



**БИОСПЕЛЕОЛОГИЧЕСКИЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ В РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВАХ**



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
СПЕЛЕОЛОГИЧЕСКИЙ КЛУБ «ЗЕЛЁНЫЕ КАМНЕЕДЫ»

**БИОСПЕЛЕОЛОГИЧЕСКИЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ В РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВАХ**

**Материалы
II Всероссийской молодежной конференции**

Москва
2016

УДК 573:551.4
ББК 28.0+26.823
Б 63

Б63 Биоспелеологические исследования в России и сопредельных государствах : материалы II Всероссийской молодежной конференции / ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова (г. Москва, 1–2 декабря 2016 г.). – Ярославль : Филигрань, 2017. – 119 с.

ISBN 978-5-906682-97-0

В сборнике представлены материалы докладов участников II Всероссийской молодежной конференции «Биоспелеологические исследования в России и сопредельных государствах» (ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова, Москва, 1–2 декабря 2016 года). Публикации посвящены различным аспектам биологических исследований в пещерах: биологическому разнообразию подземных экосистем; экологическим и морфологическим адаптациям, происхождению и филогенетическим связям троглобионтов; проблемам охраны и сохранения биоразнообразия карстовых регионов России и сопредельных государств.

Представленные материалы будут полезны для биоспелеологов, экологов, зоологов, микробиологов, специалистов в области охраны окружающей природной среды, преподавателей и студентов биологических специальностей.

Редакционная коллегия:

д.б.н. С.И. Головач (ИПЭЭ РАН, Москва), д.б.н., проф. А.В. Крылов (ИБВВ РАН, Борок), к.б.н. И.Н. Марин (ИПЭЭ РАН, Москва), к.б.н. К.Б. Гонгальский (ИПЭЭ РАН, Москва), к.б.н. А.А. Прокин (ИБВВ РАН, Борок).

Верстка материалов:

И.С. Турбанов (ИБВВ РАН, Борок).

*Мероприятие проведено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ)
проект № 16-34-10513 мол_г*

ISBN 978-5-906682-97-0

УДК 57:59:551.44
ББК 28:26:823

© Коллектив авторов, 2017
© Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
© Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

СОДЕРЖАНИЕ

Абдуллин Ш.Р.

Анализ влияния посещаемости людьми на распределение цианобактерий и водорослей в некоторых пещерах 5

Борисов Р.Р., Чертопруд Е.С., Палатов Д.М., Дбар Р.С., Шаврина Е.В.

Сравнительный анализ стигоксенного компонента фаун пещерных систем Пинежья (Архангельская область) и Центральной Абхазии 10

Винарский М.В., Палатов Д.М.

О нахождении инвазивного легочного моллюска *Ferrissia fragilis* (Truon) в пещере Цхал-Цхители (Грузия) 17

Войцеховская И.В., Аксёнов-Грибанов Д.В., Протасов Е.С., Гамаюнов С.В., Димова М.Д., Ржечицкий Я.А., Скобин Г.А., Тимофеев М.А.

Исследование антибиотической активности штаммов актинобактерий, выделенных из подземных озер пещер Охотничья и Баджейская (Сибирь) 22

Дели О.Ф., Ковтун О.А., Пронин К.К.

Предварительные данные о видовом составе пауков (Araneae) катакомб г. Одесса (Украина) 25

Довгаль И.В.

К вопросу о существовании стигобионтных инфузорий (Ciliophora) 30

Капралов С.А.

К фауне Новоафонской пещеры 39

Кильмаматова Э.И., Мингазова Н.М., Иванова В.М., Дбар Р.С.

Зообентос пещерных водных объектов Абхазии и оценка качества вод 43

Колесников В.Б., Турбанов И.С.

К познанию троглобионтных ложноскорпионов рода *Pseudoblothrus* Beier, 1931 (Arachnida: Pseudoscorpiones: Siarinidae) Крымского полуострова 50

Кукушкин О.В., Петров Б.П., Назаров Р.А., Мельников Д.А.

Проблема биогеографического статуса двух узкоареальных видов пресмыкающихся Горного Крыма и значение карстовых пещер мыса Айя для ее решения 56

Мазина С.Е., Концеева А.А., Маннапова Р.Т.

Температурный фактор в развитии микромицетов карстовых полостей 70

Мазина С.Е., Попкова А.В.

Адаптации водорослей и цианобактерий к среде карстовых известняковых пещер 74

Островский А.М. Распространение и особенности биологии мухоловки обыкновенной <i>Scutigera coleoptrata</i> (Linnaeus, 1758) на территории Беларуси	81
Палатов Д.М., Соколова А.М. Стигиобионтные моллюски пещер Западной Грузии	87
Полевская О.С. Структурно-функциональная организация микробного сообщества спелеотемы «лунное молоко» в пещере Снежная (Абхазия)	92
Прокопов Г.А., Турбанов И.С. К вопросу о формировании спелеофауны Крымского полуострова	99
Соколова А.М., Палатов Д.М. Новые данные о стигиобионтной фауне Малого Кавказа и Армянского нагорья	107
Турбанов И.С., Надольный А.А. Некоторые данные о видовом составе пауков (Aranei) пещер Западного Кавказа	113

Анализ влияния посещаемости людьми на распределение цианобактерий и водорослей в некоторых пещерах

Резюме. Проанализировано влияние посещаемости людьми на распределение цианобактерий и водорослей в пещерах Левобережная (Ленинградская область), Кунгурская Ледяная (Пермский край), Дудкинская штольня (Республика Башкортостан), Киндерлинская (Республика Башкортостан). В результате дисперсионного анализа выявлено, что число видов и сумма баллов обилия цианобактерий и водорослей на участках пещер Кунгурская Ледяная, Левобережная и Дудкинская штольня с наличием антропогенной нагрузки достоверно выше, чем на участках без антропогенной нагрузки. В пещере Киндерлинская в результате корреляционного анализа была выявлена достоверная высокая положительная зависимость числа видов и суммы баллов обилия цианобактерий и водорослей от числа посетителей в пещере в 2010, 2011 и 2013 годах. Установлено, что повышенное число видов и сумма баллов обилия цианобактерий и водорослей в грунте вне доступа инфлюационных вод и других типов заноса могут индцировать повышенную антропогенную нагрузку (большое число посетителей).

Занос органического вещества и организмов в пещеры, в том числе за счет посетителей, может увеличивать биоразнообразие этих экосистем, в первую очередь, микроорганизмов (Elliott, Lawrence, 2002; Nieves-Rivera, 2003; Абдуллин, 2014). В результате этих негативных воздействий возникает сильное давление на подземную биоту, и количество ее автохтонных обитателей начинает сокращаться (Graening, Brown, 2003), поэтому исследование этих процессов является актуальным для охраны экосистем пещер.

Цель работы – проанализировать влияние посещаемости людьми на распределение цианобактерий и водорослей в пещерах Левобережная, Кунгурская Ледяная, Дудкинская штольня и Киндерлинская.

Материалы и методы. Были изучены пробы грунта вне доступа инфлюационных вод и других типов заноса на экскурсионной тропе и вне ее, отобранных с применением модифицированных стандартных методик в пещерах Левобережная (13 проб, отобраны 29.03.2007), Кунгурская Ледяная (9 проб, 22–23.06.2007), Дудкинская штольня (7 проб, 05.03.2000), Киндерлинская (20 проб, 21–23.02.2010, 22–23.02.2011, 22.07.2013).

Искусственная пещера Левобережная (старинная выработка XIX–XX веков) – обширный лабиринт общей длиной 5.5 км, расположена в Ленинградской области в 40 км от г. Санкт-Петербург на территории Саблинского комплексного памятника природы. В полости организован регламентированный экскурсионный маршрут (приблизительно 300 м).

Пещеру посещает около 40 тыс. экскурсантов в год. Для контроля объекта создана специальная общественная организация «Сохранение природы и культурного наследия» (Ляхницкий, 2002).

Кунгурская Ледяная пещера расположена в Пермском крае на окраине г. Кунгур, на правом берегу р. Сылва в Ледяной горе. Пещера представляет собой горизонтальный лабиринт с 48 гротами. Общая протяженность – 5,7 км, амплитуда – 35 м, площадь – 65000 м², объем – 182000 м³. В пещере насчитывается 70 озер общей площадью 7400 м². В разные сезоны года количество и размеры озер меняются. Пещера знаменита своими ледяными образованиями. В полости длительное время функционирует экскурсионный маршрут с искусственным освещением (Дублянский, 2010).

Дудкинская штольня находится на территории г. Уфа (Республика Башкортостан), на правом берегу р. Уфа. Пещера представляет собой заброшенную горизонтальную выработку протяженностью около 3 км, в которой велась добыча гипса, активно посещается людьми (Соколов, 2009).

Пещера Киндерлинская (им. 30-летия Победы) расположена в южной части хребта Улутая (Южный Урал, Республика Башкортостан, Архангельский район), на правом склоне долины р. Киндерли (правый приток р. Зилим), в ее устьевой части, в 5 км к востоку от д. Таш-Асты. Это самая значительная по амплитуде (–250 м) пещера Урала и вторая по длине пещера Башкортостана (8600 м). Пещера представляет собой наклонно-горизонтальную систему галерей и ходов в северном, северо-восточном и западном, северо-западном направлениях, образовавшихся на четырех гипсометрических уровнях. Современные водотоки в пещере направлены по падению известняков – с востока на запад. Есть озера. В привходовой части имеется ледник длиной 120 м и толщиной до 8 м. Пещера богата натечными образованиями. Экосистема полости испытывает сильную антропогенную нагрузку от ненормированного посещения спелеотуристов (Смирнов, Соколов, 2002).

Выявление видового состава цианобактерий и водорослей в пробах проводили в лаборатории стандартными методами (Вассер и др., 1989). Для флористического анализа применяли качественный коэффициент сходства Сьеренсена-Чекановского. Анализ данных выполнен с использованием программы Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение. В результате дисперсионного анализа выявлено, что число видов и сумма баллов обилия цианобактерий и водорослей на участках пещер Кунгурская Ледяная, Левобережная и Дудкинская штольня с наличием антропогенной нагрузки достоверно выше, чем на участках без антропогенной нагрузки (сила влияния фактора на число видов – 9.33, сила влияния фактора на сумму баллов обилия – 5.77, $p < 0.05$) (табл. 1). При этом сходство видового состава между этими участками изменялось от 0 до 44% (табл. 1).

В пещере Киндерлинская в результате корреляционного анализа была выявлена достоверная ($p < 0.05$) высокая положительная зависимость числа видов (Коэффициент корреляции 0.67) и суммы баллов обилия (Коэффициент корреляции 0.68) цианобактерий и водорослей от числа посетителей в пещере в 2010, 2011 и 2013 годах (табл. 2).

Таблица 1. Сравнительная характеристика таксономического состава цианобактерий и водорослей грунта некоторых пещер в зависимости от антропогенной нагрузки

Параметры	Антропогенная нагрузка	Отсутствие антропогенной нагрузки
	Кунгурская Ледяная	
Число видов	13	1
Сумма баллов обилия	95	3
Сходство	0%	
Левобережная		
Число видов	11	7
Сумма баллов обилия	62	34
Сходство	44%	
Дудкинская штольня		
Число видов	13	2
Сумма баллов обилия	22	9
Сходство	27%	

Таблица 2. Сравнительная характеристика таксономического состава цианобактерий и водорослей грунта в пещере Киндерлинская в 2010, 2011, 2013 годах в зависимости от антропогенной нагрузки

Точки отбора проб	1	2	3	4	5	6	7
Число посетителей, человек/год	ЗМП, > 10 ⁴	ЗМП, ПБЛ, ≈ 3000	ЗМП, ПБЛ, ≈ 3000	ЗП, ПБЛ, ≈ 2000	ЗП, ≈ 2000	ЗП, 10 ² – 10 ³	ЧЗ, < 10 ²
2010							
Число видов	5	5	–	6	5	3	0
Сумма баллов обилия	21	20	–	23	25	12	0
2011							
Число видов	10	4	8	5	4	3	2
Сумма баллов обилия	46	22	32	24	23	10	10
2013							
Число видов	10	4	3	3	4	1	0
Сумма баллов обилия	36	15	12	20	13	4	0

Примечания. Точки отбора: 1 – терраса у входа в пещеру (0 м от входа); 2 –Лагерный ход, место подземного базового лагеря (ПБЛ) (210 м от входа); 3 – зал Бороды, место ПБЛ (310 м от входа); 4 – зал Обвальный, место ПБЛ (460 м от входа); 5 – зал Классический (930 м от входа); 6 – Третья часть пещеры, под колодцем (730 м от входа); 7 – ход Подарочный (1530 м от входа). Антропогенная нагрузка (Соколов, 2009): ЧЗ – чистая зона (< 10² человек/год), ЗП – зона умеренного посещения (1000–2000 человек/год), ЗМП – зона массового посещения (> 3000 человек/год).

Постановлением Кабинета Министров Республики Башкортостан № 514 от 30 декабря 2011 года пещерная система Киндерлинская, включающая пещеры Киндерлинскую (им. 30-летия Победы), Октябрьскую и Леднева, объявлена памятником природы. После этого между Лагерным ходом и залом Бороды была установлена решетка для уменьшения числа посетителей в пещере. С помощью непараметрического критерия Манна-Уитни было выявлено, что число видов и сумма баллов обилия цианобактерий и водорослей в грунте исследуемых участков достоверно уменьшились ($p < 0.05$).

