокое генетическое сходство с современными высокогорными выходцами из Восточной Азии, общие высотные адаптивные аллели предполагают высокогорное восточноазиатское происхождение доисторических гималайских популяций (Jeong et al. 2016).

Вопрос о происхождении первых американцев остается во многом спорным, с противоречивыми интерпретациями, базирующимися на анатомических и генетических данных. Однако существует общепринятое мнение, что предки современных коренных американцев проникли в Америку из Сибири через Берингов мост, и что это произошло не менее чем 14 600 л. н. (Raghavan et al. 2015). Черновые версии генома человека возрастом примерно 24 000 л. с юга центральной Сибири подтвердило гипотезу сибирского происхождения современных коренных американцев. Было показано, что сибиряки имеют генетическое сходство как с западно-евразийскими, так и с современными коренными американцами, причем 14–38% предков коренных американцев могут происходить в результате потока генов из этой древней популяции (Raghavan et al. 2014). Дальнейшие палеогеномные исследования показали, что верхняя граница для первоначального расхождения предков коренных американцев от их предков из Восточной Азии составляет около 23 000 л. н., затем следует короткий период изоляции (не более 8000 л.) и последующее проникновение и распространение по Америке. Диверсификация, вероятно, в пределах Америки, дала начало северной и южной ветвям современных коренных американцев около 13 000 л. н. (Raghavan et al. 2014, 2015).

Животные

Почти полные или частичные геномы были получены от вымерших видов млекопитающих, таких как шерстистый мамонт *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), белый медведь *Ursus maritimus* Phipps, 1774, дикая лошадь *Equus ferus* Boddaert, 1785 и др. (Lan, Lindqvist 2019). Эти данные полезны для изучения генетических изменений, связанных с демографией и вымиранием, одомашниванием и межвидовой гибридизацией в прошлом, а также сохранением видов. Шерстистый мамонт одним из первых привлек внимание биологов в качестве объекта палеогеномики. Будучи одним из самых многочисленных видов мегафауны Северного

полушария в плейстоцене и раннем голоцене, около 10 000 л. н. вид вымер на материке, а примерно 3700 л. н. исчезли и островные популяции (Vartanyan et al. 2008). Сравнение высококачественных геномов шерстистого мамонта материковой популяции возрастом 45 000 л. и последней выжившей островной популяции обнаружило высокое сходство демографических траекторий, с древним бутылочным горлышком и резким сокращением эффективной численности островных популяций в начале голоцена. Кроме того, у островного образца обнаружили снижение полногеномной гетерозиготности и накопление вредных мутаций, что могло способствовать вымиранию популяции (Palkopoulou et al. 2015).

Морская корова Стеллера (или белоплечая корова, Стеллерова корова) *Hydrodamalis gigas* (Zimmermann, 1780) – другой символ плейстоценовой мегафауны, исчезновение которого считается первым историческим вымиранием морского млекопитающего в результате деятельности человека (Le Duc et al. 2022). Геномные исследования *H. gigas* (с высоким, 25.4-кратным охватом) показали, что гетерозиготность последней популяции этого животного была низка и сравнима с последней инбредной популяцией шерстистого мамонта, населявшего остров Врангеля 4000 л. н., и примерно в два раза ниже, чем у ближайшего вида сирен – дюгонь *Dugong dugon* (Müller, 1776) (Sharko et al. 2021). Однако процесс вымирания *H. gigas* начался задолго до исчезновения и, следовательно, изменения окружающей среды также способствовали вымиранию (Sharko et al. 2021; Le Duc et al. 2022). Демографический анализ показал, что *H. gigas* и дюгонь имели только одно бутылочное горлышко в своей эволюционной истории, в отличие от шерстистого мамонта, имевшего, как минимум, два бутылочных горлышка за последние сотни тысяч лет (Sharko et al. 2021). Популяции стеллеровой морской коровы сокращалась по крайней мере в течение последних 500 000 л. с возможной временной стабилизацией во время теплого межледникового (Le Duc et al. 2022).

Вымершая стеллерова корова была морским млекопитающим размером с кита, имевшим высокую морфологическую адаптацию к суровому прибрежному климату северной части Тихого океана и гемоглобин с фиксированной аминокислотной заменой, радикально влияющей на его функции (Signore et al. 2022). В процессе эволюции некоторые локусы, связанные с метаболическими, иммунными и гормональными системами, прошли положительную селекцию (Sharko et al. 2021). Из 197 генов, которые у *H. gigas* развиваются значительно быстрее, и 41 – значительно медленнее, 20 модулируют массу тела и энергетический обмен (Le Duc et al. 2022). Сравнительный геномный анализ выявил конвергентную эволюцию между стеллеровой коровой и китообразными, предполагая роль нескольких генов в адаптации к холодной водной среде, среди которых – инактивация генов липоксигеназы. У людей аллельные варианты потери функции в этих генах являются причиной аутосомно-рецессивного врожденного ихиоза, характеризующегося толстым гиператотическим эпидермисом, повторяющим кожу стеллеровой коровы (похожей, согласно описанию Г. Стеллера на кору дуба) (Le Duc et al. 2022).

Изучение генома белого медведя *Ursus maritimus* (Lan, Lindqvist 2019), основная среда обитания которого определяется протяженностью арктического морского льда, представляет исключительный интерес в плане получения сведений об адаптации к экстремальным условиям, влиянию изменения климата и колебания ледников на эволюцию видов и биоразнообразие, а также прояснения эволюционной истории белого и бурого медведей. Белые и бурые медведи являются родственными видами, с различными физиологическими и поведенческими адаптациями, которые развились

за последние 500 000 л. Однако геномный анализ показал, что некоторые существующие и вымершие популяции бурых медведей имеют относительно недавнее происхождение от белых медведей. Результаты ре-секвенирования древнего генома с острова Шпицберген возрастом около 120 000 л. и сравнение его с геномами современных видов, предполагают, что древний белый медведь имел меньший поток генов с бурим медведем (Lan, Lindqvist 2019). Анализ палеогенома белого медведя возрастом около 100 000 л. обнаружил массивный поток генов от белого медведя к бурому, что не было видно из данных, полученных на живых белых медведях. Исторический односторонний поток генов от белых медведей к бурым медведям, вероятно, произошёл из-за изменения климата, вызвавшего перекрытие ареалов двух видов (Wang et al. 2021). Недавно проведенный популяционный геномный анализ выявил древнее и резкое сокращение эффективной численности популяции белого медведя за последние 300 000 л., что согласуется с его более низким генетическим разнообразием по сравнению с бурим медведем. Кроме того, получены свидетельства по крайней мере одного древнего, вероятно более 150 000 л. назад, события интрогрессии аллелей бурых медведей в геном предков белых медведей (Lan et al. 2022). Таким образом, исследования подчеркивают сложные пути ретикулярности, по которым может идти эволюция в условиях резко изменяющегося климата.

Сравнение митохондриальных геномов вымерших и современных популяций волков *Canis lupus* Linnaeus, 1758 показало, что современные волки произошли от одной популяции, существовавшей около 25 000 л. н. Однако жили они не на юге Европы или Средней Азии, как ранее предполагали зоологи, а на территории Берингии. Поселившись вначале в Евразии, они около 15 000 л. н. колонизировали Северную Америку и часть Центральной Америки (Loog et al., 2020). Время дивергенции волка и собаки, по данным древних геномов, составляет примерно 36 900–41 500 л., а одомашнивание собаки датируется 20 000–40 000 л. Причем получены убедительные доказательства генетической преемственности от палеолита к неолиту и, в некоторой степени, к настоящему времени (Botigué et al. 2017). Собаки являются первыми и единственными полностью одомашненными крупными хищниками (волкоподобные хищники семейства псовых Canidae), и их одомашнивание стало важным событием в истории человечества. Данные секвенирования генома плейстоценового волка с полуострова Таймыр показали, что он хорошо отличается как от предков собак, так и от современных волков. Радиоуглеродный метод определил его возраст как 35 000 л., что позволило калибровать молекулярные часы псовых (Thalman, Perri 2018). Данные митохондриального генома показали, что линия предков самой древней собаки Северной Америки из Аляски возрастом 10 150 л., отделилась от линии сибирских собак примерно 16 700 л. н. Это совпадает с датировкой прибрежного маршрута северной части Тихого океана и поддерживает гипотезу о первой миграции людей и собак по прибрежному маршруту, а не по центральному континентальному коридору (da Silva Coelo et al. 2021).

Согласно археологическим свидетельствам, одомашнивание лошади началось примерно 5500 л. н. Одомашнивание лошадей оказало большое влияние на жизнь человека, коренным образом изменив его мобильность на большие расстояния и ведение боевых действий. Имеется ряд работ, посвященных исследованию генетических процессов, лежащих в основе одомашнивания лошадей, в которых изучались древние геномы лошадей в различные временные отрезки их истории. Причем в этих работах удалось повысить верхний предел сохранения ДНК в костных остатках млекопитающих с возраста 120 000 л. (геном самого старого белого медведя)

до примерно 735 000 л. (Lan, Lindqvist 2019). Палеогеномные исследования показали, что современные одомашненные породы не происходят от самой ранней линии домашних лошадей в Ботае, или Иберии и Анатолии, что предполагали археологические находки. Родиной современных лошадей могли быть западно-евразийские степи и особенно нижняя Волго-Донская область. Карттирование изменений популяций на основе 273 древних геномов лошадей показало, что современные домашние лошади вытеснили почти все местные популяции Евразии примерно с 2000 г. до н. э. Результаты отвергают общепринятую связь между верховой ездой и массовой экспанссией ямных степных скотоводов в Европу около 3000 г. до н. э., что привело к распространению индоевропейских языков. В то же время в Азии индоиранские языки, колесницы и лошади распространились вместе, следуя синташтинской культуре в начале второго тысячелетия до н. э. (Librado et al. 2021). Большинство пород современных лошадей произошло от персидской линии (Fages et al. 2019). Кроме того, было обнаружено, что верховая езда включала в себя строгий отбор критических двигательных и поведенческих адаптаций в генах GSDMC и ZFPM1 (Librado et al. 2021), многочисленные аллели которых, связанные со скоростью бега, увеличились в частоте в последние 600–1100 л. (Fages et al. 2019), а аллель гена DMRT3, связанный с иноходьем, появился в Англии примерно в 850 г., а затем распространился по континентальной Европе (Wutke et al. 2016).