Таким образом, повышенное число видов и сумма баллов обилия цианобактерий и водорослей в грунте вне доступа инфлюационных вод и других типов заноса могут индцировать повышенную антропогенную нагрузку (большое число посетителей). Подобная закономерность отмечена в пещере Киндерлинская также для бактерий и микромицетов (Кузьмина и др., 2012).

Список литературы

Абдуллин Ш.Р., 2014. Разнообразие трофической структуры экосистем пещер // Успехи современной биологии. Т. 134. № 2. С. 192–204.

Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др., 1989. Водоросли. Справочник. Киев: Наукова думка. 608 с.

Дублянский В.Н., 2010. Кунгурская ледяная пещера // Сборник материалов международной научно-практической конференции «Спелеология и спелестология: развитие и взаимодействие наук». Набережные Челны: НГПИ. С. 57–60.

Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., Абдуллин Ш.Р., Рябова А.С., 2012. Микробиота пещеры Киндерлинская (Южный Урал, Россия) // Микробиология. Т. 81. № 2. С. 273–281.

Ляхницкий Ю.С., 2002. Охрана и использование Саблинского памятника природы // Материалы I Общероссийской научно-практической конференции «Проблемы экологии и охраны пещер: теоретические и прикладные аспекты». Красноярск. С. 162–163.

Смирнов А.И., Соколов Ю.В., 2002. Карст и спелеология. В кн.: Карст Башкортостана. Уфа. С. 301–340.

Соколов Ю.В., 2009. Спелеотуристический потенциал Республики Башкортостан. В кн.: Природное и культурное наследие Южного Урала как инновационный ресурс. Уфа: ДизайнПолиграфСервис. С. 27–38.

Elliott W.R., Lawrence I., 2002. The Missouri Cave Life Survey // In G.T. Rea (ed.). Proceedings of the National Cave and Karst Management Symposium, Tucson, AZ, Oct. 16–19, 2001. P. 123–130.

Graening G.O., Brown A.V., 2003. Ecosystem dynamics and pollution effects in an Ozark cave stream // Journal of the American Water Resources Association. V. 39. P. 1497–1505.

Nieves-Rivera Á.M., 2003. Mycological survey of Río Camuy Caves Park, Puerto Rico // Journal of Cave and Karst Studies. V. 65. P. 23–29.

Sh.R. Abdullin

*Bashkir State University, Ufa, Republic of Bashkortostan
e-mail: abdullinshrbsu@mail.ru*

An analysis of the effect of human visits on the distribution of cyanobacteria and algae in some caves

Summary. The effect of human visits on the distribution of cyanobacteria and algae was analyzed in the caves Levoberezhnaya (Leningrad Region), Kungurskaya Ice (Perm Province), Dudkinskaya Adit and Kinderlinskaya (both in the Republic of Bashkortostan). Based on dispersion analyses, the number of species and the sum rank abundance of cyanobacteria and algae in certain parts of the caves Kungurskaya Ice, Levoberezhnaya and Dudkinskaya Adit were revealed to be reliably higher under anthropogenic pressure compared to the places devoid of such pressure. Based on correlation analysis, the Kinderlinskaya Cave showed a reliable positive correlation between the number of species and the sum rank abundance of cyanobacteria and algae, on the one hand, and the number of human visitors in 2010, 2011 and 2013, on the other. An increased number of species and a higher sum rank abundance of cyanobacteria and algae in the grounds devoid of influx waters and other types of introduction were found to serve as indicator to an enhanced anthropogenic pressure (a large number of visitors).

УДК 574.587

Р.Р. Борисов¹, Е.С. Чертопруд², Д.М. Палатов², Р.С. Дбар³, Е.В. Шаврина⁴

¹*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва*

²*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва*

³*Институт экологии Академии наук Абхазии, Сухум, Республика Абхазия*

⁴*Государственный природный заповедник «Пинежский», Пинега, Архангельская обл.
e-mail: borisovrr@mail.ru*

Сравнительный анализ стигоксенного компонента фаун пещерных систем Пинежья (Архангельская область) и Центральной Абхазии

Резюме. Проведён сравнительный анализ проникновения эпигейной фауны в пещерные водоёмы Пинежья (Архангельская область) и Центральной Абхазии. Выделены три основные группы факторов, определяющих глубину проникновения стигоксенов в пещеры: степень изолированности пещерных водоёмов, конкуренция со стигобионтами, интенсивность антропогенного влияния. Выдвинуто предположение, что менее глубокое проникновение стигоксенов в водоёмы пещер Центральной Абхазии связано с присутствием в них богатой и разнообразной фауны стигобионтов.

Пещеры представляют собой уникальный тип биотопа, для которого свойственно постоянство условий среды, отсутствие света, ограниченное количество пищевых ресурсов и изолированность отдельных пещерных систем. Фауна стигобионтов, населяющих подземные водоёмы, характеризуется высокой степенью эндемизма, наличием морфологических и физиологических адаптаций к жизни в подземной среде. Видовое разнообразие и обилие стигобионтов во многом определяется особенностями климата и условиями, при которых происходило формирование карстовых полостей региона. Так, пещерные системы Кавказа имеют разнообразную и многочисленную фауну стигобионтов (Бирштейн, 1950), в то время как карстовые полости, расположенные в северных областях России, вследствие суровых условий, в которых происходило их формирование, практически лишены специализированной стигобионтной фауны, которая представлена небольшим числом видов (Бирштейн, Левушкин, 1976; Книсс, 2001).

Несмотря на высокую степень изолированности, пещеры не представляют собой исключительно замкнутые системы. В гротовых участках пещер и в проникающих в пещеры с поверхности водоотках происходит контакт стигобионтной и эпигейной фаун. Наибольшее внимание исследователей при этом уделяется стигобионтам, а стигоксены и стигофилы рассматриваются менее детально.

Настоящая работа является попыткой на примере пещерных систем Пинежья (Архангельская область) и Центральной Абхазии выделить факторы, влияющие на проникновение эпигейной фауны в подземные водоотки. Существенным отличием фаун пещер двух регионов является наличие большого обилия и видового разнообразия стигобионтов в пещерах

Центральной Абхазии и практически полное отсутствие их в пещерах Припинежья.

Для проведения исследований выбраны пещеры, имеющие относительно крупные постоянные водные объекты (реки или озера) и обладающие достаточной протяженностью, позволяющей оценить глубину проникновения эпигейной фауны. Используются данные по четырём пещерам Пинежья (Чертопруд и др., 2011) и трем пещерам Центральной Абхазии (Chertoprud et. al., 2016). Пинежские пещеры Олимпийская и Музейная расположены в заказнике «Железные Ворота», а пещеры Голубинский Провал и Китеж – в окрестностях пос. Голубино (охранная зона Пинежского заповедника). Пещеры Голова Отапа, Абрскила (Очамчырский район) и Новоафонская (Гудаутский район) принадлежат к Гумишхинско-Панавскому спелеорайону Центральной Абхазии (Дублянский и др., 1987). Материалы собраны в последней декаде января 2011 года и первой декаде февраля 2015 года, соответственно. Во всех пещерных водоемах наблюдался низкий уровень воды (межень), паводковые явления отсутствовали.

Антропогенное влияние. Наибольший поток туристов проходит через пещеру Новоафонская (Экба, Дбар, 2007), в которую проложен специальный экскурсионный туннель. В пещере оборудованы вентиляционные шахты, проведено мощное освещение, затрагивающее не менее 50% объема карстовой полости, проложены туристические дорожки и мосты. В меньшей степени посещается туристами пещера Абрскила, в которую проведено освещение на расстояние 400 м от входа, что составляет менее четверти общей протяженности полости. В пещере Голова Отапа, также посещаемой туристами, антропогенное влияние сводится к постройке примерно 50 м деревянных мостков, расположенных не далее 100 м от входа. На момент исследований освещение в пещеру проведено не было. Пещеры Пинежского заповедника и заказника «Железные Ворота» испытывают значительно более слабую антропогенную нагрузку в связи с их труднодоступностью, а наиболее посещаемой является пещера Голубинский Провал, куда проводятся организованные туристические экскурсии.

Во всех карстовых полостях собраны полуколичественные пробы макрозообентоса. В длинных горизонтальных пещерах Абрскила, Голова Отапа и Олимпийская станции отбора проб располагались по трансекте, проходящей по руслу реки от гротовой части вглубь пещеры. Для пещер Абрскила и Голова Отапа дополнительно выполнены станции, характеризующие структуру эпигейного сообщества водотока. Трансекта в пещере Абрскила включала 11 станций, в пещере Голова Отапа – 9, в пещере Олимпийская – 4. В пещере Новоафонская, не имеющей естественного горизонтального выхода на поверхность, кроме провала и трещин в сводах некоторых залов, обследованно 12 станций отбора проб. Станции охватывали три озера и несколько мелких ручьев и высачиваний, расположенных в разных частях пещеры. В пещере Музейная пробы отобраны в двух озёрах, расположенных в противоположных от входа частях пещеры. В пещерах Голубинский Провал и Китеж исследованы сифонные участки, удалённые от

входа не менее чем на 400 м, другие крупные водоемы в этих пещерах отсутствовали.

Среди пещер Пинежья наиболее разнообразной оказалась бентосная фауна пещеры Олимпийская (табл.), через которую протекает р. Насониha – 12 видов. Наибольшим видовым разнообразием (10 видов) характеризовались насекомые и их личинки, кроме того, отмечены черви Enchytraeidae indet. и Nematoda indet. Река Насониha не является полностью пещерным водотоком и берет свои истоки в поверхностных озерах и ручьях. Практически все организмы, отмеченные в подземной части реки, являются стигоксенами. Специфическую троглофильную фауну представляют только Enchytraeidae, массово обитающие в глине вдоль уреза воды и на других влажных участках грунта. Видовое разнообразие и обилие стигоксенов уменьшалось от входной части к более удалённым частям пещеры, и на расстоянии 100–200 м от входа представители стигоксенов отмечены не были.

На втором месте по разнообразию бентоса оказалась пещера Музейная – 7 видов. В двух крупных озерах этой пещеры представлены как стигоксены (пять видов личинок насекомых), так и стигофильные организмы (*Megacyclops viridis* (Jurine, 1820) и Enchytraeidae indet.). Крупные циклопы *M. viridis* обычны для подземных вод, где часто достигают значительного обилия (Рылов, 1948). По сравнению с пещерой Олимпийской водоемы пещеры Музейной более труднодоступны для фауны наземных экосистем. Озера в Музейной слабопроточные и наполняются только за счет паводковых грунтовых вод, но не ручьевого стока с поверхности. Отсутствие стока поверхностных вод значительно ограничивает возможности проникновения в озеро организмов стигоксенов. Однако расстояние от основного входа в пещеру до озер составляет не более двух сотен метров, что, несмотря на достаточно узкие ходы, видимо, не является препятствием для проникновения в залы пещеры летающих имаго насекомых.

Для пещер Голубинский Провал и Китеж, в которых были исследованы сифонные участки, удаленные от входа не менее чем на 400 метров, отмечен единственный вид – стигобионтные амфиподы *Pallasea* sp. (Сидоров и др., 2011).

Характерно, что комплексы видов, обнаруженные в разных пещерах, практически не пересекаются. Только четыре вида встречены в двух из четырех рассмотренных пещер. Один из этих видов является стигобионтным – *Pallasea* sp., один стигофильным – Enchytraeidae indet., а два стигоксенами – поденки *Cloeon luteolum* (Müller, 1776) и веснянки *Taeniopteryx nebulosa* (Linnaeus, 1758), вероятно, массовы в поверхностных водоемах. Предположительно, значительные различия видового состава бентоса разных пещерных систем объясняются недостаточной изученностью фауны. Кроме того, в разных пещерах различаются принципы формирования фауны: в одном случае основную роль играет занос наземных видов с водой, в другом – перемещение крылатых стадий насекомых, в третьем – единственным обнаруженным компонентом фауны является стигобионтный вид.

Как и ожидалось, в пещерах Центральной Абхазии расположенных существенно южнее пещер Пинежья фауну стигобионтов была значительно разнообразней (табл.).

В пещерах Голова Отапа и Абрскила прослежена изменчивость структуры видовых комплексов на градиенте пещерных условий. В обеих карстовых полостях видовое богатство и разнообразие возрастали от самых удалённых станций к гротовой части и имели наибольшее значение уже в эпигейной зоне водотока. Характер изменения численности водной фауны на градиенте пещерных условий в Абрскиле и Голове Отапа был относительно сходным. В обеих пещерах наблюдали два пика обилия фауны в глубине пещеры и в гротовой части. В гротовой части водотока преобладали личинки амфиботических насекомых (50–90% всей фауны), при этом численность организмов на станциях, расположенных на эпигейных участках водотока, была близка или превышала их обилие в гротовой части. Основными доминантами являются эпигейные виды: амфиподы *Gammarus komareki* Schäferna, 1922 и личинки подёнок *Electrogena zimmermanni* Sowa, 1984, *Baetis* (*Rhodobaetis*) cf. *gemellus* (> 50% суммарного обилия). Субдоминанты – ручейники *Notidobia forsteri* Malicky in Malicky et Kumanski, 1974 и *Lithax incanus* Hagen, 1859. Характерно, что единичные экземпляры личинок веснянок *Capnia* sp. были встречены в пещере Абрскиле на кусках древесины в 400 м от входа в пределах зоны влияния искусственного освещения. Уже на удалении более 10 м от входной части в пробах начинали преобладать представители стигобионтной фауны, плотность которых постепенно возрастала по мере удаления от входа пещеру, но на всём протяжении обследованных участков их распределение оставалось крайне неравномерным. Локальные скопления стигобионтов приурочены, вероятно, к зонам обогащённого органикой поверхностного стока и чередуются с участками, населёнными единичными особями. Основной доминирующий вид – креветки *Troglocaris ablaskiri* Birštejn, 1939 (до 100% обилия на отдельных станциях). Субдоминантами являются моллюски «*Paladilhropsis*» sp. и амфиподы *Niphargus ablaskiri* Birštejn, 1940.

Другая ситуация наблюдалась в пещере Новоафонская, которая не имеет естественного горизонтального выхода на поверхность. Здесь максимальное количество и видовое разнообразие гидробионтов характерно для озёр Голубое, Анатолия и Безымянное (численность 100–150 экз./м²). Доминирующими видами в озёрах были креветки *Troglocaris fagei* Birštejn, 1939, амфиподы *Niphargus ablaskiri* и *Zenkevitchia* sp. (67–100% от общей численности). Мелкие проточные и небольшие стоячие водоёмы, расположенные вблизи туристических троп, в основном были лишены стигобионтов. Лишь в некоторых небольших водоёмах, находящихся в залах с ограниченным доступом туристов, численность организмов достигла 30 экз./м². Доминировали амфиподы *Niphargus ablaskiri*.

Одним из главных факторов, определяющих возможность проникновения эпигейной фауны в подземные водоёмы, является степень их изолированности от поверхности: удалённость водоёмов от гротовой части,

наличие постоянных или паводковых водотоков с поверхности, величина гротовой части пещеры.

Примером пещер с высокой степенью изоляции водотоков (узкие входы, большая удалённость от входа и т.п.) из исследованных пещер являются Новоафонская, Голубинский Провал и Китеж. Напротив, пещеры Олимпийская, Голова Отапа, Абрскила имеют обширные гротовые части, или их водотоки активно контактируют с поверхностными водами. Именно это, по-видимому, определяет наличие в них, по крайней мере в близких ко входу частях, богатой фауны стигоксенов (табл.).

Таблица. Видовое богатство фаун водоемов исследованных пещер Пинежья и Центральной Абхазии

Пещеры	Стигоксены и стигофилы		Стигиобионты
	Насекомые	Другие таксоны	
Олимпийская	10	2	–
Музейная	5	2	–
Голубинский Провал	–	–	1
Китеж	–	–	1
Голова Отапа	6	4	6
Абрскила	3	2	7
Новоафонская	–	–	9

Вторым интересным и малоизученным фактором является возможное наличие конкурентных взаимоотношений между стигобионтной и эпигейной фаунами. Такие конкурентные взаимоотношения могут проявляться как в виде хищничества, так и в виде борьбы за пищевые ресурсы, часто очень скудные в условиях пещер. При этом в гротовых частях пещер преимущество будут иметь представители эпигейных видов; например, личинки амфибиотических насекомых, а на удалении от освещённых участков пещеры конкурентными преимуществами будут обладать более приспособленные стигобионтные виды.

Показательно, что в пещерах Пинежья фауна стигоксенов в пещерах кажется более обильной и разнообразной (табл.), и ее отдельные представители проникают на большее удаление от привходовых участков пещеры, чем в изученных пещерах Центральной Абхазии. В пещерах Голова Отапа и Абскила, несмотря на богатую фауну поверхностных водотоков, не наблюдается существенного проникновения ее на большое расстояние от привходовых участков. При этом чётко прослеживается комплементарность распределений основного пещерного доминанта – креветок *Troglocaris ablaskiri* и амфибиотических насекомых. Возможно, в условиях отсутствия света представители пещерной фауны имеют существенные конкурентные преимущества и оказывают давление на проникающих стигоксенов, что и проявляется в пещерах Абскила и Голова Отапа и чего не наблюдается в северных пещерах Пинежья, где стигобионты практически отсутствуют. Кроме того, широко распространённым компонентом пещерных фаун являются представители амфипод. При этом в наземных биотопах наличие и высокое обилие амфипод в водотоках коррелирует со снижением обилия

представителей других групп бентосных организмов (Чертопруд, 2014). Можно предположить, что сходные тенденции наблюдаются и в пещерных водотоках, где амфиподы активно потребляют проникающих в пещеру представителей эпигейной фауны.

Третьим фактором может выступать антропогенное воздействие, выражающееся в использовании в экскурсионных частях пещер освещения, внесении неспецифических субстратов, изменении конфигурации входных частей, уничтожении стигобионтной фауны в результате механического или химического воздействия.

Наиболее важным антропогенным фактором, привносимым человеком в пещеры, является свет. В нашем случае на примере пещеры Абрскила освещение в сочетании с увеличением механической нагрузки на водоток коррелировало с уменьшением обилия вплоть до полного исчезновения на этих участках стигобионтов. В тоже время, свет может привлекать вглубь пещеры крылатые стадии насекомых, которые могут откладывать здесь яйца. Возможно, примером антропогенного воздействия на фауну могут служить обнаруженные в пещере Абрскила на значительном расстоянии от входа личинки веснянок *Capnia* sp. Личинки были найдены в пределах освещённой зоны на неспецифическом для пещеры (привнесённом извне) субстрате.

В литературе имеется информация, что в подземных водоисточниках в случае уничтожения стигобионтной фауны органическими загрязнениями она может заменяться стигоксенными организмами (Notenboom et al., 1994; Malard et al., 1994).

Помимо перечисленных факторов на видовой состав и обилие проникающих в пещеру гидробионтов оказывают влияние различные характеристики водных объектов, такие как: химический состав воды, скорость течения, характер грунтов, наличие органических остатков и т.д.

Учитывая многообразие факторов, определяющих глубину проникновения эпигейной фауны в пещеры, в случае каждой конкретной пещеры ситуация с распределением фаун стигоксенов и стигобионтов требует отдельного анализа. А для более полного понимания процессов взаимодействия стигоксенов и стигобионтов необходимо накопление фактического материала и проведение экспериментов по исследованию поведения наиболее распространённых представителей обеих групп.

Список литературы

Бирштейн Я.А., 1950. Пещерная фауна западного Закавказья // Зоологический журнал. Т. 29. Вып. 4. С. 354–366.

Бирштейн Я.А., Левушкин С.И., 1967. Некоторые итоги и задачи изучения подземной фауны СССР // Зоологический журнал. Т. 46. Вып.10. С. 1509–1535.

Дублянский В.Н., Климчук А.Б., Киселев В.Э., Вахрушев Б.А., Ковалев Ю.Н., Мельников В.П., Рыжков А.Ф., Тинтилозов З.К., Чуйков В.Д., Чурубурова М.Л., 1987. Крупные карстовые полости СССР. III. Спелеологические провинции Большого и Малого Кавказа. АН УССР. Киев, № 32792. 80 с.

Книсс В.А., 2001. Фауна пещер России и сопредельных стран. Уфа: Башкирский государственный университет. 238 с.

Рылов В.М., 1948. Суслороида пресных вод. Ракообразные. Фауна СССР. Т. 3. М.-Л.: Изд-во Академии Наук СССР. 319 с.

Сидоров Д.А., Чертопруд Е.С., Семиколенных А.А., Шаврина Е.В., 2011. Загадочная *Pallasea* (Crustacea: Amphipoda) из пещер Голубинский провал и Китеж // Материалы международной конференции, посвященной 300-летию со дня рождения М.В. Ломоносова «Карстовые системы Севера в меняющейся среде». Россия, пос. Красная Горка, 5–10 сентября 2011 года. С. 85–87.

Чертопруд Е.С., Чертопруд М.В., Борисов Р.Р., Шаврина Е.В., 2011. Зообентос пещерных систем Припинежья (Архангельская обл.) – разнообразие фауны и экологические комплексы видов // Сборник тезисов международной конференции, посвященной 300-летию со дня рождения М.В. Ломоносова «Карстовые системы Севера в меняющейся среде». Россия, пос. Красная Горка, 5–10 сентября 2011 года. С. 109–113.

Чертопруд М.В., 2014. Разнообразие реофильных сообществ макробентоса // Материалы лекций II Всероссийской школы-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана». Борок, 18–22 ноября 2014 года. Т. 1. Ярославль: Филигрань. С. 112–124.

Экба Я.А., Дбар Р.С., 2007. Экологическая климатология и природные ландшафты Абхазии. Сочи: «Папирус-М-Дизайн». 324 с.

Chertoprud E.S., Palatov D.M., Borisov R.R., Marinskiy V.V., Bizin M.S., Dbar R.S., 2016. Distribution and a comparative analysis of the aquatic invertebrate fauna in caves of the western Caucasus // *Subterranean Biology*. 2016. V. 18. P.49–70.

Malard F., Reygrobelle J.-L., Mathieu J., Lafont M., 1994. The use of invertebrate communities to describe groundwater flow and contaminant transport in a fractured rock aquifer // *Archiv für Hydrobiologie*. Bd. 131. S. 93–110.

Notenboom J., Plønet S., Turquin M.-J., 1994. Groundwater contamination and its impact on groundwater animals and ecosystems. In: Gibert J., Danielopol D.L., Stanford J.A. (eds.) *Groundwater ecology*. San Diego: Academic Press. P. 477–504.

R.R. Borisov¹, E.S. Chertoprud², D.M. Palatov², R.S. Dbar³, E.V. Shavrina⁴

¹Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow

²Lomonosov Moscow State University, Moscow

³Ecology Institute of the Academy of Sciences of Abkhazia, Sukhum, Republic of Abkhazia

⁴Pinega Nature Reserve, Pinega, Arkhangelsk Region

e-mail: borisovrr@mail.ru

A comparative analysis of the stygoxenic component in the faunas of cave systems of the Pinezhsky District (Arkhangelsk Region) and of caves of central Abkhazia

Summary. A comparative analysis of the penetration of epigeal fauna into cave water bodies of Pinezhsky caves (Arkhangelsk Region) and into caves of central Abkhazia was conducted. Three main groups of factors were identified that determine the depth of stygoxenic organisms' penetration into the cave: the degree of isolation of cave water bodies, competition with stygobionts, and the intensity of anthropogenic factor. The assumption was made that poor penetration of stygoxenes into water bodies of caves in central Abkhazia was caused by the presence there of a highly diverse stygobiontic fauna.

О нахождении инвазивного легочного моллюска *Ferrissia fragilis* (Tryon) в пещере Цхал-Цхители (Грузия, Кавказ)

Резюме. Вид-вселенец *Ferrissia fragilis* впервые обнаружен в гипогейном местообитании – пещере Цхал-Цители на территории Западной Грузии. Обнаруженная популяция устойчива и многочисленна, характеризуется некоторым конхологическим своеобразием, таксономическую значимость которого еще предстоит оценить.

Сообщества беспозвоночных, развивающиеся в условиях пещер, включая малакоценозы, нередко рассматриваются как уникальные и/или реликтовые, что связано, в первую очередь, с высоким уровнем эндемизма пещерной фауны и узостью ареалов многих видов стигобионтных беспозвоночных (Sket, 1999). Относительная изолированность пещерных местообитаний от «внешнего мира» и затрудненность проникновения туда животных извне позволяют пещерным сообществам сохранять свою специфичность в течение длительного времени.

В современных условиях глобализации и широкого развития всемирных транспортных путей большую остроту имеет проблема вселения чужеродных видов в аборигенные экосистемы. С фаунистической и биогеографической точек зрения отрицательным последствием таких вселений является гомогенизация фаун (Olden et al., 2004; Petsch, 2016), то есть выравнивание их таксономического состава в масштабе отдельных континентов или всей Земли, что ведет не только к обеднению набора видов аборигенных сообществ, но и к «стиранию» границ между крупнейшими биогеографическими выделами, таксономическая специфичность которых возникла в результате миллионов лет эволюции. Как правило, виды организмов с высоким инвазивным потенциалом способны эффективно конкурировать с аборигенными видами и вытеснять их из состава сообществ, что может потенциально вести к их полному вымиранию.

В этом контексте представляет несомненный интерес недавнее нахождение чужеродного вида пресноводных брюхоногих моллюсков *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) в пещере Цхал-Цхители близ г. Кутаиси (Имерети, Грузия). В малакологическом отношении эта пещера замечательна тем, что является типовым местообитанием эндемичного стигобионтного вида пресноводных гастропод *Motsametia borutzkii* (Zhadin, 1932) из семейства Hydrobiidae (Shadin, 1932; Vinarski et al., 2014; Палатов, Винарский, 2015). Другие виды моллюсков в этой пещере до сих пор отмечены не были (Вагъадзе et al., 2015).

Ferrissia fragilis является представителем семейства Planorbidae и характеризуется некрупной колпачковидной раковиной с вершиной, явно отклоненной вправо от продольной оси. Этот признак позволяет безошибочно отличать представителей рода *Ferrissia* от других групп колпачковидных гастропод (*Acroloxus*, *Ancylus*), распространенных на территории Палеарктики, включая регион Кавказа.

Ранее вид неоднократно отмечался из водоемов южной и центральной Европы под названием *Ferrissia wautieri* (Mirolli, 1960), но в последние десятилетия молекулярно-генетические исследования показали, что этот моллюск не является аборигенным для Старого Света и полностью идентичен североамериканскому виду, известному под названием *F. fragilis* (Walther et al., 2006). Его инвазивный характер в настоящее время общепризнан. Вид рассматривается как один из самых успешных и эффективных моллюсков-вселенцев в глобальном масштабе и был отмечен в таких географически удаленных от Северной Америки регионах, как Азорские острова (Raposeiro et al., 2011), северное Причерноморье (Son, 2007), Китай (Beckmann et al., 2006), Ближний Восток (Magrone et al., 2014). По оценке Raposeiro et al. (2011), сейчас *F. fragilis* имеет «почти космополитическое распространение в экосистемах стоячих вод умеренного и тропического поясов».