Древние геномы могут предоставить информацию о приоритетах сохранения современных видов. Например, исследование генома древней лошади показало, что прямой предок лошади Пржевальского, которая до сих пор считалась единственной настоящей дикой лошадью, когда-то был прирученной лошадью. Это открытие подняло вопросы о природоохранном статусе вида, так как гибриды не являются приоритетными единицами сохранения (Frantz et al. 2020). Голубая антилопа *Hippotragus leucophaeus* (Pallas, 1766) считается единственным крупным африканским млекопитающим, которое вымерло в историческое время. Филогенетический анализ черновых версий геномов из исторического образца (приблизительно XIX в.), и ископаемого образца возрастом около 9800–9300 л. (самый старый палеогеном Африки) подтвердил, что голубая и черная антилопы являются сестринскими видами, и продемонстрировал поток древних генов от чалой антилопы к голубой. Геномное разнообразие голубых антилопказалось намного ниже, чем у чалых и черных антилоп, свидетельствуя о низком размере ее популяции. Однако сохранение этого вида на протяжении всего голоцена предполагает, что основным фактором вымирания голубой антилопы было воздействие человека в колониальную эпоху (Hempel et al. 2022; Sheng et al. 2019). Еще один пример связан с гигантской пандой, исторический ареал которой простирался от северного Китая до Юго-Западной Азии, в то время как современные особи ограничены фрагментированными горными хребтами на восточной окраине Цинхай-Тибетского плато. Палеогеном выявил генетический вклад исчезнувшей гигантской панды в сохранившиеся популяции. Оказалось, что ядерный геном гигантской панды из провинции Юньнань возрастом около 5000 л. представляет собой генетически отличную популяцию, которая отделилась до диверсификации современных популяций. Хотя существующие популяции гигантской панды имеют неплохое генетическое разнообразие, это лишь часть того генетического разнообразия, которое данный вид имел до недавнего сокращения своего ареала (Sheng et al. 2019).

Палеогеномы гиен обнаружили сложную эволюционную историю межконтинентального генного потока между африканскими пятнистыми и евразийскими

пещерными гиенами (род *Crocuta* Kaup, 1828), позволяющую предположить, что предки рода гиен покинули Африку примерно в то же время, что и ранние *Homo* Linnaeus, 1758. Несоответствие между ядерной и митохондриальной филогениями и доказательства двунаправленного потока генов может усложнить имеющуюся таксономическую классификацию (Westbury et al. 2020). Палеогеномика пролила свет на эволюционную историю вымершего в голоцене «рогатого» крокодила. Однако филогенетический анализ митохондриальных геномов 1300–1400-летних образцов свидетельствует в пользу родственных связей между родами *Voay* Brochu, 2007 и *Crocodylus* Laurenti, 1768 (рогатыми и настоящими крокодилами), что противоречит систематическим исследованиям по морфологическим данным, помешающих *Voay* в *Osteolaeminae* (карликовые крокодилы и их родственники) (Hekkala et al. 2021).

Несмотря на то, что птицы являются одним из самых богатых видами классом позвоночных, использование древней ДНК в изучении их эволюции практически отсутствует и ограничивается реконструкцией филогенетических отношений для уточнения таксономии и применением для сохранения и управления популяциями. При этом большая часть материала датируется поздним голоценом. Изучение древних геномов птиц, которое только начинается, чрезвычайно актуально для понимания механизмов, управляющих эволюцией и вымиранием, поскольку за последние несколько сотен лет произошло более четверти случаев вымирания птиц (Grealy et al. 2017).

Плиоценовая и плейстоценовая мегафауны крупных травоядных вызывала совместную эволюцию различных специализированных хищников, падальщиков и т. д., многие из которых вымерли вместе с мегатравоядными в конце плейстоцена, включая стервятника Нового Света *Coragyps occidentalis* (L. Miller, 1909). Этот вид является предком или сестринским видом черного стервятника *C. atratus* (Linnaeus, 1758), систематические отношения между которыми не ясны. Показательно, что согласно летописи окаменелостей *C. occidentalis* в основном обитал на больших высотах, в то время как *C. atratus* населяет низменности. Секвенирование 14 000 л. генома *C. occidentalis*, обнаруженного в перуанских Андах, показало, что *C. occidentalis* эволюционировал после того, как популяция современного черного стервятника колонизировала Высокие Анды 300 000–400 000 л. н. Стервятник Нового Света был значительно крупнее и имел несколько иные пропорции тела по сравнению с черным стервятником. Авторы резюмируют, что эволюция ныне вымершего вида *C. occidentalis* служит примером прерывистой эволюции в результате сильного естественного отбора в экстремальных высокогорных условиях (Eriscon et al. 2022).

Странствующий голубь *Ectopistes migratorius* (Linnaeus, 1766) был самой многочисленной птицей в мире. В 1800-х гг. численность его популяции оценивалась в 3–5 миллиарда особей, что должно было обеспечить защиту от вымирания, однако в начале XX века вид внезапно исчез. Применяя технологии высокопроизводительного секвенирования, было восстановлено от 57% до 75% генома каждого странствующего голубя из четырех музейных экспонатов 19 века. Согласно геномным данным, эффективный размер популяции странствующего голубя за последний миллион лет составлял около 1/10 000 от предполагаемого числа особей 1800 г. и был не больше такового для других широко распространенных видов птиц. Такой результат предполагает, что *E. migratorius* не всегда был очень многочисленным и испытывал частые и резкие колебания численности в результате климатических, пищевых и других экологических изменений (что подтверждается анализом экологических ниш), увеличивая риски его вымирания. Вероятно, в конце 1800-х гг. тенденция к сокращению

численности популяции произошла одновременно с воздействием человека, и сочетание этих двух факторов вызвало быстрое исчезновение странствующего голубя. Это величайшее в истории вымирание, вызванное деятельностью человека, показывает, насколько уязвимыми могут быть даже многочисленные виды (Hung et al. 2014).

Растения

Древняя ДНК была успешно экстрагирована из различных типов растительных тканей, сохранившихся в самых разных условиях (Schlumbaum et al. 2008). Первые генетические исследования древней ДНК внесли существенный вклад в понимание процессов одомашнивания, адаптации и распространения сельскохозяйственных культур (Palmer et al. 2009, 2012; Jaenicke-Despres et al. 2003). Древние геномы способствуют нашему пониманию механизмов и темпов эволюции растений и позволяют исследовать отбор при одомашнивании, а геномы гербарных растений проливают свет на динамику инвазионной флоры (Gutaker, Bubano 2017). Однако прогресс в восстановлении полных геномов древних растений значительно отстает от такового для животных и человека. Основная проблема связана с отсутствием современных эталонных геномов, большим размером и сложной организацией генома растений, наличием в них большой доли повторяющихся элементов и различными уровнями пloidности (Lan, Lindqvist 2019). Первые успехи палеогеномики растений связаны с древними геномами ячменя и кукурузы.

Эволюционная история кукурузы *Zea mays* L. ssp. *mays* довольно сложная. Археологические находки предполагают, что ее одомашнивание произошло 10 000–6250 л. н. на юге Мексики. Внешне современная кукуруза сильно отличается от своего древнего предка теосинте *Zea mays* subsp. *parviglumis* Iltis et Doebley, 1980, стебель которого напоминает кукурузный, но заканчивается он не початком, а небольшим колоском с зернами. Когда был проведен сравнительный анализ ядерной ДНК (экзоны 348 генов) из 32 археологических образцов кукурузы, охватывающих 6000 л. эволюции, с современными местными сортами, оказалось, что первоначальное, около 4000 л. назад, продвижение кукурузы на юго-запад, вероятно, происходило по высокогорному маршруту, но примерно 2000 л. н. последовал поток генов из прибрежной низменной кукурузы. Популяционный анализ данных позволил дифференцировать отбор при одомашнивании на адаптацию к климатическим и культурным условиям юго-запада, выявляя локусы адаптации, относящиеся к засухоустойчивости и содержанию сахара (da Fonseca et al. 2015). Исследование палеогенома кукурузного початка возрастом 5310 л. из долины Тейакан в Мексике показало, что этот древний образец представляет базовую линию всех современных разновидностей. Древняя кукуруза была частично одомашнена и содержала предковые аллельные варианты, отсутствующие в современных популяциях. Некоторые локусы одомашнивания уже утратили большую часть нуклеотидной изменчивости, присущую теосинте, другие сохранили частичную изменчивость нуклеотидов, которые отсутствуют у современной кукурузы. Таким образом, этот образец является промежуточным этапом между кукурузой и теосинте, а процесс одомашнивания происходил постепенно (Ramos-Madrigal et al. 2016; Vallebuono-Estrada et al. 2016).