В пещере Цхал-Цители данный вид был отмечен нами еще в сентябре 2012 года. Тогда в грунте пещерного ручья было найдено лишь несколько пустых раковин. По всей видимости, в тот момент небольшая популяция моллюсков существовала в удаленных, недоступных для исследования водоемах пещеры, откуда ко входу паводком выносило лишь пустые раковины. В сентябре 2016 года наблюдалось массовое развитие *F. fragilis* на твердых субстратах ручья пещеры (камни, известняковые стены пещеры), начиная от освещенной привходовой части и заканчивая дальними участками, постоянно пребывающими в темноте. При этом плотность моллюсков достигала 30–40 экз/м² (что немало для пещерного водоема с его ограниченными ресурсами), в этом отношении значительно превосходя обитающего на этих же субстратах эндемика *Motsametia borutzkii* (Zhadin, 1932). Ни в ручье, вытекающем из пещеры, ни в р. Цхал-Цители, в которую он впадает, *F. fragilis* отмечена не была, несмотря на то, что река представляет из себя практически равнинный, тепловодный водоток, населенный богатым комплексом гастропод, в т.ч. и инвазивных (*Physella acuta* (Draparnaud, 1805)).

Морфология раковины *F. fragilis* из пещеры Цхал-Цители была изучена с помощью сканирующего электронного микроскопа и сравнивалась со строением раковины представителей вида из водоемов Московской области и вне-пещерных местообитаний Кавказа. По сравнению с нестигиобионтными популяциями, раковины *F. fragilis* из Цхал-Цители отличаются более округлой формой вершины раковины (арех) и её относительной близостью к продольной оси (рис. 1).

Биологический смысл этих различий пока не ясен и требует дальнейших исследований. Вполне возможно, что представленные на рис. 1 различия вполне укладываются в размах конхологической изменчивости, характерной для *F. fragilis*, а специфика морфологии особей из Цхал-Цители

каким-то образом отражает влияние пещерных условий обитания, в целом для вида не свойственных.

Нахождение *F. fragilis* в составе пещерного биоценоза, по нашим данным, является первым случаем такого рода. До сих пор представители вида обнаруживались лишь в открытых местообитаниях. Предшествующие исследователи пещеры Цхал-Цхители (Shadin, 1932; Birstein, 1933; Varjadze et al., 2015) не отмечали данный вид в этом местообитании. Это может объясняться как очень молодым возрастом обсуждаемой популяции, так и тем, что малые размеры моллюсков (длина раковины *Ferrissia* редко превышает 3 мм) позволили им избежать внимания исследователей. Известно, впрочем, что первые находки вида из водоемов Кавказа (под названием *Pettancyclus petterdi* (Johnston, 1879)) были сделаны лишь в конце 1960-х годов (Стадниченко, 1990), что позволяет датировать вселение *F. fragilis* в пещеру Цхал-Цхители самое раннее последней третью XX века.

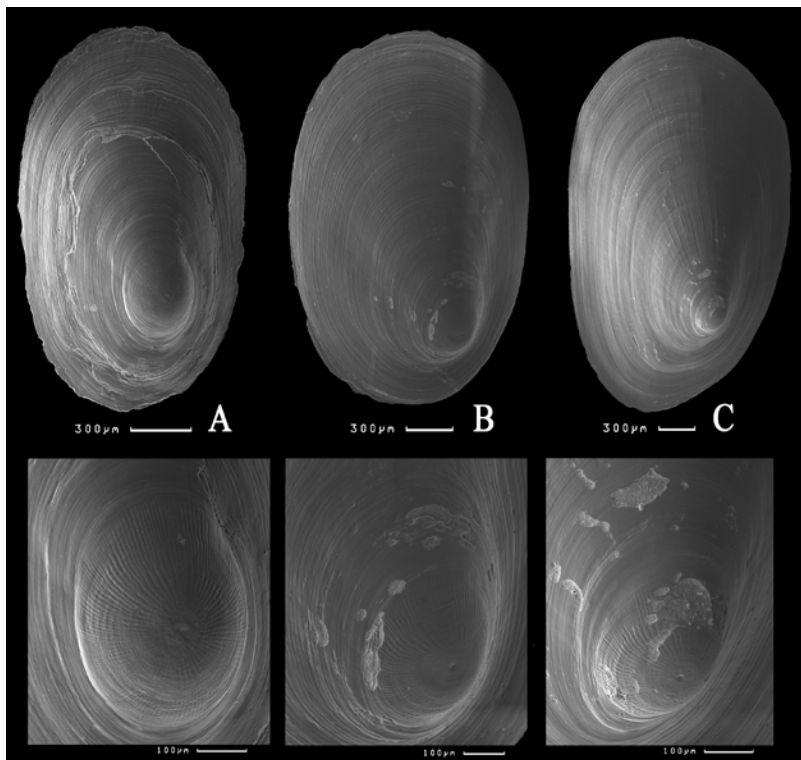


Рис. 1. Общий вид раковины и её вершины (арех) у представителей *Ferrissia* из пещерных и внепещерных местообитаний: А. пещера Цхал-Цхители (Грузия, Имерети); В. пруд на территории Ботанического сада в г. Сухум (Абхазия); С. р. Пехорка у пос. Красково (Россия, Московская обл.).

Ранее из пещер Грузии был отмечен ещё один вид североамериканского пресноводного моллюска – *Physella acuta* (Draparnaud, 1805), известный по единственному экземпляру, собранному в пещере Прометея (= Кумистави) также в районе Кутаиси (Barjadze et al., 2015). По-видимому, этот вид не образует устойчивой популяции в пещере Прометея, и найденная особь была занесена туда случайно.

Очевидно, существуют некие причины, препятствующие массовому проникновению пресноводных легочных моллюсков в пещерные биотопы. До сих пор известен единственный эустигобионтный вид пресноводных Pulmonata – физелла *Physella spelunca* (Turner et Clench, 1974), обитающий в пещерах США (Culver et al., 2000). В этой связи факт образования *F. fragilis* устойчивой и многочисленной пещерной популяции весьма интересен.

Обнаружение данного вида в пещерном биотопе интересно и с природоохранной точки зрения. Уровень эндемизма в стигобионтных сообществах моллюсков и других беспозвоночных (например, ракообразных) весьма высок (Старобогатов, 1962; Vinarski et al., 2014; Палатов, Винарский, 2015), и многие эндемичные виды могут быть ограничены в своем распространении одной-единственной пещерой. Вселение в пещерные местообитания чужеродных видов, способных вытеснять представителей местной фауны, может стать одной из новых угроз биологическому разнообразию пещер Кавказского региона. Поэтому необходим постоянный мониторинг видового состава моллюсков пещер и своевременное обнаружение инвазивных видов, картирование мест их находок.

Список литературы

Палатов Д.М., Винарский М.В., 2015. Экология и распространение гастропод подсемейства Belgrandiellinae (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae s. lato) на территории Западного Закавказья // Материалы Всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (Москва, 3–4 декабря 2015 года). Кострома: Костромской печатный дом. С. 49–54.

Стадниченко А.П., 1990. Прудовиковообразные (пузырчиковые, катушковые, витушковые). Фауна Украины. Т. 29. Вып. 4. Киев: Наукова думка. 292 с.

Старобогатов Я.И., 1962. К познанию моллюсков подземных вод Кавказа // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел биологии. Т. 67. С. 42–54.

Barjadze S., Murvanidze M., Arabuli T., Mumladze L., Pkhakadze V., Djanashvili R., Salakaia M., 2015. Annotated list of invertebrates of the Georgian karst caves. Tbilisi: Georgian Academic Book. 120 p.

Beckmann M.C., He Q., Yang J., Xu P., 2006. First report of *Ferrissia wautieri* and *Physa acuta* in Taihu lake of China // South China Fisheries Science. V. 2. P. 63–65.

Birstein J.A., 1933. Malacostraca der Kutais-Höhlen am Rion (Transcaucasus, Georgien) // Zoologischer Anzeiger. Bd. 104. S. 143–156.

Culver D.C., Master L.L., Christman M.C., Hobbs H.H., 2000. Obligate cave fauna of the 48 contiguous United States // *Conservation Biology*. V. 14 (2). P. 386–401.

Marrone F., Naser M.D., Yasser A.G., Sacco F., Arculeo M., 2014. First record of the North American cryptic invader *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) (Mollusca: Gastropoda: Planorbidae) in the Middle east // *Zoology in the Middle East*. V. 60. P. 39–45.

Olden J.D., LeRoy Poff N., Douglas M.R., Douglas M.E., Fausch K.D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization // *Trends in Ecology & Evolution*. V. 19. № 1. P. 18–24.

Petsch D.K., 2016. Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems // *International Review of Hydrobiology*. V. 101. P. 113–122.

Raposeiro P.M., Costa A.C., Frias Martin A., 2011. On the presence, distribution and habitat of the alien freshwater snail *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) (Gastropoda: Planorbidae) in the oceanic islands of the Azores // *Aquatic Invasions*. V. 6 (1). S. 13–17.

Shadin V.I., 1932. Die Süßwassermollusken aus der Rion-Höhle bei Kutais (Transkaukasien, Georgien) // *Archiv für Molluskenkunde*. Bd. 64. S. 12–14.

Sket B., 1999. High biodiversity in hypogean waters and its endangerment – the situation in Slovenia, Dinaric karst, and Europe // *Crustaceana*. V. 72. P. 767–779.

Son M.O., 2007. North American freshwater limpet *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) (Gastropoda: Planorbidae) – a cryptic invader in the Northern Black Sea Region // *Aquatic Invasions*. V. 2. № 1. P. 55–58.

Vinarski M.V., Palatov D.M., Glöer P., 2014. Revision of ‘*Horatia*’ snails (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae sensu lato) from South Caucasus with description of two new genera // *Journal of Natural History*. V. 48. № 37–38. P. 2237–2253.

Walther A., Lee T., Burch J.B., Ó Foighil D., 2006. Confirmation that the North American ancyloid *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) is a cryptic invader of European and East Asian freshwater ecosystems // *Journal of Molluscan Studies*. V. 72. P. 318–321.

M.V. Vinarski^{1,2}, D.M. Palatov³

¹ *Museum of Siberian Aquatic Mollusks, Omsk State Pedagogical University, Omsk*

² *Saint Petersburg State University, St. Petersburg*

³ *Lomonosov Moscow State University, Moscow*

e-mail: radix.vinarski@gmail.com

On the finding of the invasive pulmonate mollusk, *Ferrissia fragilis* (Tryon), in the Tskhal-Tskiteli Cave, Georgia, Caucasus

Summary. The invasive species *Ferrissia fragilis* was found for the first time in a hypogean locality, Tskhal-Tskhiteli Cave, Western Georgia. Its population is sustainable and large. The mollusks show some conchological peculiarities, the taxonomic value of which is yet to be estimated.

**И.В. Войцеховская^{1,2}, Д.В. Аксёнов-Грибанов^{1,2,3}, Е.С. Протасов^{1,2},
С.В. Гамаюнов³, М.Д. Димова^{1,2}, Я.А. Ржечицкий¹, Г.А. Скобин¹,
М.А. Тимофеев^{1,2}**

¹ Иркутский государственный университет, Иркутск

² Научно-исследовательский институт биологии ИГУ, Иркутск

³ АНО Байкальский исследовательский центр, Иркутск
e-mail: irina.voytsekhovskaya@gmail.com

Исследование антибиотической активности штаммов актинобактерий, выделенных из подземных озер пещер Охотничья и Баджейская (Сибирь)

Резюме. В данной работе были исследованы штаммы актинобактерий, выделенные из подземных озер пещер Охотничья (Иркутская область) и Баджейская (Красноярский край). Штаммы пещеры Баджейская показали выраженную антибиотическую активность против тест-культур грамположительных, грамотрицательных бактерий и грибов, в отличие от штаммов пещеры Охотничья. Все активные штаммы относятся к роду *Streptomyces*.

Пещеры представляют собой уникальные изолированные экосистемы с постоянным микроклиматом и минимальными флуктуациями условий среды (Culver, Sket, 2000). В настоящее время представление о бактериальном разнообразии пещер ограничено. Опубликовано ряд работ, характеризующих микробное разнообразие карстовых пещер, а также исследования значения микроорганизмов в образовании и деградации пещер (Laiz et al., 1999; Engel et al., 2001; Gonzalez et al., 2006; Axenov-Gibanov et al., 2016).

Основной целью данной работы было выделение штаммов актинобактерий из воды подземных озер пещер Охотничья (Иркутская область) и Баджейская (Красноярский край) с последующей оценкой их биосинтетического потенциала.

В ходе исследования из подземных озер пещер Охотничья и Баджейская выделено 12 штаммов актинобактерий. Установлено, что 7 штаммов, выделенных из пещеры Охотничья относились к роду *Streptomyces*, а 5 штаммов – из пещеры Баджейская – к роду *Nocardia*. Для оценки способности к синтезу биологически активных соединений, штаммы культивировали глубинно на средах NL-19, Minimal media, SGG и ISP, после чего были проведены тесты на определение антибиотической активности экстрактов, полученных из биомассы и культуральной жидкости против тест-культур грамположительных и грамотрицательных бактерий и грибов.

Штаммы, выделенные из подземного озера пещеры Баджейская, показали выраженную антибиотическую активность против тест-культур грамположительных, грамотрицательных бактерий и грибов, в отличие от штаммов, выделенных из воды подземного озера пещеры Охотничья. Все активные штаммы относятся к роду *Streptomyces*.

Два штамма, культивированные на среде NL-19, и три штамма, культивированные на среде ISP, подавляли рост грамотрицательных и

грамположительных бактерий. Также наблюдалось ингибирование роста грамотрицательных и грамположительных бактерий пятью и двумя штаммами актинобактерий, культивированных на средах SGG и Minimal media, соответственно. Кроме того, обнаружены два активных штамма (*Streptomyces* sp. IB 2014 I 88-2HS и *Streptomyces* sp. IB 2014 I 88-4), проявляющие широкий спектр антибиотической активности против всех тест культур, в том числе к патогенной *Candida albicans* (C.P. Robin) Berkhout, 1923. Стоит отметить, что штамм *Streptomyces* sp. IB 2014 I 88-3 проявил активность только против дрожжей, в то время как штамм *Streptomyces* sp. IB 2014 /I /88-2 не подавлял рост бактерий и грибов, за исключением его культивации на среде SGG.

Таким образом, в ходе представленной работы из подземных озер пещер Охотничья и Баджейская выделено 12 штаммов актинобактерий. Показано, что штаммы, выделенные из озера пещеры Баджейская обладают выраженной антимикробной и фунгицидной активностью. Данная часть актинобактерий способна подавлять рост патогенного штамма дрожжей *C. albicans*.

Исследование проведено при частичной финансовой поддержке проектов МИНОБРНАУКИ РФ (№ 6.382.2014/К, № 6.734.2016DAAD, № 6.696.2016DAAD), Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 16-34-00686).

Список литературы

Culver D.C., Sket B., 2000. Hotspots of subterranean biodiversity in caves and wells // *Journal of Cave and Karst Studies*. V. 62 (1). P. 11–17.

Demain A.L., Adrio J.L., 2008. Strain improvement for production of pharmaceuticals and other microbial metabolites by fermentation // *Natural Compounds as Drugs*. P. 251–289.

Engel A.S., Porter M.L., Kinkle B.K., 2001. Ecological assessment and geological significance of microbial communities from Cesspool Cave, Virginia // *Geomicrobiology Journal*. V. 18 (3). P. 259–274.

Gonzalez J.M., Portillo M.C., Saiz-Jimenez C., 2006. Metabolically active Crenarchaeota in Altamira Cave // *Naturwissenschaften*. V. 93. P. 42–45.

Laiz L., Groth I., Gonzalez I., Saiz-Jimenez C., 1999. Microbiological study of the dripping waters in Altamira cave (Santillana del Mar, Spain) // *Journal of Microbiological Methods*. V. 36 (1–2). P. 129–138.

Strohl W.R., 1997. *Industrial antibiotics: today and the future* // *Biotechnology of Antibiotics*. New York: Marcel Dekker. P. 1–47.

**I.V. Wojciechowska^{1,2}, D.V. Aksyonov-Gribanov^{1,2,3}, E.S. Protasov^{1,2},
S.V. Gamayunov³, M.D. Dimova^{1,2}, Ya.A. Rzhchitsky¹, G.A. Skobin¹,
M.A. Timofeev^{1,2}**

¹ Irkutsk State University, Irkutsk

² Research Institute of Biology ISU, Irkutsk

³ Baikal Research Centre, Irkutsk

e-mail: irina.voytsekhovskaya@gmail.com

A study of the antibiotic activities of actinobacterial strains isolated from underground lakes in the Okhotnichya and Badjeyskaya caves, Siberia

Summary. Strains of actinobacteria were isolated from underground lakes in the Okhotnichya (Irkutsk Region) and Badjeyskaya caves (Krasnoyarsk Province). The strains obtained from the Badjeyskaya Cave were found to show a well-expressed antibiotic activity against test cultures of gram-positive and gram-negative bacteria and fungi, as opposed to the strains isolated from a lake in the Okhotnichya Cave. All active strains belonged to the genus *Streptomyces*.

**Предварительные данные о видовом составе пауков (Araneae)
катакомб г. Одесса (Украина)**

Резюме. Проведенные исследования позволили предварительно выявить видовой состав пауков в двух локальных системах катакомб г. Одесса. Распределение пауков в исследуемых катакомбах неравномерно. Среди обнаруженных пауков в сборах доминируют троглофилы, которые на определенных стадиях своего развития или сезонной активности отдают предпочтение катакомбам. Впервые для региона приводится вид *Nesticus eremita* Simon, 1880.

Пауки (Araneae) – это крупный отряд в классе Паукообразных (Arachnida). Всего в мире описано 46231 видов пауков из 114 семейств, и этот список постоянно пополняется (Plathnick, 2016) за счет описания новых видов и переописания имеющихся. Пауки играют важную роль в регуляции численности многих насекомых, являются кормовыми объектами для других животных. Они имеют большое практическое значение: яд используется в медицине; паутина применяется в оптике, военных целях, изготовлении паутинового шёлка и это далеко не полный список.

Пауки распространены по всему земному шару и заселяют практически все биотопы, в том числе и подземные (пещеры и искусственные подземные полости). Основными факторами, влияющими на их жизнедеятельность, является стабильная положительная температура, влажность и наличие кормовой базы. В пещерах на территории бывшего Советского Союза обнаружено 42 вида пауков из 8 семейств, из них 16 видов пауков регистрируются на территории Украины (Турбанов и др., 2016).

В литературе имеются отрывочные сведения о видовом составе пауков пещер Украины, за исключением г. Одесса (Загороднюк, 2004). Видовой состав пауков катакомб г. Одесса, приблизительная разведанная протяженность которых оценивается в более чем 2500 км, ранее не изучался, поэтому целью нашей работы было получение предварительных данных по видовому составу и биотопическому распределению пауков в двух наиболее доступных для посещения участках катакомб в черте г. Одесса. Материал собирался в 2016 году ручным способом и фиксировался в 80% этиловом спирте.

Обследовались два района одесских катакомб. Один расположенный в центральной части города, имеющей историческое название Молдаванка. Этот район катакомб имеет региональный индекс К-24. Территориально он расположен к западу от улицы Балковской, между улицами Разумовского, Мясоедовской, Михайловской и Мельничной. Это один из крупнейших на территории Одессы районов катакомб протяжённостью порядка 40 км.

Район состоит из десятков, соединённых сбойками в единый массив, небольших локальных каменоломен протяжённостью десятки и сотни метров, в которых добывали блоки строительного камня. Каменоломни начали разрабатываться примерно с 1830-х годов. В 1890-х годах здесь уже существовали большие поля сбитых между собой каменоломен, протяжённостью, каждое по несколько километров. Позднее, в первой половине XX века, все они были соединены между собой, образовав единый огромный лабиринт. Следует добавить, что подземные выработки этого района вскрыли более двадцати естественных карстовых пещер возрастом порядка 3.5 млн. лет. Многие из этих пещер, в прошлом, имели выходы на поверхность.

Катакомбы района К-24, находятся на глубине от 6 до 30 м от поверхности земли. Заложены они в равномерно-сцементированном известняке-ракушечнике понтического возраста, в пласте так называемого пильного известняка. В настоящее время часть выработок подтоплена на разную глубину подземными водами.

Второй район катакомб, где проводились работы, имеет региональный индекс К-22. Он расположен в северной части города, в районе, носящем историческое название Кривая Балка. Протяжённость выработок К-22 составляет 41.1 км, площадь 156 тыс. м²; объём 281 тыс. м³. Район более молодой, чем К-24. Первые его выработки начали отрабатываться в 1892 году. Лабиринт тоже состоит из 8, а возможно из 10 сбитых между собой шахт-каменоломен. Заложены выработки этого района на глубине 8–25 м от поверхности. Лабиринт двух ярусный. Выработки нижнего яруса местами подтоплены водами понтического водоносного горизонта, иногда даже полностью затоплены до кровли. Именно в подземных водоёмах нижнего яруса этих катакомб был обнаружен новый для науки вид амфипод *Synurella odessana* (Sidorov, Kovtun, 2015).

В результате исследования в катакомбах г. Одесса на участках К-22 и К-24 обнаружено шесть видов пауков из четырех семейств (Agelenidae, Linyphiidae, Nesticidae, Pholcidae). Для представителей первых двух семейств очень важно наличие влаги. Необходимо отметить, что распространение пауков в катакомбах неравномерное.

Известно, что для большинства пауков, обитающих в подземных биотопах, характер распределения зависит от присутствия воды (Загороднюк, 2004). Видам, обнаруженным нами в привходовых частях катакомб вероятно более важен температурный фактор, чем наличие влаги. Также они используют в пищу большее количество видов насекомых, которые попадают в катакомбы через вход. Виды, обитающие на большом удалении от входов, постоянно находятся в условиях с постоянной температурой около 13–15°C и влажности около 98%. Пищевой рацион этих видов очень ограничен и скуден. Крупные виды здесь не встречаются.

Необходимо отметить, что в катакомбах К-24 нами было обнаружено четыре вида, а в катакомбе К-22 – три вида пауков. Общим для обоих катакомб является вид *Pholcus phalangoides* (Fuesslin, 1775). Он же являлся самым многочисленным по количеству экземпляров. На втором месте по количеству

экземпляров были пауки *Tegenaria lapicidinarum* Spassky, 1934 и *T. silvestris* L. Koch, 1872. Минимальная численность была отмечена для пауков *Oedothorax fuscus* (Blackwall, 1834), *Porrhomma* sp., *Nesticus eremita* Simon, 1879.

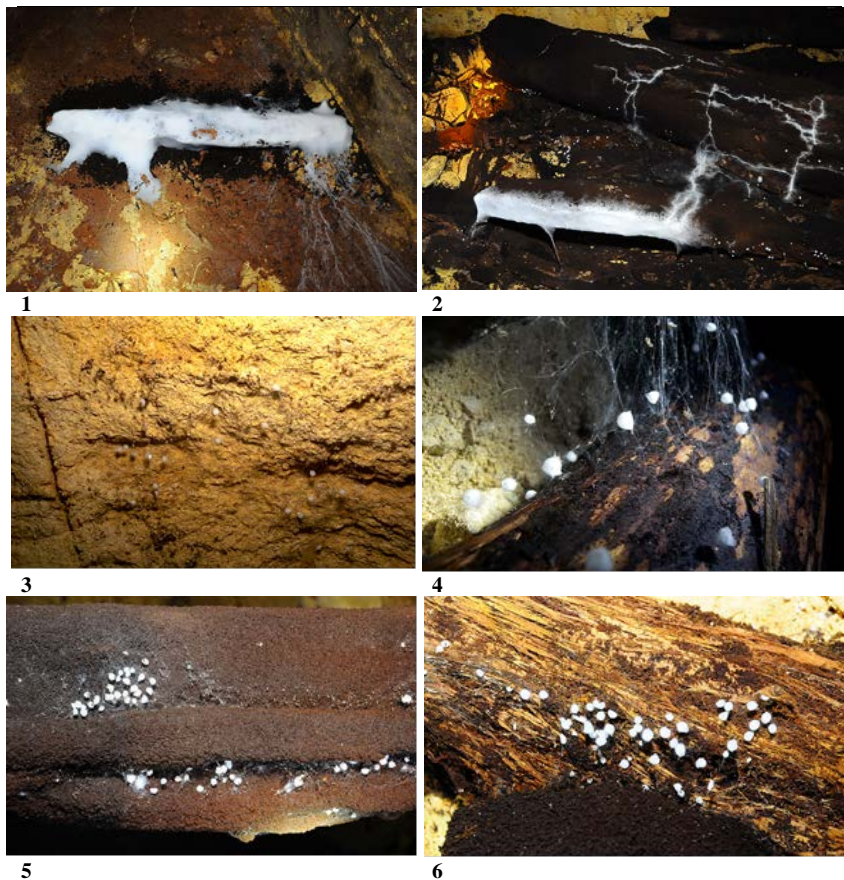


Рис. 1. 1–2 – типичный биотоп обитания пауков (*Porrhomma* sp.) в одесских катакомбах на остатках гнилой древесины; 3 – колония пауков, коконы с яйцами на потолке катакомб; 4–6 – ловчие сети и пищевые коконы с *Nematosega* на гнилой древесине.

Пауки семейства Linyphiidae были отмечены только в катакомбах К-24, а представитель семейства Nesticidae был обнаружен в катакомбах К-22 (табл.).

Таблица. Видовой состав пауков катакомб г. Одесса

Таксон	Катакомбы К-24	Катакомбы К-22	Статус
Pholcidae			
<i>Pholcus phalangoides</i>	+	+	Троглофил
Agelenidae			
<i>Tegenaria lapicidium</i>	+	–	Троглофил
<i>Tegenaria silvestris</i>	–	+	Троглофил
Linyphiidae			
<i>Oedothorax fuscus</i>	+	–	? Троглофил
<i>Porrhomma</i> sp.	+	–	?
Nesticidae			
<i>Nesticus eremita</i>	–	+	Троглофил

Примечание: + – наличие вида, – – отсутствие вида.

На больших расстояниях от входа в катакомбы (более 600 м) нами было отмечено два вида пауков (*Nesticus eremita* и *Porrhomma* sp.), при этом необходимо обратить внимание, что эти виды регистрировались в местах повышенной влажности, как правило, на органических субстратах (остатки гнилой крепежной древесины), покрытых белой грибницей плесневого гриба (рис. 1), которым питаются комарики семейств Cecidomyiidae и Psychodidae (*Psychoda cineria* Banks, 1894).