Согласно археологическим данным, злаковый ячмень *Hordeum vulgare* L. (1753) был одомашнен примерно 10 000 л. н. в «Плодородном полумесяце» и стал основной культурой неолитического земледелия. Реконструкция палеогеномов пяти 6000-летних зерен ячменя (с максимальной 20-кратной глубиной покрытия при размере эталонного генома в примерно 5.1 Гб!), извлеченных из пещеры в Иудейской

пустыне недалеко от Мертвого моря, и сравнение с последовательностями полного экзома современных образцов ячменя показало близкое родство древних образцов с существующими стародавними сортами из Южного Леванта и Египта, что согла-суется с предполагаемым происхождением одомашненного ячменя в долине Верх-него Иордана. Стародавние сорта ячменя, выращиваемые в современном Израиле, не претерпевали значительной смены родословных за последние шесть тысячелетий, хотя существуют доказательства обмена генами между культивируемыми и симпа-тическими дикими популяциями (Mascher et al. 2016).

Канарские острова были заселены в первом тысячелетии н. э., вероятно, выход-цами из Северной Африки, которые развили фермерское хозяйство с ячменем в каче-стве основной культуры. В популяционном исследовании древней ДНК из двадцати одного археоботанического зерна ячменя с Гран-Канарии, датируемого периодом с 1050 по 1440 год н. э. (с исключительно высокой сохранностью материала) было про-веденено генотипирование по 99 однонуклеотидным маркёрам. Кроме того, был генотипирован 101 образец современных местных сортов с Канарских островов и западного Средиземноморья. Археологический материал показал высокое гене-тическое сходство с существующими местными сортами Канар. Однако образцы с Канарских островов сильно отличались как от иберийского, так и от материкового ячменя Северной Африки. На Канарских островах местные сорта с самых восточных островов были генетически дифференцированы от местных сортов с западных островов, что подтверждает наличие доиспанского выращивания ячменя на Ланса-роте (Hagenblad et al. 2017).

Патогены

Микроны сопровождали человека с момента его появления в Африке 200 000–300 000 л. н. и последующего расселения по миру, а эпидемии, вероятно, были частью нашей истории со времен первых предков. Однако частота эпидеми-ческих заболеваний увеличилась после того, как наши предки занялись сельским хозяйством около 10 000–12 000 л. н. Этому способствовал ряд обстоятельств, таких как повышенная численность и плотность населения, плохая санитария и диетиче-ская зависимость. Таким образом, бронзовый век был важным периодом биологи-ческой адаптации человека к патогенам (Kerner et al. 2021b; Larsen, Crespo 2022). Геномы представляют собой молекулярную запись о происхождении и эволюции, филогеографии и адаптации древних патогенов. Палеогеномика значительно расши-рила данные палеопатологии, так как не все и не всегда инфекционные заболевания оставляют следы повреждений костей в останках скелета. Новые данные позволили идентифицировать возбудителей прошлых пандемий, открыть вымершие линии микробов, дать хронологию появления патогенов, реконструировать эволюционную историю некоторых современных эпидемиологически значимых видов (Spyrou et al. 2019).

К настоящему времени получены качественные палеогеномы патогенных микроорганизмов для многих инфекционных заболеваний, например, чумной палочки *Yersinia pestis* (Lehmann et Neumann, 1896) van Loghem, 1944, палочки Каха *Mycobacterium tuberculosis* (Zopf, 1883) Lehmann et Neumann, 1896 и палочки (бациллы) Хансена *M. leprae* (Hansen, 1880) Lehmann et Neumann, 1896, грамотри-цательной бактерии *Tannerella forsythia* Sakamoto, 2002, ассоциирующейся с повы-шенным риском рака пищевода (Wagner et al. 2014; Bos et al. 2014; Schuenemann et al. 2013; Warinner et al. 2014). Один из наиболее вирулентных патогенов, *Y. pestis*, стал

причиной трех крупных пандемий чумы среди людей: Юстииниановой чумы (VI–VIII вв. н. э.), Черной смерти (XIV–XVIII вв. н. э.) и третьей пандемии (XIX–XX вв.). Палеогеномные исследования возбудителя обнаружили, что родословные пандемий отличаются, и что современная родословная, вероятно, произошла от родословной, связанной со второй волной пандемии (Wagner et al. 2014; Feldman et al. 2016). Исследования семи евразийских штаммов *Y. pestis* возрастом 5000–2800 л. показали, что самый последний общий предок (MRCA) всех линий существовал более 5000 л. н., а древняя менее патогенная линия приобрела генетические изменения и стала высоковирулентной около 3000 л. н. У всех штаммов до периода 3600 л. н. отсутствовал ген *umt*, который кодирует белок, необходимый для жизнеспособности патогена в кишечнике его переносчика, блохи, в то время как все штаммы *Y. pestis* со времени примерно 2900 л. н. содержали интактную копию гена *umt*. С другой стороны, последовательность генома *Y. pestis* с датировкой около 660 л. н., полученная от жертв лондонской черной смерти, не содержала каких-либо производных нуклеотидных изменений, нехарактерных современным геномам. Эти данные предполагают потенциально важную роль сопутствующего поведения человека и экологии в Пандемии Черной смерти, а не генетические изменения самого возбудителя (Rasmussen et al. 2015; Marciniak, Perry 2017).

Широко распространенная в прошлом, инфекция *M. tuberculosis* до сих пор остается глобальной угрозой. Относительно эволюционной истории заболевания существовало две гипотезы. Согласно одной из них, туберкулоз был завезен в Новый Свет пост-контактным путем, согласно другой, туберкулоз был в Новом Свете до контакта с европейцами. Исследование трех геномов туберкулезнной микобактерии возрастом 1000 л. показало, что патоген инфицировал людей до контакта. Однако эти микобактерии обнаружили наибольшее сходство с современными штаммами туберкулеза не человека, а мигрирующих тюленей южного полушария (Bos et al. 2014). Интересно, что анализ древней ДНК также подтвердил наличие туберкулеза в останках бизона возрастом около 17 870 л. (Joseph, Londo 2022). Данные филогенетических исследований позволяют предположить, что существовала предконтактная зоонозная линия, которую вытеснила европейская линия, принесенная колонистами (Brynildsrud et al. 2018). Недавно обнаружили, что гомозиготы по полиморфизму P1104A варианта гена тирозин киназы *TYK2* (автоиммунный защитный вариант, ограничивающий координирующие сигналы, необходимые для генерации специализированных субпопуляций Т-клеток) подвержены более высокому риску развития клинических форм туберкулоза. Анализ 1013 геномов древнего человека показал, что вариант P1104A возник у общих предков жителей Западной Евразии примерно 30 000 л. н. Частота данного варианта заметно колебалась в течение последних 10 000 л. на фоне крупномасштабных миграций населения, с резким снижением после бронзового века. Это падение частоты связано с сильным негативным отбором, который начался примерно 2000 л. н. с относительным снижением приспособленности гомозигот на 20%, и это один из самых высоких показателей для генома человека. Таким образом, палеогеномика установила, что туберкулоз стал тяжелым бременем для европейцев за последние два тысячелетия (Kerner et al. 2021b).

Другой вид микобактерий, *M. leprae*, также является возбудителем заболевания, которое поражало человечество на протяжении всей истории. Первые исторические записи симптомов проказы в Китае, Индии и Египте датируются примерно 600 г. д. н. э. Лепра была широко распространена в Европе, но в XIV–XVI вв. неожиданно исчезла. Исследование геномной ДНК археологических образцов от римского

периода до XIII в. обнаружило коинфекцию в 40% анализируемого материала. Поэтому можно предположить, что увеличение смертности от туберкулеза привело к тандемному снижению заболеваемости проказой, так называемый эффект перекрестного иммунитета. Геном *M. leprae* оказался значительно консервативным в последние 1000 лет, что делает маловероятным исчезновение лепры из-за потери вирулентности ее возбудителя. Филогенетические исследования указывают на европейское, в отличие от туберкулоза, происхождение лепры в Америке, а также существование MRCA всех штаммов *M. leprae* около 3000 л. н. (Schuenemann et al. 2013; Mendum et al. 2014).

Тяжелыми патогенами для человека являются некоторые виды вирусов, но их палеогеномика развита крайне слабо. Вирус натуральной оспы *Variola virus* (класс I по Балтимору – вирусы, содержащие двуцепочечную ДНК) считается возбудителем болезни, которая в XX в. стала причиной смерти от 300 до 500 млн человек на планете. Как декларировала ВОЗ, человечество победило натуральную оспу благодаря всеобщей вакцинации. Исторические источники свидетельствуют, что люди болели оспой еще 3000 л. н., причем признаки заболевания обнаружены в мумифицированных останках возрастом 3570 л. Данные секвенирования древних геномов вируса натуральной оспы из останков жителей Северной Европы показали, что натуральная оспа была распространена в Северной Европе в эпоху викингов (600–1050 гг. н. э.), т. е. на тысячу лет раньше, чем считали прежде. Древние геномы вируса филогенетически составляют сестринскую кладу по отношению к современным вирусам натуральной оспы. Древняя и современная клады разошлись около 1700 л. н. и претерпели независимую эволюцию с инактивацией некоторых генов, вызванной специализацией к человеку. В данной работе вирусные геномы были найдены только у 13 из 525 индивидов эпохи викингов (т. е. у 2%), что может служить приблизительной оценкой степени распространения болезни. Вместе с тем в останках человека более раннего времени вирусная ДНК не найдена, следовательно, конец эпохи викингов представляется наиболее вероятным временем паневропейского распространения натуральной оспы (Mühlemann et al. 2020).