В большинстве ловчих сетей этих пауков видно множество белых шариков из паутины, внутри которых мы обнаружили остатки комариков. Вероятнее всего, в подавляющем большинстве случаев именно их пауки и используют в пищу. Некоторые белые шарики оказались коконами с яйцами, числом от 37 до 44. Вид *Pholcus phalangoides* обычно откладывает от 20 до 30 яиц, а в условиях катакомб мы обнаружили самок с коконами, в которых было 30–40 яиц. Возможно, это связано с достаточным количеством пищевых ресурсов, что привело к увеличению количества яиц почти в два раза.

Вид *Nesticus eremita* с территории Украины ранее был отмечен лишь из Харьковской области (Polchaninova, Proscopenko, 2013), поэтому последующие исследования одесских катакомб позволяют ожидать находки новых для региона или редких видов пауков.

Авторы благодарны д.б.н., с.н.с. Марине Геннадьевне Кривошеиной (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва) за определение семейств Nematocera.

Список литературы

Загороднюк І. (ред.), 2004. Фауна печер України. Київ: Українське теріологічне товариство. Вип. 6. 248 с.

Турбанов И.С., Палатов Д.М., Головач С.И., 2016. Современное состояние биоспелеологии в России и странах бывшего Советского Союза: обзор пещерной (эндогейной) фауны беспозвоночных. 2. Arachnida – Благодарности // Вестник зоологи. Т. 95. № 11. С. 1283–1304.

Platnick N.I., 2000–2016. The world spider catalog, version 16.5. American Museum of Natural History. [Электронный ресурс]. <http://www.wsc.nmbe.ch/>

Polchaninova N.Yu., Procopenko E.V., 2013. Catalogue of the spiders (Arachnida: Aranei) of Left-Bank Ukraine // *Arthropoda Selecta*. Supplement № 2. Moscow: KMK Scientific Press. 268 p.

Sidorov D.A., Kovtun O.A., 2015. *Synurella odessana* sp. n. (Crustacea, Amphipoda, Crangonyctidae), first report of a subterranean amphipod from the catacombs of Odessa and its zoogeographic importance // *Subterranean Biology*. V. 15. P. 11–27.

O.F. Deli, O.A. Kovtun, K.K. Pronin

Odessa Mechnikov National University, Odessa, Ukraine
e-mail: delijka@ukr.net

Preliminary data on the species composition of spiders (Araneae) from the catacombs in the city of Odessa, Ukraine

Summary. The studies performed allowed us to provisionally identify the species composition of spiders in two local catacomb systems of the city of Odessa. The spiders in the study catacombs were distributed unevenly. Troglaphiles dominate the collections, which at certain stages of their development or seasonal activities prefer catacombs. The species *Nesticus eremita* Simon, 1880 is recorded in the region for the first time.

К вопросу о существовании стигобионтных инфузорий (Ciliophora)

Резюме. Статья содержит оценку специфичности к хозяевам отмеченных в подземных водах 28 видов комменсальных и паразитических цилиат из классов Suctorea, Heterotrichea и Oligohymenophorea, которые были охарактеризованы в литературе как трогло- или стигобионты. Однако только три вида сукторий (*Spelaophrya troglocaridis*, *Tokophrya microcerberi* и *Echinophrya stenaselli*) и четыре вида перитрих (*Lagenophrys monolistræ*, *Scyphidia microlistræ*, *Vaginicola subcilindrica* и *Platycola lageniformis*) могут считаться стигобионтами. Остальные виды должны быть отнесены к эпигейной группе организмов, которые, в силу биологических особенностей, способны адаптироваться к условиям в подземных водах.

Введение. Подземные воды представляют собой комплекс местообитаний, характеризующихся своеобразным набором условий. К таким условиям относятся как правило низкая и относительно постоянная температура воды, низкая концентрация растворенной органики, а также невысокая общая численность живых организмов.

Для обитателей этих местообитаний часто характерно высоко агрегированное пространственное распределение в сочетании со значительной плотностью организмов в пределах отдельных агрегатов.

Подобные сочетания условий часто характеризуются как экстремальные, а обитателей таких местообитаний, соответственно, относят к экстремофилам (MacElroy, 1974).

Организмы, живущие в подземных водах, могут быть классифицированы на две группы.

Одна из них включает эпигейные виды, которые, в силу биологических особенностей, способны адаптироваться к условиям в пещерах и подземных водах (Dovgal, 2016). Как правило, это те же виды, которые встречаются в наземных водоемах или почве в окрестностях пещер и иных подземных местообитаний. Данные организмы в случае пещер часто сосредоточены вблизи входа в пещеру. В таких условиях, при наличии минимальной освещенности, могут встречаться не только гетеротрофные, но и автотрофные организмы, в частности, водоросли (Perez, Hernandes, 1986). При этом основным ресурсом для них видимо является органическое вещество, поступающее в подземные биотопы с эпигейными водами в период паводка в зонах умеренного климата или в период дождей в тропиках.

Другая группа организмов представлена специализированными троглобионтными видами, встречающимися только в подземных местообитаниях (Dovgal, 2016). Такие виды обычно являются компонентами

детритных пищевых цепей, основным источником органики в которых часто (наряду с органическим веществом эпигейных вод) являются экскременты животных или тела погибших животных, например, летучих мышей.

Среди многоклеточных троглобионтов известны трогломорфные виды, которые имеют выраженные адаптации к подземному образу жизни, такие как удлинённые антенны и конечности, на которых расположены химические или тактильные рецепторы, полимеризация этих рецепторов, утрата пигментации тела и глаз, или даже полная редукция органов зрения, и другие.

Однако среди одноклеточных эукариот-протистов, обитающих в пещерных и подземных водах, трудно ожидать наличия трогломорфных видов и такие формы среди них неизвестны.

В литературе (Golemansky, Bonnet, 2004) упоминаются некоторые морфологические адаптации к подземному образу жизни у простейших, в частности, наличие у инфузорий из подземных вод очень удлинённого и уплощённого клеточного тела, хорошее развитие тигмотактильной ресничной зоны и другие. Однако те же особенности характерны для интерстициальных морских инфузорий (Golemansky, Bonnet, 2004). Соответственно, данные особенности не являются приспособлениями именно к обитанию в подземных водах, а представляют собой общие адаптации к сходным экстремальным местообитаниям.

Поэтому по отношению к простейшим-экстремофилам предполагают наличие у них только физиологических адаптаций к экстремальным условиям, в том числе в пещерных и подземных водах. При этом в литературе, к сожалению, отсутствуют экспериментальные данные, подтверждающие наличие таких адаптаций у простейших из подземных вод.

Большинство простейших, найденных в подземных водах – это инфузории (тип Ciliophora). Список ресничных простейших из пещерных водоемов насчитывает около 150 видов (Gitterson, Hoover, 1969; Perez, Hernandez, 1986; Dovgal, Vargovitsh, 2010). Однако подавляющее большинство из этих видов может быть отнесено к эпигейной группе и именно такие виды как правило составляют большую часть списков пещерной фауны (Golemansky, Bonnet, 2004). Последнее обстоятельство послужило основанием для того, чтобы некоторые авторы охарактеризовали сообщество пещерных инфузорий как производное от наземных, эпигейных сообществ (Бурковский, 1984).

Однако существует и иная точка зрения. Так статья, в которой были описаны два вида инфузорий-комменсалов пещерных креветок и изопод (Stammer, 1935), содержит специальный раздел, в котором ее автор обосновал мнение, что инфузорий, являющихся комменсалами троглобионтных (и трогломорфных) хозяев, также следует считать троглобионтами.

По нашему мнению, (Dovgal et al., 2015; Dovgal, 2016) это справедливо, но только в отношении специфичных комменсалов или паразитов троглобионтных хозяев, которые должны считаться компонентами пещерных сообществ и могут быть отнесены к троглобионтному комплексу видов. Однако в отношении инфузорий, для которых наличие воды является

необходимым условием существования, лучше использовать термин «стигиобионты».

Установление статуса таких видов требует анализа отношений «симбионт-хозяин» в каждом отдельном случае. В связи с этим, настоящее сообщение содержит предварительную оценку специфичности к хозяевам отмеченных в подземных водах комменсальных и паразитических цилиат из классов Suctorea Claparede et Lachmann, 1859, Heterotrichea Stein, 1859 и Oligohymenophorea de Puytorac et al., 1974. Из последнего класса в подземных водах отмечались представители отряда Ophryoglenida Canella, 1964 и подклассов Apostomatia Chatton et Lwoff, 1928, Peritrichia Stein, 1859 и Astomatia Schewiakoff, 1896.

За основу в данной статье принята система типа Ciliophora Д. Линна (Lynn, 2008) за исключением класса Suctorea, для которого применялась система И.В. Довгалья (Довгаль, 2013; Dovgal, 2002).

Результаты и обсуждение. Значительное число видов, отмеченных на троглобионтных хозяевах относится к классу Suctorea. Щупальцевые инфузории – в основном прикрепленные формы. Их взрослые стадии (трофонты) у большинства видов представляют собой либо стебельчатые зооиды, либо распаласанные по субстрату, иногда разветвленные клетки, лишенные ресничек. У их расселительных стадий (бродяжек, томитов) имеется только локомоторная цилиатура, либо инфрацилиатура (базальные тельца ресничек). Характерный для большинства цилиат ротовой аппарат отсутствует – функция питания выполняется щупальцами с осевым скелетом (аксонемой) из микротрубочек (Довгаль, 2013; Dovgal, 2002).

Среди представителей класса Suctorea довольно много видов, которые специфичны к определенным группам хозяев, часто к отдельным родам или даже видам (Довгаль, 2013). Среди таких видов сукторий несколько были отмечены на троглобионтах и, соответственно, они указывались как троглобионтные в литературе (Dovgal, Vargovitsh, 2010).

Вероятно, первый вид сукторий, который можно было бы отнести к стигиобионтам, это *Acineta puteana* Moniez, 1888 обнаруженная на *Niphargus puteanus* (Koch, 1836) из подземных вод в окрестностях г. Валансьен, Франция (Moniez, 1888). Судя по диагнозу, это действительно представитель рода *Acineta* Ehrenberg, 1834, но, к сожалению, видовой диагноз недостаточно информативен и название *A. puteana* следует признать *nomen dubium*.

Г. Стаммер (Stammer, 1935) описал сукторию *Spelaeophrya troglocaridis* Stammer, 1935 с антенн и ног стигиобионтных креветок *Troglocaris schmidti* Dormitzer, 1853, собранных в пещере в окрестностях Любляны (Словения). Этот же вид был впоследствии найден на креветках из пещеры Малогражска в Словении (Matjašič, 1956).

Дж. Матяшич (Matjašič, 1956) впервые установил, что *S. troglocaridis* размножается путем формирования своеобразных червеобразных безресничных бродяжек. Однако, данный тип почкования (вермигеммия) характерен для сукторий из разных местообитаний, не только пещерных (Довгаль, 2013; Dovgal, 2002).

Впоследствии *S. troglocaridis* была найдена в пещере Нижняя Шакуранская, Западный Кавказ, Абхазия (Dovgal, Vargovitch, 2010) на криветках *Troglocaris* sp. Поскольку *S. troglocaridis* не была обнаружена в других условиях, кроме пещерных и только на стигобионтных хозяевах, данный вид цилиат может быть отнесен к стигобионтам.

Другая суктория, *Tokophrya stammeri* (Strouhal, 1939) была описана (Strouhal, 1939) с троглобионтных амфипод *Niphargus strouhali* Schellenberg, 1933 из подземного источника вблизи Вармбад-Филлах, Австрия и данный вид упоминался в литературе как троглобионтный (Довгаль, 1993). Однако, этот же вид был найден нами на эпигейных амфиподах *Gammarus balcanicus* Schäferna, 1922, причем не только из подземного источника в Восточных Карпатах, но и в наземных ручьях в Крымских горах (Довгаль, 2013; Dovgal, Vargovitch, 2010; Dovgal, 2016).

Следовательно, наши находки свидетельствуют о том, что *T. stammeri* следует отнести к эпигейной группе видов (Dovgal, 2016).

С троглобионтных ракообразных из надотряда Syncarida Packard, 1885, рода *Bathynella* Vojtovsky, 1882 из подземных вод вблизи р. Сомеш (Румыния) (Chappuis, 1947) была описана суктория *Brachyosoma bathynellae* (Chappuis, 1947). Автор упомянул нахождение этого же вида на *Thermobathynella* sp. в Северной Родезии (сейчас Замбия). Представители рода *Thermobathynella* Capart, 1951 обитают в наземных горячих источниках (Schminke, 1987). Следовательно, данный вид сукторий должен быть отнесен к эпигейной группе.

Также в числе троглобионтов упоминается суктория *Tokophrya phreaticum* Uéno, 1962 с батинеллиды *Bathynella inlandica* Uéno, 1954 из Японии (Uéno, 1962). Однако среди батинеллид также есть интерстициальные виды, а в статье М. Уэдо не указано, что вид обнаружен в подземном местообитании.

Вид сукторий *Tokophrya microcerberi* Delamare Debouteville et Chappuis, 1956 был описан со стигобионтной (Lang, 1960) изоподы *Microcerberus remyi* Chappuis, 1953 (Bovee et al., 1995), найденной в подземных водах в Атласских горах, Северная Африка (Delamare Debouteville, Chappuis, 1956).

На плеоподах пещерной изоподы *Stenasellus virei* Dollfus, 1897 среди материалов, собранных в трех пещерах во Франции (Matjašič, 1963) был обнаружен и описан еще один вид сукторий, *Echinophrya stenaselli* (Matjašič, 1963). Типовой хозяин этого вида является троглобионтом (Escolà, 1978), соответственно, данная цилиата должна быть отнесена к стигобионтам.