Короновирусная инфекция представляет собой опасное респираторное заболевание, вызываемое короновирусом SARS-CoV-2 (2019-nCoV) (класс IV по Балтимору – вирусы, содержащие одноцепочечную (+) РНК). За время ее распространения зарегистрировано свыше 560 млн случаев заболевания по всему миру с более 6.3 млн летальных исходов, что делает пандемию COVID-19 одной из самых смертоносных в истории (Poorolajal 2021). Используя эволюционный анализ набора геномных данных человека, недавно было подсчитано, что взаимодействие людей с коронавирусами, вероятно, началось более 20 000 л. н. и ограничивалось популяцией предков Восточной Азии (Souilmi et al. 2021).

Перспективы

Развитие методов экстрагирования древней ДНК, технологий секвенирования и сборки геномов неизменно приведут к дальнейшему развитию палеогеномики и использованию ее достижений во многих дисциплинах, значительно их обогащая и открывая новые горизонты. Можно ожидать открытия новых для науки видов. Например, вымершая линия гоминид, денисовцы, были обнаружены только на основе секвенирования генома (найдены многочисленные скелетные останки неандертальца, и только две кости, нижней челюсти и фаланги пальца, принадлежащие денисовцам) (Meyer et al. 2012). Согласно данным палеогеномики, риск генетических заболеваний

изменился за последние 10 000 лет, причем частоты вариантов, связанных с риском заболевания, увеличились в новейшей истории. Хотя большинство этих локусов эволюционно нейтральны, некоторые находятся под сильным давлением отбора (например, локусы, предотвращающие развитие астмы и некоторые варианты генов гистосовместимости, МНС). Данное направление является началом исследований эволюционной медицины, необходимых для лучшего понимания рисков наследственных заболеваний (Simonti, Laechance 2021).

Анализ древней ДНК из отложений (sedaDNA) – относительно новый инструмент, который может предоставить информацию об окружающей среде и местах обитания в прошлом (Lan, Lindqvist 2019). Озерные отложения содержат большое количество информации, очень ценной для палеолимнологических реконструкций (Brasel et al. 2022). Исследование озерных отложений на Шпицбергене возрастом более 8000 л. с помощью sedaDNA позволило идентифицировать почти все макрофоссилии, включая шесть добавленных к уже известным таксонам сосудистых растений, а также два таксона водорослей и 12 таксонов мохообразных. В целом, флора продемонстрировала устойчивость к изменяющемуся климату, поэтому, если будущее потепление будет ограничено 2 °С, можно ожидать лишь незначительных флористических изменений в этом регионе (хотя летопись голоцене не дает аналогов большему потеплению) (Alson et al. 2016). Таким образом, анализ древних геномов макрофоссилий растений может найти применение в реконструкции послеледниковых сдвигов ареалов, отслеживании генетического разнообразия во времени и тестировании адаптивного потенциала растений к изменению климата (Schwörer et al. 2022). Древнюю ДНК из отложений можно использовать для характеристики тенденций биоразнообразия, освещения прошлой динамики пищевых сетей, реконструкции долгосрочных экологических изменений в водных экосистемах, а также прослеживания кратко- и долгосрочных трендов антропогенного воздействия (Nguen 2022). Прямое секвенирование sedaDNA без целевых методов обогащения может обеспечить данные по всему геному и идентифицировать виды. Анализ геномной ДНК окружающей среды человека и млекопитающих верхнепалеолитических отложений возрастом 25 000 л. из пещеры Сацублия (Грузия) идентифицировал предковый компонент большинства людей послеледникового периода, геномы ранее неизвестной и, вероятно, вымершей кавказской линии волков, а также европейского бизона (Gelabert et al. 2021).

Примером перспективности данного направления, как и палеометагеномики в целом, может быть метагеномный анализ подземных вод, отложений и болотистой почвы, где образуется и окисляется метан. Исследования обнаружили необычайно большие и разнообразные последовательности ДНК, которые за их способность интегрировать гены были названы «borgами» (в честь цивилизации существ из фильма «Звездный путь»). Анализ последовательностей позволил предположить, что это эволюционно новый тип внекромосомного элемента архей. Большинство генов и повторяющихся последовательностей в нем являются новыми, но многие гены были ассимилированы у окисляющих метан архей *Methanopredens nitroreducens* Haroon et al., 2013. Из-за способности генов боргов расширять окислительно-восстановительные и дыхательные способности, реагировать на изменения окружающей среды и, вероятно, окислять метан, они могут играть важную роль в контроле выбросов парниковых газов. Помимо высокой научной значимости, полученные данные являются ценным биотехнологическим ресурсом (Al-Shayeb et al. 2021).

Банки покоящихся яиц представляют уникальные «окна», позволяющие наблюдать за генетическими и фенотипическими изменениями в процессе эволюции популяций. Например, в ходе жизненного цикла дафнии *Daphnia* O. F. Mueller, 1785 производят спящие эмбрионы, которые останавливают свое развитие, сохраняя при этом генетические последствия изменений окружающей среды и экологического стресса. Палеогеномные исследования такого материала пока ограничены, поскольку покоящиеся яйца не содержат достаточного количества ДНК для секвенирования генома. Однако недавно был предоставлен эффективный протокол для создания целых геномов одиночных эфипиальных яиц и отдельных дафний, который может быть использован и для других мелких видов (Lack et al. 2018).

Многообещающую область для палеогеномных исследований представляют паразиты, особенно гельминты, так как на гельминтозы приходится 99% всех паразитарных инвазий. Для исследования паразитологических заболеваний человека и животных прошлого используются копролиты, что позволяет прояснить поведение и рацион древнего человека, включая канибализм, модели миграции, взаимодействие человека с животными (Askari et al. 2022). Палеогеномика дает представления о возбудителях паразитарных заболеваний в пространстве и времени, давая возможность прогнозирования зоонозов. Например, малярия, вызываемая простейшим паразитом рода *Plasmodium* Marchiafava et Celli, 1985, только в 2020 г. привела к гибели 600 000 млн человек, в основном, в африканских странах. Малярийная инфекция не идентифицируется в скелетных останках, поэтому о таких событиях можно судить только по анализу ДНК. Филогенетический анализ древней ДНК плазмодия, общий размер генома которого составляет около 25 Мб, предполагает два разных пути постконтактного проникновения *P. vivax* (Grassi et Feletti, 1890) и *P. falciparum* (Welch, 1897) в Америку. Кроме того, есть указание на связь между современной индийской и европейской линиями *P. falciparum* (Joseph, Lindo 2022). Болезнь Шагаса вызывает *Trypanosoma cruzi* Chagas, 1909; даже при лечении специальными препаратами в 10% случаев она приводит к летальному исходу. Анализ ДНК южноамериканских мумий указал на наличие трипаносом среди древних популяций еще 9000 л. н. Филогенетические исследования показали, что коренное население Америки впервые столкнулось с *T. cruzi* как зоонозом от летучих мышей, когда они заселяли Анды и пустыню Атакама (Joseph, Lindo 2022). Первое исследование популяционной геномики круглого червя – власоглава *Trichuris trichiura* Linnaeus, 1771, вызывающего трихоцефалёз, от которого страдают до 500 000 человек во всем мире (относится к так называемым «забытым тропическим заболеваниям» – neglected tropical diseases), подтвердило происхождение заболевания в Уганде и его последующее распространение с миграцией человека. Дополнительно были выявлены локальные области генетической дифференциации между географически различными популяциями. Неожиданным результатом оказалось близкое генетическое родство между образцами угандийцев и бабуинов, возможно, представляющих собой зоонозный резервуар паразита. Для проведения этих исследований были использованы яйца власоглава, обнаруженные в копролитах человека на археологических раскопках в Европе и Северной Америке, датируемых 7100 г. д. н. э. (Doyle et al. 2022).

Палеоэпигеномные исследования – зарождающееся направление палеогеномики. Эпигенетические изменения являются основной движущей силой фундаментальных метаболических путей. В частности, эпигенетические изменения могут быть связаны с видообразованием, эмбриогенезом, развитием заболеваний. Поскольку

эпигеном быстро реагирует на изменения окружающей среды, изучение характера метилирования древних геномов может прояснить, как виды адаптировались в изменяющемся мире, включая эпидемиологическую обстановку. Связь эпигенетических изменений с регуляцией транскрипции позволяет оценивать экспрессию генов вымерших видов. Анализ дифференциальной метилированных регионов (DMR) дает возможность успешной реконструкции морфологических особенностей древних видов. Например, использование карт метилирования позволило идентифицировать 56 морфологических особенностей, которые отличали денисовцев и неандертальцев от современных людей. Среди специфичных для неандертальцев DMR было несколько гиперметилированных областей внутри кластера, содержащего гены, важные для развития конечностей у позвоночных (Liu et al. 2020; Niiranen et al. 2022). Воскрешение (воссоздание) вымерших видов – новая область геномики, вызывающая большой научный и общественный интерес. Прорастание семян финиковой пальмы *Phoenix dactylifera* L., которая славилась своими вкусными плодами, возрастом примерно 2000 л. облегчило сравнение палеогенома с современными видами. Оказалось, что самые старые семена связаны с современными сортами фиников из Западной Азии, тогда как более поздние семена обнаруживают растущее генетическое родство с современными североафриканскими финиковыми пальмами. Древняя популяция *P. dactylifera* в Восточном Средиземноморье, по-видимому, содержит интрагрессированные сегменты критской пальмы *P. theophrasti* Greuter (Gros-Balthazard et al. 2021). Новая технология редактирования генома CRISPR (clustered regularly interspaced short palindromic repeats) / Cas9 может быть использована для создания гибридного генома с чертами мамонта, запрограммированными в геноме эмбриона азиатского слона, что сделает воскрешение мамонта реальностью. Тем не менее такой эксперимент может столкнуться с определенной этической дилеммой (Sandler 2014).

Благодарности

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

Литература (References)

- Челомина Г. Н. 2006. Древняя ДНК // Генетика. Т. 42. Вып. 3. С. 293–309. (Chelomina G. N. 2006. Ancient DNA. *Russian Journal of Genetics* 42(3): 219–233.)
- Al-Shayeb B., Schoelmerich M. C., West-Roberts J., Valentin-Alvarado L. E., Sachdeva R., Mullen S., Crits-Christoph A., Wilkins M. J., Williams K. H., Doudna J. A., Banfield J. F. 2021. Borgs are giant extrachromosomal elements with the potential to augment methane oxidation. *bioRxiv*. doi: <https://doi.org/10.1101/2021.07.10.451761>
- Alsos I. G., Sjögren P., Edwards M. E., Landvik J. Y., Gielly L., Forwick M., Coissac E., Brown A. G., Jakobsen L. V., Føreid M. K., Pedersen M. W. 2016. Sedimentary Ancient DNA from Lake Skartjørna, Svalbard: Assessing the Resilience of Arctic Flora to Holocene Climate Change. *Holocene* 26: 627–642. <https://doi.org/10.1177/0959683615612563>
- Askari Z., Ruehli F., Bouwman A. et al. 2022. Genomic palaeoparasitology traced the occurrence of *Taenia asiatica* in ancient Iran (Sassanid Empire, 2th cent. CE-6th cent. CE). *Scientific Reports* 12(1): 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-10690-2>
- Bos K. I., Harkins K. M., Herbig A. et al. 2014. Pre-Columbian mycobacterial genomes reveal seals as a source of New World human tuberculosis. *Nature* 514(7523): 494–497. DOI: 10.1038/nature13591
- Botigué L. R., Song S., Scheu A. et al. 2017. Ancient European dog genomes reveal continuity since the Early Neolithic. *Nature Communications* 8(1): 1–11. DOI: 10.1038/ncomms16082

- Brace S., Diekmann Y., Booth T. J. et al.** 2019. Ancient genomes indicate population replacement in Early Neolithic Britain. *Nature Ecology and Evolution* 3(5): 765–771. doi: <http://dx.doi.org/10.1101/267443>.
- Brasell K. A., Pochon X., Howarth J., Pearman J. K., Zaiko A., Thompson L., Vandergoes M. J., Simon K. S., Wood, S. A.** 2022. Shifts in DNA yield and biological community composition in stored sediment: implications for paleogenomic studies. *Metabarcoding and Metagenomics* 6: e78128. DOI 10.3897/mbmg.6.78128
- Brunson K., Reich D.** 2019. The promise of paleogenomics beyond our own species. *Trends in Genetics* 35(5): 319–329. <http://doi.org/10.1016/j.tig.2019.02.006>
- Brynildsrød O. B., Pepperell C. S., Suffys P. et al.** 2018. Global expansion of *Mycobacterium tuberculosis* lineage 4 shaped by colonial migration and local adaptation. *Science Advances* 4(10): eaat5869. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat5869>
- Da Fonseca R. R., Smith B. D., Wales N. et al.** 2015. The origin and evolution of maize in the Southwestern United States. *Nature plants* 1(1): 1–5. DOI:10.1038/NPLANTS.2014.3
- Da Silva Coelho F. A., Gill S., Tomlin C. M., Heaton T. H., Lindqvist C.** 2021. An early dog from southeast Alaska supports a coastal route for the first dog migration into the Americas. *Proceedings of the Royal Society B* 288(1945): 20203103. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.5301556>.
- Doyle S. R., Søe M. J., Nejsum P. et al.** 2022. Population genomics of ancient and modern *Trichuris trichiura*. *Nature communications* 13(1): 1–12. DOI: 10.1101/2021.10.21.464505
- Ericson P. G., Irestedt M., Zuccon D., Larsson P., Tison J. L., Emslie S. D., Götherström A., Hume J. P., Werdelin L., Qu, Y.** 2022. A 14,000-year-old genome sheds light on the evolution and extinction of a Pleistocene vulture. *Communications biology* 5(1): 1–9. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03811-0>
- Fages A., Hanghøj K., Khan N. et al.** 2019. Tracking five millennia of horse management with extensive ancient genome time series. *Cell* 177(6): 1419–1435. <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>.
- Feldman M., Harbeck M., Keller M. et al.** 2016. A high-coverage *Yersinia pestis* genome from a sixth-century Justinianic Plague victim. *Molecular Biology and Evolution* 33(11): 2911–2923. doi:10.1093/molbev/msw170
- Frantz L. A. F., Bradley D. G., Larson G., Orlando L.** 2020. Animal domestication in the era of ancient genomics. *Nature Reviews Genetics* 21(8): 449–460. <https://doi.org/10.1038/s41576-020-0225-0>
- Fregel R.** 2022. The origin of the Carpathian Avar elites revealed. *Cell Genomics* 2(6): 100143. <https://doi.org/10.1016/j.xgen.2022.100143>
- Gelabert P., Sawyer S., Bergström A. et al.** 2021. Genome-scale sequencing and analysis of human, wolf, and bison DNA from 25,000-year-old sediment. *Current biology* 31(16): 3564–3574. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.023>
- Gnechi-Ruscone G. A., Khussainova E., Kahbatkyzy N. et al.** 2021. Ancient genomic time transect from the Central Asian Steppe unravels the history of the Scythians. *Science Advances* 7(13): eabe4414. <https://advances.sciencemag.org/>
- Grealy A., Phillips M., Miller G., Gilbert M. T. P., Rouillard J. M., Lambert D., Bunce M., Haile J.** 2017. Eggshell palaeogenomics: Palaeognath evolutionary history revealed through ancient nuclear and mitochondrial DNA from Madagascan elephant bird (*Aepyornis* sp.) eggshell. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 109: 151–163. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.01.005>
- Green R. E., Krause J., Ptak S. E., Briggs A. W., Ronan M. T., Simons J. F., Du L., Egholm M., Rothberg J. M., Paunovic M., Pääbo S.** 2006. Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. *Nature* 444: 330–336. doi: 10.1038/nature05336; pmid: 17108958
- Gros-Balthazard M., Flowers J. M., Hazzouri K. H., Ferranda S., Aberlenc F., Sallon S.** 2021. The genomes of ancient date palms germinated from 2,000 y old seeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118(19): e2025337118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2025337118>

- Gutake, R. M., Burbano H. A.** 2017. Reinforcing plant evolutionary genomics using ancient DNA. *Current Opinion in Plant Biology* 36: 38–45. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.01.002>
- Hagenblad J., Morales J., Leino M. W., Rodríguez-Rodríguez A. C.** 2017. Farmer fidelity in the Canary Islands revealed by ancient DNA from prehistoric seeds. *Journal of Archaeological Science* 78: 78–87. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2016.12.001>
- Hekkala E., Gatesy J., Narechania A., Meredith R., Russello M., Aardema M. L., Jensen E., Montanari S., Brochu C., M. Norell M., Amato G.** 2021. Paleogenomics illuminates the evolutionary history of the extinct Holocene “horned” crocodile of Madagascar, *Voay robustus*. *Communications Biology* 4(1): 1–11. <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02017-0> | www.nature.com/commsbio
- Hempel E., Bibi F., Faith J. T., Koepfli K. P., Klittich A. M., Duchene D. A., Brink J. S., Kalthoff D. C., Dalén L., Hofreiter M., Westbury M. V.** 2022. When blue turns to grey—Paleogenomic insights into the evolutionary history and extinction of the blue antelope (*Hippotragus leucophaeus*). *BioRxiv*. DOI: 10.1101/2022.04.12.487785
- Higuchi R., Bowman B., Freiberger M., Ryder O. A., Wilson A. C.** 1984. DNA Sequences from the Quagga, an Extinct member of the horse family. *Nature* 312: 282–284. DOI: 10.1038/312282a0
- Hubisz M. J., Williams A. L., Siepel A.** 2020. Mapping gene flow between ancient hominins through demography-aware inference of the ancestral recombination Graph. *PLoS Genetics* 16(8): e1008895. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008895> A
- Hung C. M., Shaner P. J. L., Zink R. M., Liu W. C., Chu T. C., Huang W. S., Li S. H.** 2014. Drastic population fluctuations explain the rapid extinction of the passenger pigeon. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(29): 10636–10641. DOI: 10.1073/pnas.1401526111
- Jaenicke-Despres V., Buckler E. S., Smith B. D., Gilbert M. T. P., Cooper A., Doebley J., Pääbo S.** 2003. Early allelic selection in maize as revealed by ancient DNA. *Science* 302(5648): 1206–1208. www.sciencemag.org
- Jeong C., Ozga A. T., Witonsky D. B. et al.** 2016. Long-term genetic stability and a high-altitude East Asian origin for the peoples of the high valleys of the Himalayan arc. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 7485–7490. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1520844113
- Joseph S. K., Lindo J.** 2022. The evolutionary history of infectious disease in the ancient Americas and the pathogenic consequences of European contact. *American Journal of Biological Anthropology*. <https://doi.org/10.1002/ajpa.24595>
- Kerner G., Patin E., Quintana-Murci L.** 2021a. New insights into human immunity from ancient genomics. *Current Opinion in Immunology* 72: 116–125. <https://doi.org/10.1016/j.coim.2021.04.006>
- Kerner G., Laval G., Patin E., Boisson-Dupuis S., Abel L., Casanova J. L., Quintana-Murci L.** 2021b. Human ancient DNA analyses reveal the high burden of tuberculosis in Europeans over the last 2.000 years. *The American Journal of Human Genetics* 108(3): 517–524. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2021.02.009>.
- Kuhlwilm M., Boeckx C.** 2019. A catalog of single nucleotide changes distinguishing modern humans from archaic hominins. *Scientific Reports* 9(1): 8463. DOI: 10.1038/s41598-019-44877-x
- Lachance J., Tishkoff S. A.** 2013. Population genomics of human adaptation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44: 123–143. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135833
- Lack J. B., Weider L. J., Jeyasingh P. D.** 2018. Whole genome amplification and sequencing of a *Daphnia* resting egg. *Molecular Ecology Resources* 18(1): 118–12. DOI: 10.1111/1755-0998.12720
- Lan T., Leppälä K., Tomlin C. et al.** 2022. Insights into bear evolution from a Pleistocene polar bear genome. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119(24): e2200016119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2200016119>
- Lan T., Lindqvist C.** 2018. Paleogenomics: genome-scale analysis of ancient DNA and population and evolutionary genomic inferences. In: Om PR, editor. *Population genomics: concepts, approaches and applications*. – Cham: Springer International Publishing, pp. 1–38.