Кроме того, как комменсалы троглобионтных беспозвоночных упоминаются суктории *Tokophrya cyclopyum* (Claparede et Lachmann, 1859) с *Cylops* sp. (Moniez, 1888) и *Morararia varica* (Graeter, 1911) (Vandel, 1975) и *Dendrocometes paradoxus* Stein, 1852 с *Niphargus* sp. (Lachmann, 1859), *Synurella* sp. (Бошко, 2010), а также (вид указан как *Dendrocometes* sp.) с *Paramoera myslenkovi* Sidorov, 2010 (Sidorov, 2010) и *Synurella odessana* Sidorov et Kovtun, 2015 (Sidorov, Kovtun, 2015). Однако эти виды сукторий неоднократно отмечались на эпигейных ракообразных и не могут быть отнесены к стигобионтам. То же относится к *Tokophrya* sp. отмеченной

(Vandel, 1965) на *Parabathynella caparti* (Fryer, 1957), так как данный вид синкарид обитает в прибрежье озер и рек Замбии (Wells, 1964).

Для представителей отряда Ophryoglenida характерно наличие сложного жизненного цикла с чередованием различных стадий и наличие среди его представителей паразитов беспозвоночных животных или гистофагов, поедающих ткани погибших или ослабленных хозяев (Янковский, 2007; Lynn, 2008).

Среди паразитических видов только неопределенные до вида представители рода *Ophryoglena* Ehrenberg, 1831 были отмечены в абдомене личинок ручейников *Micropterna nycterobia* McLachlan 1875 (Corallini, Marchetti, 2016). Однако представители рода *Ophryoglena* живут в самых разнообразных условиях, было отмечено их паразитирование и в пресноводных и в морских хозяевах. Без определения вида цилиаты невозможно определить степень ее специфичности к хозяину и, соответственно, отнести к стигобионтной группе видов.

Инфузории подкласса Apostomatia представляют собой группу специализированных симбионтов беспозвоночных животных, в основном, морских ракообразных, реже кишечнорастворных и моллюсков. Подкласс включает около 40 видов (Lynn, 2008). В большинстве случаев апостомат обнаруживают на хозяевах на стадии форонта (цисты), на которой они не определены до вида, а иногда и до рода.

Впервые в подземных водоемах апостомат (форонтов) рода *Gymnodinioides* Minkiewicz, 1912 наблюдали (Schödel, 1998) на стигобионтных амфиподах *Niphargus aquilex* Schioedte, 1855 из природного парка Франконский Альб (Германия).

Несколько форонтов, по всей вероятности, рода *Gymnodinioides* были позднее обнаружены на креветках рода *Troglocaris* Dormitzer, 1853 в пещере Нижняя Шакурнская в Абхазии (Dovgal, Vargovitch, 2010). Но, поскольку в обоих упомянутых случаях не наблюдались стадии трофонта или бродяжки, определить вид апостомат не представлялось возможным. Соответственно, пока нельзя отнести этих цилиат к группе стигобионтов.

Видимо на стадии трофонта был найден другой вид апостомат, *Collinia branchiarum* (Stein, 1852) (указан как *Anoploprya branchiarum*), который был найден в гемоцеле *Niphargus* sp. из пещеры на севере Франции (Moniez, 1888). Однако данный вид был обнаружен также в эпигейных амфиподах (Янковский, 2007), поэтому он должен считаться эпигейным. Следует отметить, что ранее вид относили к подклассу Astomatia.

Кругоресничные инфузории (подкласс Peritrichia) – большая по числу видов группа цилиат, с разнообразной экологией. Среди перитрих большое число симбионтных видов (Lynn, 2008), чаще всего комменсальных, реже – паразитических. Имеются среди перитрих и виды, специфичные к роду или виду хозяев, что делает перспективным поиск среди них возможных стигобионтов.

Несколько видов перитрих были найдены на троглобионтных животных. Так на остракоде из рода *Candona* Baird, 1845 отмечена инфузория, которая была провизорно определена (Moniez, 1888) как *Trichodina* sp. Четыре

вида: *Vorticella microstoma* Ehrenberg, 1830, *V. campanula* Ehrenberg, 1831, *V. monilata* Tatem, 1870 и *Epistylis digitalis* (Linnaeus, 1758) были найдены на гарпактикоидах рода *Canthocamptus* Westwood, 1836 (Vandel, 1965), а *Vorticella* sp. на *Niphargus* sp. (Moniez, 1888). Но эти цилиаты либо не определены до вида, либо это представители широко распространенных эпигейных видов.

В этом отношении более интересны виды рода *Ballodora* Dogiel et Fursenko, 1926, обитающие на жабрах мокриц, среди которых много троглобионтов. В том числе, такой вид, как *Ballodora marceli* Remy, 1928 был найден на троглобионтных изоподах *Titanethes albus* (Koch, 1841) (Matthes, 1955). Однако данный вид был описан с эпигейной изоподы *Trichoniscus provisorius* Racovitza, 1908 (Remy, 1928) и должен быть отнесен к эпигейной группе.

Однако представитель другого рода перитрих – *Lagenophrys monolistrae* Stammer, 1935, был описан Г. Стаммером (Stammer, 1935) на стигобионтных (Prevorčnik et al., 2010) изоподах *Monolistra berica* (Fabiani, 1901), *M. caeca* Gerstaeker, 1856 и *M. racovitzae* Strouhal, 1928, собранных в Баварских горах.

На другом представителе того же рода изопод, *Monolistra spinosissima* (Racovitza, 1929) Й. Хаджи (Hadzi, 1940) нашел еще три вида перитрих, описанных автором как новые: *Scyphidia microlistrae* Hadzi, 1940, *Vaginicola subcilindrica* Hadzi, 1940 и *Platycola lageniformis* Hadzi, 1940 (Hadzi, 1940).

Последние четыре вида кругоресничных инфузорий, видимо, можно считать стигобионтами. Однако следует отметить, что их повторные находки неизвестны.

Единственный представитель класса Heterotrichea из рода *Folliculina* Lamarck, 1816 (подавляющее большинство видов которого – морские) был найден в трубках стигобионтных сидячих полихет *Marifugia cavatica* Absolon et Hrabe, 1930 из пещер в Словении и Боснии и Герцеговине (Vandel, 1965). К сожалению, вид фолликулин не был определен, поэтому пока нет оснований для отнесения его к стигобионтам.

Безротовые инфузории (подкласс Astomatia) – небольшая по числу видов и относительно плохо изученная группа паразитических инфузорий. Характерная черта астомат – отсутствие ротового аппарата. При этом имеется хорошо развитый прикрепительный аппарат, что является адаптацией к обитанию в пищеварительной системе хозяев – олигохет, пиявок, полихет, турбеллярий, моллюсков и хвостатых амфибий (Lynn, 2008).

Несколько представителей Astomatia из рода *Anoplophrya* Friend, 1918 были найдены в кишечнике олигохет *Stylodrilus parvus* (Hrabe et Cernosvitov, 1927) и *Vythonomus lemani* Grube, 1880 в пещере Корвесья в департаменте Эн, Франция (Juguet, 1959).

Однако эти цилиаты были определены только до рода. В результате последующих таксономических ревизий многие виды из *Anoplophrya* были перемещены в другие роды, в том числе входящие в состав подкласса Apostomatia (Янковский, 2007). Поэтому установить, какие виды наблюдал Г. Джугет, невозможно.

Таким образом, только три вида сукторий (*Spelaeophrya troglacaridis*, *Tokophrya microcerberi* и *Echinophrya stenasselli*) и четыре вида перитрих (*Lagenophrys monolistræ*, *Scyphidia microlistræ*, *Vaginicola subcylindrica* и *Platycola lageniformis*) могут считаться стигобионтами. Остальные комменсальные и паразитические виды, найденные в подземных водах должны быть отнесены к эпигейным или их статус пока неизвестен.

Благодарности. Автор глубоко признателен к.б.н. Роберту Стефановичу Варговичу (Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев) за предоставленный материал из пещеры Нижняя Шакуранская, а также за помощь в поиске литературы и консультации по вопросам биоспелеологии.

Список литературы

Бошко Е.Г., 2010. Эколого-фаунистическое изучение комменсалов бокоплавов водоемов Украины // В кн.: Экология водных беспозвоночных. Сборник материалов Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Ярославль: Принтхаус. С. 54–58.

Бурковский И.В., 1984. Экология свободноживущих инфузорий. Москва: Изд-во МГУ. 208 с.

Довгаль И.В., 1993. *Tokophrya niphargi* (Ciliophora, Suctoria) – второе обнаружение троглобионтной суктории и переписание вида // Вестник зоологии. Т. 27. № 3. С. 74–76.

Довгаль И.В., 2013. Фауна Украины: в 40 т. Т. 36: Инфузории – Ciliophora. Вып. 1: Класс Суктории – Suctorea. Киев: Наукова думка. 267 с.

Янковский А.В., 2007. Тип Ciliophora Doflein, 1901 – Инфузории. Систематический обзор // В кн.: Протисты: Руководство по зоологии. Санкт-Петербург: Наука. С. 415–993.

Boeve de F., Yacoubi-Knebiza M., Coineau N., Boutin C., 1995. Influence du substrat sur la repartition des Crustacés stygobies interstitiels du Haut-Allas occidental // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. V. 80. № 3. P. 453–468.

Chappuis P.A., 1947. *Tokophrya bathynellae*, une nouvelle Acinéte troglobie // Académie Roumaine, Bulletin de la Section Scientifique. V. 29. № 10. P. 659–664.

Corallini C., Marchetti O., 2016. Parasitic infestation in a female of *Micropterna nycterobia* McLachlan 1875 (Trichoptera, Limnephilidae) found in Monte Cucco cave (central Italy) // Zoosymposia. № 10. P. 165–171.

Delamare Deboutville C., Chappuis P.A., 1956. Présence d'un acinéte sur un *Microcerberinae* des eaux souterraines du Sahara occidental // Notes Biospéologiques. V. 11. P. 120–126.

Dovgal I.V., 2002. Evolution, phylogeny and classification of Suctorea (Ciliophora) // Protistology. V. 2. № 4. P. 194–270.

Dovgal I.V., Vargovitch R.S., 2010. Troglóbiont suctorian and apóstome ciliates (Ciliophora): an overview // Natura Montenegrina. V. 9. № 3. P. 265–274.

Dovgal I.V., Sergeeva N.G., Golovchenko O.V., 2015. Finds of the sessile ciliates in extreme environments // In: VI International symposium of ecologists of Montenegro. The book of abstracts and programme. Podgorica: Centre for Biodiversity of Montenegro. P. 57.

Dovgal I.V., 2016. Are specialized troglobiont ciliates exists? // Protistology. V. 10. № 2. Abstracts of International Scientific Forum "PROTIST-2016". P. 15.

Escollà O., 1978. Noves licalitzacions de *Stenasellus virei* a la península Ibèrica, especialment de Catalunya // Butll. Inst. Cat. Hist. Nat. (Sec. Zool.). V. 42. P. 119–122.

Gitterson S.M., Hoover R.L., 1969. Cavernicolous Protozoa – review of the literature and new studies in Mammoth Cave, Kentucky // Annales de Spéléologie. V. 24. № 4. P. 737–776.

Golemansky V., Bonnet L., 1994. Protozoa. // In: Encyclopaedia Biospeologica. Tome 1. Moulis; Bucarest: Société de Biospéologie. P. 23–33.

Hadzi J., 1940. Favnulla epizoicnih infuzorijev na jamski mokrici // Razprave Matematično-Prirodoslovnega Razreda Akademije Znanosti in Umetnosti v Ljubljani. V. 1. P. 121–148.

Juget J., 1959. Recherches sur la faune aquatique de deux grottes du Jura meridional français: la grotte de la Balme (Isère) et la grotte de Corveissiat (Ain) // Annales de Spéléologie. V. 14. № 3–4. P. 391–401.

Lachmann J., 1859. Neue Infusorien // Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der Preussischen Rheinlande und Westfalens. Bd. 16. S. 91–94.

Lang K., 1960. Contributions to the knowledge of the genus *Microcerberus* Karaman (Crustacea Isopoda) with a description of a new species from the central Californian coast // Arkiv für Zoologie. Bd. 13. № 22. P. 493–510.

Lynn D., 2008. The ciliated protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. Springer. 605 p.

Matjašič J., 1956. Opazovanja na jamskem suktoriju *Spaeleophrya troglocaridis* Stammer // Bioloski Vestnik. V. 5. P. 71–73.

Matjašič J., 1963. Une nouvelle *Choanophrya* (Ciliata, Suctorina) sur *Stenasellus virei* // Annales de Spéléologie. V. 38. № 3. P. 267–270.

Matthes D., 1955. Die Herkunft Isopodobionter Ciliaten im Lichte zweier neuer Funde // Arch. Protistenk. Bd. 100. S. 331–338.

MacElroy R.D., 1974. Some comments of the evolution of extremophiles // Biosystems. V. 6. P. 74–75.

Moniez R., 1888. Faune des eaux souterraines du département du Nord et en particulier de la ville de Lille // Revue Biologique du Nord de la France. № 3. P. 81–94.

Perez D.A.P., Hernandez P.E., 1986. Protozoos dulceacuicolas en cavernas del occidente de Cuba. 1. Composition taxonomica // Poeyana. № 304. P. 1–14.