- Lan T., Lindqvist C.** 2019. Technical advances and challenges in genome-scale analysis of ancient DNA. In: Lindqvist, C. & Rajora, O. P. (eds), *Paleogenomics: Genome-Scale Analysis of Ancient DNA*. – Cham: Springer International Publishing, pp. 3–29.
- Larsen C. S., Crespo F.** 2022. Paleosyndemics: A bioarchaeological and biosocial approach to study infectious diseases in the past. *Centaurus* 64(1): 181–196. <https://doi.org/10.1484/J.CNT.5.130031>
- Le Duc D., Velluva A., Cassatt-Johnstone M.** et al. 2022. Genomic basis for skin phenotype and cold adaptation in the extinct Steller's sea cow. *Science advances* 8(5): eabl6496. <https://www.science.org>
- Librado P., Khan N., Fages A.** et al. 2021. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes. *Nature* 598(7882): 634–640. doi: 10.1038/s41586-021-04018-9
- Liu Y., Weyrich, L. S., Llamas B.** 2020. More Arrows in the Ancient DNA Quiver: Use of Paleoeepigenomes and Paleomicobiomes to Investigate Animal Adaptation to Environment. *Molecular Biology and Evolution* 37: 307–319. doi:10.1093/molbev/msz231
- Loog L., Thalmann O., Sinding M. H. S.** et al. 2020. Ancient DNA suggests wolves trace their origin to a Late Pleistocene expansion from Beringia. *Molecular Ecology* 29(9): 1596–1610. wileyonlinelibrary.com/journal/mec
- Marciniak S., Perry G. H.** 2017. Harnessing ancient genomes to study the history of human adaptation. *Nature Reviews Genetics* 18(11): 659–674. doi:10.1038/nrg.2017.65
- Margaryan A., Lawson D. J., Sikora M.** et al. 2020. Population genomics of the Viking world. *Nature* 585(7825): 390–396. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2688-8>
- Mascher M., Schuenemann V. J., Davidovich U.** et al. 2016. Genomic analysis of 6,000-year-old cultivated grain illuminates the domestication history of barley. *Nature Genetics* 48(9): 1089–1093. DOI:10.1038/ng.3611
- Mendez F. L., Poznik G. D., Castellano S., Bustamante C. D.** 2016. The Divergence of Neanderthal and modern human Y chromosomes. *American Journal of Human Genetics* 98: 728–734. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ajhg.2016.02.023>
- Mendum T. A., Schuenemann V. J., Roffey S.** et al. 2014. *Mycobacterium leprae* genomes from a British medieval leprosy hospital: towards understanding an ancient epidemic. *BMC Genomics* 15(1): 1–8.
- Meyer M., Kircher M., Gansauge M. T.** et al. 2012. A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science* 338(6104): 222–226. DOI: 10.1126/science.1224344
- Mitchell K. J., Rawlence N. J.** 2021. Examining natural history through the lens of palaeogenomics. *Trends in Ecology and Evolution* 36: 258–267. DOI: 10.1016/j.tree.2020.10.005
- Mühlemann B., Vinner L., Margaryan A.** et al. 2020. Diverse variola virus (smallpox) strains were widespread in northern Europe in the Viking Age. *Science* 369(6502). DOI:10.1126/science.aaw8977
- Nguyen, N. L.** 2022. Ancient environmental genomics: An Introduction. *Authorea Preprints* DOI: 10.22541/au.166012157.74707420/v2
- Niiranen L., Leciej D., Edlund H.** et al. 2022. Epigenomic Modifications in Modern and Ancient Genomes. *Genes* 13(2): e178. <https://doi.org/10.3390/genes13020178>
- Ning C., Wang C. C., Gao S.** et al. 2019. Ancient genomes reveal Yammaya-related ancestry and a potential source of Indo-European speakers in Iron Age Tianshan. *Current Biology* 29(15): 2526–2532. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.044>
- Olalde I., Mallick S., Patterson N.** et al. 2019. The genomic history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years. *Science* 363(6432): 1230–1234. DOI: 10.1126/science.aav4040
- Orlando L., Gilbert M. T., Willerslev E.** 2015. Reconstructing ancient genomes and epigenomes. *Nature Review Genetics* 16(7): 395–408. DOI: 10.1038/nrg3935
- Pääö S.** 1985. Preservation of DNA in Ancient Egyptian Mummies. *Journal of Archeological Science* 12: 411–417. [https://doi.org/10.1016/0305-4403\(85\)90002-0](https://doi.org/10.1016/0305-4403(85)90002-0)
- Palkopoulou E., Mallick S., Skoglund P.** et al. 2015. Complete genomes reveal signatures of demographic and genetic declines in the woolly mammoth. *Current Biology* 25(10): 1395–1400. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2015.04.007>

- Palmer S. A., Clapham A. J., Rose P., Freitas F. O., Owen B. D., Beresford-Jones D., Moore J., Kitchen J. L., Allaby R. G.** 2012. Archaeogenomic evidence of punctuated genome evolution in *Gossypium*. *Molecular Biology and Evolution* 29(8): 2031–2038. doi:10.1093/molbev/mss070
- Palmer S. A., Moore J. D., Clapham A. J., Rose P., Allaby R. G.** 2009. Archaeogenetic evidence of ancient Nubian barley evolution from six to two-row indicates local adaptation. *PLoS One* 4(7): e6301. doi: 10.1371/journal.pone.0006301
- Peltzer A., Jäger G., Herbig A., Seitz A., Kniep C., Krause J., Nieselt K.** 2016. EAGER: efficient ancient genome reconstruction. *Genome biology* 17(1): 1–14. DOI: 10.1186/s13059-016-0918-z
- Pinakhina D., Chekunova E.** 2020. The conceptual landscape of ancient DNA research: Current state and future prospects. *International Journal of Conservation Science* 11(3): 703–714. <http://www.ijcs.ro>
- Poinar H. N., Schwarz C., Qi J.** 2006. Metagenomics to paleogenomics: large-scale sequencing of mammoth DNA. *Science* 311(5759): 392–394. doi: 10.1126/science.1123360; pmid: 16368896
- Pont C., Wagner S., Kremer A., Orlando L., Plomion C., Salse J.** 2019. Paleogenomics: reconstruction of plant evolutionary trajectories from modern and ancient DNA. *Genome Biology* 20(1): 1–17. DOI: 10.1186/s13059-019-1627-1
- Poorolajal J.** 2021. The global pandemics are getting more frequent and severe. *Journal of Research in Health Sciences* 21(1): e00502. doi:10.34172/jrhs.2021.40.
- Posth C., Zaro V., Spyrou M. A.** 2021. The origin and legacy of the Etruscans through a 2000-year archeogenomic time transect. *Science Advances* 7(39): eabi7673. DOI: 10.1126/sciadv.abi7673
- Prüfer K., Racimo F., Patterson N. et al.** 2014. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505(7481): 43–49. 10.1038/nature12886
- Raghavan M., Skoglund P., Graf K. E.** 2014. Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. *Nature* 505(7481): 87–91. doi:101038/nature12736
- Raghavan M., Steinrücken M., Harris K. et al.** 2015. Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of Native Americans. *Science* 349(6250): aab3884. DOI: 10.1126/science.aab3884
- Ramos-Madrigal J., Smith B. D., Moreno-Mayar J. V., Gopalakrishnan S., Ross-Ibarra J., Gilbert M. T. P., Wales N.** 2016. Genome sequence of a 5,310-year-old maize cob provides insights into the early stages of maize domestication. *Current Biology* 26(23): 3195–3201. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2016.09.036>
- Rasmussen S., Allentoft M. E., Nielsen K.** 2015. Early divergent strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5,000 years ago. *Cell* 163(3): 571–582. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.10.009>
- Sandler R.** 2014. The ethics of reviving long extinct species. *Conservation Biology* 28(2): 354–360. DOI: 10.1111/cobi.12198
- Schaefer N. K., Shapiro B., Green R. E.** 2021. An ancestral recombination graph of human, Neanderthal, and Denisovan genomes. *Science Advances* 7(29): eabc0776. DOI: 10.1126/sciadv.abc0776
- Schlumbaum A., Tensen M., Jaenicke-Després V.** 2008. Ancient plant DNA in archaeobotany. *Vegetation History and Archaeobotany* 17(2): 233–244. DOI 10.1007/s00334-007-0125-7
- Schubert M., Ermini L., Sarkissian C. D., Jónsson H., Ginolhac A., Schaefer R., Martin M. D., Fernández R., Kircher M., McCue M., Willerslev E., Orlando L.** 2014. Characterization of ancient and modern genomes by SNP detection and phylogenomic and metagenomic analysis using PALEOMIX. *Nature Protocols* 9(5): 1056–1082. DOI: 10.1038/nprot.2014.063.
- Schuenemann V. J., Singh P., Mendum T. A. et al.** 2013. Genome-wide comparison of medieval and modern *Mycobacterium leprae*. *Science* 341(6142): 179–183. DOI: 10.1126/science.1238286
- Schwörer C., Leunda M., Alvarez N., Gugerli F., Sperisen C.** 2022. The untapped potential of macrofossils in ancient plant DNA research. *The New Phytologist* 235(2): e391. DOI: 10.1111/nph.18108

- Shapiro B., Hofreiter M.** 2014. A paleogenomic perspective on evolution and gene function: new insights from ancient DNA. *Science* 343(6169): e1236573. <https://doi.org/10.1103/pnas.1416991111>
- Sharko F. S., Boulygina E. S., Tsygankova S. V., Slobodova N. V., Alekseev D. A., Krasivskaya A. A., Rastorguev S. M., Tikhonov A. N., Nedoluzhko A. V.** 2021. Steller's sea cow genome suggests this species began going extinct before the arrival of Paleolithic humans. *Nature Communications* 12(1): 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22567-5>
- Sheng G. L., Basler N., Ji X. P. et al.** 2019. Paleogenome reveals genetic contribution of extinct giant panda to extant populations. *Current Biology* 29(10): 1695–1700. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.04.021>
- Signore A. V., Fago A., Weber R. E., Campbell K. L.** 2022. Evolution of an extreme hemoglobin phenotype contributed to the sub-Arctic specialization of extinct Steller's sea cows. *BioRxiv*. DOI: <https://doi.org/10.1101/2022.08.29.505768>
- Simonti C. N., Lachance J.** Ancient DNA reveals that few GWAS loci have been strongly selected during recent human history. *BioRxiv*. DOI: <https://doi.org/10.1101/2022.08.29.505768>
- Slon V., Mafessoni F., Vernot B. et al.** 2018. The genome of the offspring of a Neanderthal mother and a Denisovan father. *Nature* 561: 113–117. DOI: [10.1038/s41586-018-0455-x](https://doi.org/10.1038/s41586-018-0455-x)
- Souilmi Y., Lauterbur M. E., Tobler R. et al.** 2021. An ancient viral epidemic involving host coronavirus interacting genes more than 20,000 years ago in East Asia. *Current Biology* 31(16): 3504–3514. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.05.067>
- Spyrou M. A., Bos K. I., Herbig A., Krause J.** 2019. Ancient pathogen genomics as an emerging tool for infectious disease research. *Nature Reviews Genetics* 20(6): 323–340. doi:10.1038/s41576-019-0119-1.
- Thalmann O., Perri A. R.** 2018. Paleogenomic inferences of dog domestication. In: *Paleogenomics*. – Cham: Springer, Cham, pp. 273–306
- Vallebueno-Estrada M., Rodríguez-Arévalo I., Rougon-Cardoso A., Martínez González J., Cook G. A., Montiel R., Vielle-Calzada J. P.** 2016. The earliest maize from San Marcos Tehuacán is a partial domesticate with genomic evidence of inbreeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(49): 14151–14156. <https://doi.org/10.1073/pnas.1609701113>
- Vartanyan S. L., Arslanov K. A., Karhu J. A., Possnert G., Sulerzhitsky L. D.** 2008. Collection of radiocarbon dates on the mammoths (*Mammuthus primigenius*) and other genera of Wrangel Island, northeast Siberia, Russia. *Quaternary Research* 70(1): 51–59. DOI: [10.1016/j.yqres.2008.03.005](https://doi.org/10.1016/j.yqres.2008.03.005)
- Wagner D. M., Klunk J., Harbeck M. et al.** 2014. *Yersinia pestis* and the Plague of Justinian 541–543 AD: a genomic analysis. *The Lancet Infectious Diseases* 14(4): 319–326. [https://doi.org/10.1016/S1473-3099\(13\)70323-2](https://doi.org/10.1016/S1473-3099(13)70323-2)
- Wang C. C., Yeh H. Y., Popo A. N.** 2021. Genomic insights into the formation of human populations in East Asia. *Nature* 591(7850): 413–419. DOI: [10.1038/s41586-021-03336-2](https://doi.org/10.1038/s41586-021-03336-2)
- Wang M. S., Murray G. G., Mann D. et al.** 2022. A polar bear paleogenome reveals extensive ancient gene flow from polar bears into brown bears. *Nature Ecology and Evolution* 6(7): 936–944. DOI: [10.1038/s41559-022-01753-8](https://doi.org/10.1038/s41559-022-01753-8)
- Warinner C., Rodrigues J. F. M., Vyas R. et al.** 2014. Pathogens and host immunity in the ancient human oral cavity. *Nature Genetics* 46(4): 336–344. DOI: [10.1038/ng.2906](https://doi.org/10.1038/ng.2906).
- Westbury M. V., Hartmann S., Barlow A. et al.** 2020. Hyena paleogenomes reveal a complex evolutionary history of cross-continental gene flow between spotted and cave hyena. *Science Advances* 6(11): eaay0456. DOI: [10.1126/sciadv.aay0456](https://doi.org/10.1126/sciadv.aay0456)
- Wutke S., Andersson L., Benecke N. et al.** 2016. The origin of ambling horses. *Current Biology* 26(15): R697-R699. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.07.001>
- Yang M. A., Fan X., Sun B. et al.** 2020. Ancient DNA indicates human population shifts and admixture in northern and southern China. *Science* 369(6501): 282–288. DOI: [10.1126/science.aba0909](https://doi.org/10.1126/science.aba0909)

**90 лет исполнилось доктору геолого-минералогических наук
Валентине Саввичне Маркевич**

Dr. Valentina Savvichna Markevich's 90th anniversary



On August 15, 2022 Valentina Savvichna Markevich celebrated her 90th anniversary. She is a well-known scientist, Doctor of Geology and Mineralogy, a unique specialist in the study of spores and pollen from the Far East Cretaceous deposits and just a wonderful person.

15 августа 2022 года исполнилось 90 лет Валентине Саввичне Маркевич – известному учёному, доктору геолого-минералогических наук, уникальному специалисту в области изучения спор и пыльцы из меловых отложений Дальнего Востока и просто замечательному человеку.

90 лет... много это или мало? С позиций науки геологии, которой посвящена профессиональная деятельность Валентины Саввичны, это миг, который даже трудно осознать, отталкиваясь от многомиллиардной эволюции нашей планеты. Анализируя этот срок с точки зрения человеческой жизни, это сложное переплетение историй страны, науки, организаций, в которых довелось поработать, семьи... Это воспоминания, которые яркими вспышками запечатлело сознание.

Родилась Валентина Саввична в 1932 г. в селе Корытня Монастырищенского района Винницкой, ныне Черкасской области Украины.

1941 год, начало войны. Эвакуация и... веточки деревьев, как попытка замаскировать грузовик, увозивший их на Урал, от пикирующих немецких самолётов. Полугододное детство, когда мама, работавшая в пекарне, могла побаловать лишь корочками, оставшимися на формах после выпечки хлеба. Несмотря на все военные и послевоенные трудности, Валентина Саввична успешно окончила школу, а в 1956 г. и биолого-почвенный факультет Кишинёвского государственного университета, получив квалификацию учителя биологии средней школы.

Всеноародный подъём после величайшей Победы. Надо было восстанавливать разрушенную страну, которая нуждалась в молодых силах и новых идеях. Как можно было оставаться в стороне? И лёгкая на подъём, не задумываясь, Валентина Саввична едет со своим мужем-геологом в далёкие края на Дальний Восток, смутно представляя, какова она – эта *Terra Incognito*. И всё сложилось, помогла вера в свои силы.

Приехав в Приморье, она сначала работала учителем биологии средней школы № 31 г. Артёма. В 1957 г. главный геолог Южно-Приморской геологической экспедиции приглашает её на работу, предложив освоить палинологический анализ. Не испугалась трудностей, смело взялась за новое дело. Своим первым учителем, к которому она сохраняет глубокое уважение до сих пор, была Ольга Викторовна Шугаевская. Благодаря такому наставнику, уже через три года, в 1960 г., Валентина Саввична стала начальником палинологической лаборатории, входившей в то время в состав Центральной лаборатории Приморского территориального геологического управления. Бывшие сотрудники лаборатории до сих пор вспоминают её удивительный «семейно-демократический метод руководства», который синтезировал и требовательное отношение к работе, и заботу сотрудников друг о друге.

Двадцать лет было отдано практической геологии. И вновь очередной поворот судьбы, а, возможно, проявилась исследовательская жилка, желание не просто делать скучные заключения о возрасте отложений, чего требовали от неё в Управлении, но и стремление самой анализировать полученные данные. Ведь был накоплен огромный по объёму материал и, конечно, возникла необходимость его обобщить и осмыслить. В 1976 г. Валентина Саввична переходит в Дальневосточный геологический институт ДВНЦ АН СССР, а в 1978 г. доктор геолого-минералогических наук Валентин Абрамович Красилов приглашает её в Лабораторию палеоботаники Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (ныне ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), в которой она со временем прошла путь от младшего до главного научного сотрудника. В 1982 г. Валентина Саввична успешно защищает диссертацию «Меловая палинофлора Приморья» на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук по специальности «палеонтология и стратиграфия», а уже в декабре 1990 г. – докторскую диссертацию «Меловая палинофлора востока Азии».

Валентину Саввичну отличает необыкновенная трудоспособность, дисциплинированность, ответственность, скрупулёзность, стремление дойти до сути проблем, с которыми она сталкивается в своих научных исследованиях. Она всегда активный участник всех этапов палинологического анализа, начиная от отбора проб из геологических разрезов (рис.), их подготовки для микроскопического изучения, до интерпретации полученных данных. Её нельзя представить без вечного движения, беспрерывного черпания знаний, освоения новых методов изучения любимых ею палинофоссилий.

Исследования Валентины Саввичны сосредоточены на проблемах эволюции и филогении растений, а также палеоэкологии и биостратиграфии мезозоя востока Азии. Ею установлен систематический состав меловых палинофлор из меловых континентальных и морских отложений Восточной Азии; предложена общая схема палиностратиграфической корреляции отложений меловой системы региона; впервые на палинологическом материале проанализированы темпы и характер микро- и макроэволюционных процессов; выявлены когерентные (соответствуют этапам расцвета) и некогерентные (соответствуют экологическим кризисам) фазы развития меловой палинофлоры; прослежена широтная и долготная дифференциация растительности востока Азии, обусловленная климатической зональностью и структурно-тектонической поясностью. Валентиной Саввичной разработана схема эволюции морфотипов пыльцы цветковых растений, и показана возможность полифилетического происхождения покрытосеменных в экотонах между умеренными и тропическими областями. Ещё одно из интереснейших направлений её исследований – причины массового вымирания биоты на мел-палеогеновом рубеже в Приамурье. Ею реконструированы условия обитания маастрихтских динозавров из российских и китайских местонахождений, и предложена гипотеза о связи исчезновения динозавров в Приамурье с деградацией саванноподобного биома и замещением его умеренными лесами, которые из-за низкой продуктивности не смогли обеспечить этих рептилий необходимой кормовой базой. За большой вклад в изучение позднемеловой палиностратиграфии Приамурья и определение возраста слоёв с динозавровой фауной этого региона в 2006 г. Валентине Саввичне Маркевич установлена бронзовая скульптура в Китае, в Государственном геологическом парке динозавров в г. Цзянинь, провинция Хейлунцзян (рис.). В 2011 г. в районе г. Цзянинь недалеко от дер. Сюхеянь (КНР) на правобережье р. Амур был, как говорят геологи, «забит золотой гвоздь» на границе двух периодов – мела и палеогена (рис.), в обоснование положения которой легли палинологические данные, полученные Валентиной Саввичной.

Исследования Валентины Саввичны имеют не только высокую теоретическую, но и практическую значимость. Её данные были использованы для обоснования региональных стратиграфических схем меловых отложений востока России, поиска и разведки ряда рудных месторождений Приморского края, а также угле- и нефтеносных отложений Сибири, Якутии, Приамурья, Приморья, северо-востока России. В 2007 г. Постановлением Совета по общественным наградам Российской геральдической палаты д-р геол.-минерал. наук В. С. Маркевич была награждена орденом «За вклад в развитие горно-геологической службы России».

Начиная с 1978 г. Валентина Саввична – постоянный участник работ по проектам международной программы геологической корреляции под эгидой ЮНЕСКО. Она является автором более 150 научных работ, в том числе 8 монографий и препринтов. В 2007 г. Валентина Саввична с соавторами была удостоена премии Ханса Раусинга за лучшую палеонтологическую работу.

И, конечно, необходимо вспомнить большую научно-организационную и общественную работу Валентины Саввичны. Она является председателем Владивостокского отделения Палеонтологического общества РАН, членом Палинологической комиссии России и Постоянной комиссии по стратиграфии и меловой системе Межведомственного стратиграфического комитета России. В 2014 г. на базе Дальневосточного федерального университета на о-ве Русский (Владивосток) проходило очередное VII Всероссийское совещание с международным участием «Меловая



Рис. В. С. Маркевич (слева, вверху) на Липовецком каменноугольном месторождении (Приморье), 2009 г.; справа, вверху – рядом со своей бронзовой скульптурой в Государственном геологическом парке динозавров в г. Цзяинь (провинция Хейлунцзян, Китай), 2011 г.; слева, внизу – у «золотого гвоздя» на границе мела и палеогена на правом берегу р. Амур (провинция Хейлунцзян, Китай), 2011 г.; справа, внизу – на VII Всероссийском совещании «Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии» (о. Русский, Владивосток), 2014 г.

Fig. V. S. Markevich (left, top) at the Lipovets coal field (Primorye), 2009; right, top – next to her bronze sculpture in the Dinosaur National Geology Park (Jiayin County, Heilongjiang Province China), 2011; left, bottom – at the «golden spike» marking the Cretaceous and Paleogene Global Boundary Stratotype Section and Point in the Heilongjiang Province on the right bank of Amur River, 2011; right, bottom – at the VII All-Russian meeting «The Cretaceous system of Russia and the near abroad: problems of stratigraphy and paleogeography» (Russky Island, Vladivostok), 2014.

система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии», активным организатором и душой которого была Валентина Саввична (рис.). В нём приняло участие рекордное для меловых совещаний количество специалистов из 22 городов России и зарубежья, представивших более 80 устных и стеновых докладов. До сих пор участники этого совещания вспоминают высокий уровень его организации и проведения, и особенно дружескую атмосферу этого мероприятия.

Валентина Саввична активно пропагандирует научные знания, организуя экскурсии для школьников, студентов и педагогов Приморского края. Под её руководством защищены пять кандидатских диссертаций. Также Валентина Саввична не остаётся в стороне от общественной жизни Приморского края, как член актива общественной организации «Женщины Приморья» и член правления Приморской организации любителей книги.

Валентина Саввична – ветеран ДВО РАН и ветеран труда; в 1999 г. она была награждена Почетной грамотой РАН за многолетнюю плодотворную работу в Российской академии наук и в связи с 275-летием Академии.

Такая разнообразная, наполненная событиями жизнь Валентины Саввичны свидетельствует о незаурядности, увлечённости и преданности своему делу. Она – необыкновенно душевный и тёплый человек, всегда готовый прийти на помощь, гостеприимная, хлебосольная хозяйка, способная, казалось бы, из ничего приготовить кулинарный шедевр. Свидетельством признания её многочисленных талантов – огромное количество друзей, коллег, которые собирались в актовом зале Центра, чтобы отдать дань уважения в связи с празднованием её юбилея.

Коллеги лаборатории палеоботаники, сотрудники ФНЦ Биоразнообразия, редколлегия журнала «Биота и среда природных территорий» сердечно поздравляют Валентину Саввичну Маркевич со знаменательной датой и желают ей крепкого здоровья, долгих лет успешной и творческой жизни.

*М. В. Черепанова (от редколлегии журнала),
Е. Б. Волынец, ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток*

БИОТА И СРЕДА ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

BIOTA AND ENVIRONMENT OF NATURAL AREAS

ISSN 2782-1978

НАУЧНЫЙ РЕЦЕНЗИРУЕМЫЙ ЖУРНАЛ

Главный редактор – академик РАН Виктор Всееволодович 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: старый – <http://biota-environ.com>,
новый – <http://www.biosoil.ru/biota-environ/>

Адрес страницы журнала в eLIBRARY.ru:
https://www.elibrary.ru/title_about_new.asp?id=77981

*

2022
Том 10, № 4

*

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

В. В. Богатов, А. А. Гончаров, А. В. Богачева

Номер утверждён в печать на заседании редколлегии

Вёрстка и корректура выполнены в издательстве «ДАЛЬНАУКА»

Фото на обложке:

Лебедь-шипун *Cygnus olor* (J. F. Gmelin, 1789) в бухте Амгу.

Фото А. В. Вялкова, Приморский край, Тернейский р-н, 5.07.2022.

Подписано к печати 12.12.2022 г.
Формат 70x108/16. Усл. п. л. 8,2. Уч.-изд. л. 7,9.
Тираж 50 экз. ИВ 223032.

ИП Сердюк Оксана Александровна
690065, Владивосток, ул. Стрельникова, 12-87.
Тел.: +7 9147102232. E-mail: oksanaserdiuk62@gmail.com

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