Prevorčnik S., Verovnik R., Zagmajster M., Sket B., 2010. Biogeography and phylogenetic relations within the Dinaric subgenus *Monolistra* (*Microlistra*) (Crustacea: Isopoda: Spaeomatidae), with a description of two new species // Zoological Journal of Linnean Society. V. 159. P. 1–21.

Remy P., 1928. *Ballodora marceli* n sp, Vorticellide commensal du Crustace isopode terrestre *Trichoniscus Spiloniscus provisorius* Racovitza // Annales de Parasitologie. Paris. V. 6. P. 419–430.

Schminke K., 1987. Le genre *Thermobatynella* Capart, 1951 (Bathynellacea, Malacostraca) et ses relations phylétiques // Rev. Hydrobiol. Trop. V. 20. № 2. P. 107–111.

Schödel H., 1998. Zwei interessante Epizoen auf der Brunnenflohkrebs // Mikrokosmos. Bd. 87. № 4. S. 221–226.

Sidorov D.A., 2010. A new subgenus of eurisid amphipod (Crustacea: Amphipoda: Eurisidae) from subterranean waters and springs of the Eastern Sikhote-Alin Mountain Ridge, with comments on the morphology of sternal humps, genital papillae and pleopods // Zootaxa. № 2518. P. 1–31.

Sidorov D.A., Kovtun O.A., 2015. *Synurella odessana* sp. n. (Crustacea, Amphipoda, Crangonictidae), first report of a subterranean amphipod from the catacombs of Odessa and its zoogeographic importance // Subterranean Biology. V. 15. P. 11–27.

Stammer H.J., 1935. Zwei neue troglobionte Protozoen: *Spelaeophrya troglocaridis* n. g., n. sp. von der Antennen der Hohlengarnele *Troglocaris schmidti* Dorm. und *Lagenophrys monolistræ* n. sp. von der Kiemen (Pleopoden) der Hohlenasselgattung *Monolistra* // Arch. Protistenk. Bd. 84. S. 518–527.

Strouhal H., 1939. Die in der Höhlen von Warmbad Villach, Karnten, festgestellten Tiere // Folia Zoologica et Hydrobiologica, Riga. Bd. 9. № 2. S. 247–290.

Uéno M., 1962. A new suctorian parasitic to Japanese Bathynellid // Hydrobiologia. V. 20. № 2. P. 185–187.

Vandel A., 1965. Biospeleology. The biology of cavernicolous animals. Oxford, etc.: Pergamon Press. 547 p.

Wells J.B.J., 1964. Further records of *Parabathynella caparty* Frier (Crustacea, Syncarida) // Annals and Magazine of Natural History: Series 13. V. 7. № 81. P. 543–545.

I.V. Dovgal

*Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol
e-mail: dovgal-1954@mail.ru*

To the question of the existence of stygobiont ciliates (Ciliophora)

Summary. The host specificity is estimated of 28 commensal or parasitic ciliate species referred to as troglo- or stygobites from the classes Suctorea, Heterotricha and Oligohymenophorea. However, only three suctorians (*Spelaeophrya troglocaridis*, *Tokophrya microcerberi* and *Echinophrya stenasselli*) and four peritrichs (*Lagenophrys monolistræ*, *Scyphidia microlistræ*, *Vaginicola subcilindrica* and *Platycola lageniformis*) may be considered as stygobionts. The other species are to be recognized as epigean, which by virtue of their biological peculiarities are capable of getting adapted to subterranean conditions.

К фауне Новоафонской пещеры (Абхазия)

Резюме. В сообщении приводятся предварительные данные о собранных беспозвоночных в ходе посещения пещеры Новоафонская.

Пещера Новоафонская (= Анакопийская, Иверская, Ахали Атони), расположенная близ г. Новый Афон Гудаутского района Абхазии, широко известна. Только в 1976 году ее посетило свыше 800 тыс. человек (Тинтилозов, 1983); сейчас она также остается одной из наиболее посещаемых экскурсионных пещер бывшего СССР. В 1969 году было завершено строительство транспортного тоннеля, соединившего подземные залы с поверхностью, прокладка и оборудование экскурсионного маршрута с установкой стационарного освещения, позже – водоотводящего тоннеля, существенно повлиявшего на гидрологический режим пещерной системы. Исключительные размеры полости, её особенности и специфичная кавказская спелеофауна неоднократно привлекали исследователей, в том числе и в самое последнее время. В ряде работ приводятся сведения о ракообразных (Бизин и др., 2015; Кильмаматова и др., 2015; Марин, Турбанов, 2015; Турбанов, Марин, 2015; Марьинский, 2015; и др.), олигохетах (Кильмаматова и др., 2015), брюхоногих моллюсках (Палатов, Винарский, 2015), двукрылых (Палатов, Соколова, 2015), других группах животных (Книсс, 2001; Barjadze et al., 2015). По приблизительным оценкам, для пещеры указано не менее 26 видов беспозвоночных.

С 18 по 21 мая 2016 года были осуществлены сборы беспозвоночных животных в полости. Период исследования пришелся на паводок, температура воздуха в пещере составляла от 11.5 до 14.0 °С, воды в озерах – от 11.0 до 11.6 °С; относительная влажность воздуха 97–99%. Применялась установка грунтовых ловушек, отбор проб грунта для сбора мезофауны в эклекторах, ручной сбор беспозвоночных животных, отлов гидробионтов с помощью сети.

В указанные сроки было установлено 23 ловчих стакана (фиксатор – этиленгликоль) на всем протяжении пещеры; 12 из них были уничтожены начавшимся паводком. Ловушки устанавливались в различных условиях – разном грунте, удалении от тропы и водоемов, относительной высоте. Всего отработаны 31 ловушко-сутки. Сборы, полученные этим методом, отсутствуют. Основная масса материала получена в ходе ручного сбора.

В ходе проведенных сборов обнаружены следующие животные:

Олигохеты. Отмечены черви сем. Lumbricidae, обитающие в постоянно увлажняемой капельной влагой глине, и представители сем. Enchytraeidae – в обогащенном органикой грунте.

Брюхоногие моллюски. В зале Анакопия (первоначальное название – «Абхазия») обнаружены пустые раковины представителей семейств Enidae

(*Chondrula* sp.), Clausiliidae (*Scrobifera taurica* (Pfeiffer, 1848) и др.), Zonitidae (*Oxychilus* sp.) и Helicidae. Вероятно, занесены паводковыми водами.

Веслоногие ракообразные. Представители п/сем. Cycloporinae – единственные ракообразные, собранные в озерах зала Анакопия в период паводка.

Равноногие ракообразные. Наземные формы. Отмечены три вида рода *Ligidium* (Ligidiidae) – *L. hypnorum* (Cuvier, 1792) и два не определенных до вида, а также представители рода *Trichoniscus* (Trichoniscidae).

Двупарноногие многоножки. Сем. Polydesmidae представлено одним видом *Brachydesmus kalischewskyi* Lignau, 1915; Julidae – тремя не идентифицированными видами (возможно принадлежат родам *Leucogeorgia* и *Archileucogeorgia* – необходимо уточнение).

Пауки. Сем. Nesticidae представлено *Carpathonesticus zaitzevi* (Charitonov, 1939) и *C. ljovuschkini* (Pichka, 1965) (одна самка). Также собран *Mimetes laevigatus* (Keyserling, 1863) из сем. Mimetidae.

Прямokрылые насекомые. Кузнечиковые – *Dolichopoda euxina* Semenov, 1901 (сем. Rhabdophoridae), сверчковые – *Gryllomorpha dalmatina dalmatina* (Ocskay, 1832) (сем. Gryllidae).

Жуки. Встречи *Jeannelius gloriosus* Ljovushkin, 1965 (сем. Carabidae), описанного из этой пещеры, приурочены к скоплениям олигохет в постоянно увлажняемом и периодически затапливаемом глинистом грунте. В ходе наблюдений жуки были активны перед самым паводком и обнаруживались на прежнем месте через несколько часов после ухода воды. Также собран один экземпляр рода *Stelidota* (сем. Nitidulidae) в зале Анакопия.

Двукрылые насекомые. Представлены достаточно бедно. В привходовой части водоотводящего тоннеля отмечены многочисленные особи *Limonia nubeculosa* Meigen, 1804 (Limoniidae) – встречи вида зафиксированы во многих пещерах Кавказа (Barjadze et al., 2015) и личинки сциароидных двукрылых. Непосредственно в пещере отмечены имаго сем. Sciaridae.

Амфибии. В зале Анакопия обнаружен экземпляр малоазиатской лягушки – *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885 (Ranidae).

Также были собраны коллемболы, мезостигматические и орибатидные клещи, обработка материала по которым не завершена.

Распределение животных неравномерно. Отсутствие сборов ловчими стаканами вероятно связано с кратким сроком экспозиции и низкими плотностями популяций животных. Тем не менее, основываясь на материале, полученном при ручном сборе, можно выделить несколько биотопов, характеризующихся выраженным присутствием тех или иных видов. Помимо упомянутой приуроченности *Jeannelius* к скоплениям люмбрицид, очевидно отличие зон вдоль экскурсионного маршрута. Наличие органических остатков, в том числе прорастающих плодов лещины (оставленных экскурсантами), ламповая флора привлекают кузнечиков *Dolichopoda*, связанную с плесневыми грибами мезофауны, и, как следствие, пауков. Отдельный зооценоз связан с локально развивающимися на стенах водоотводящего тоннеля гифами грибов – здесь на относительно небольшой площади были сконцентрированы

коллемболы, паукообразные, личинки длинноусых двукрылых, мокрицы и многоножки.

В целом выявленная фауна имеет черты, типичные для кавказских пещер. Интересна находка самки *Carpathonesticus Ijovuschkini*, описанного из пещеры в Краснодарском крае (Пичка, 1965). Изучение мезофауны, клещей и коллембол, должно в дальнейшем расширить наши знания о фауне как Новоафонской пещеры, так и пещер всего Кавказа.

Благодарю за содействие в проведении исследований директора Института экологии АН Абхазии Р.С. Дбара, главного инженера комплекса Новоафонской пещеры Б.А. Пандария, С.И. Головача за ценные консультации, коллег О.Я. Червяцову и Л.Ю. Кузьмину.

Список литературы

Бизин М.С., Чертопруд Е.С., Палатов Д.М., Марьинский В.В., Борисов Р.Р., Дбар Р.С., 2015. Закономерности распределения и сравнительный анализ фаун водных беспозвоночных пещер Центральной Абхазии (Гудаутский, Гулрыпшский и Очамчёрский районы). // Материалы всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). С. 9–12.

Кильмамадова Э.И., Мингазова Н.М., Иванова В.М., Дбар Р.С., Мингазова Д.Ю., 2015. Водные объекты пещер республики Абхазии и оценка их состояния по данным экспедиций Казанского федерального университета // Материалы всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). С. 24–27.

Книсс В.А., 2001. Фауна пещер России и сопредельных стран. Уфа: Изд-во Башкирского университета. 238 с.

Марин И.Н., Турбанов И.С., 2015. Пещерные креветки рода *Troglocaris* Dormitzer, 1853 (Crustacea: Decapoda: Atyidae): разнообразие, экология, происхождение // Материалы всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). С. 36–41.

Марьинский В.В., Чертопруд Е.С., Палатов Д.М., Бизин М.С., Борисов Р.Р., Дбар Р.С., 2015. Структура фауны водных беспозвоночных как индикатор антропогенной нагрузки на пещерные сообщества Центральной Абхазии // Материалы всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). С. 42–45.

Палатов Д.М., Винарский М.В., 2015. Экология и распространение гастропод подсемейства *Belgrandiellinae* (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae sensu lato) на территории Западного Закавказья // Материалы всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). С. 49–54.

Палатов Д.М., Соколова А.М., 2015. Амфибиотические насекомые в водотоках пещер Западного Закавказья // Материалы всероссийской

молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). 55–59.

Пичка В.Е., 1965. О фауне пауков пещер Западного Закавказья // Зоологический журнал. Т. 44. Вып. 8. С. 1190–1196.

Тинтилозов З.К., 1983. Новофонская пещерная система. Тбилиси: Мецниереба. 152 с.

Турбанов И.С., Марин И.Н., 2015. Новое для фауны России семейство стигмобийонтных амфипод Туфлогаммариде (Crustacea: Amphipoda) в подземных водах Краснодарского края // Материалы всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). С. 87–89.

Barjadze S., Murvanidze M., Arabuli T., Mumladze L., Pkhakadze V., Djanashvili R. & Salakaia M., 2015. Annotated list of invertebrates of the Georgian karst caves. Tbilisi: Georgian Academic Book. 120 p.

S.A. Kapralov

Russian Entomological Society, Nizhny Novgorod

e-mail: gdgps@mail.ru

To the fauna of the Novoafonskaya Cave, Abkhazia

Summary. The paper provides preliminary data on the invertebrates hitherto collected in the Novoafonskaya Cave.

Зообентос пещерных водных объектов Абхазии и оценка качества вод

Резюме. В ходе исследований 2008-2015 годов для пещерных водных объектов было выявлено 23 вида организмов зообентоса, принадлежащих 6 классам: брюхоногие и двустворчатые моллюски, ресничные и поясковые черви, ракообразные и насекомые. Больше видов отмечено в классах насекомых, ракообразных и поясковых червей. Среди насекомых встречаются представители поденок, ручейников, жуков и стрекоз. Особую ценность в исследованиях представляют собой виды-эндемики, выявленные в исследованиях в пещерах Абхазии: пещерная креветка *Troglocaris anophthalmus* (Kollar, 1848) – креветка с прозрачным телом, полностью лишенная зрения и пещерный бокоплав белого цвета – *Niphargus alasonius* (Derzhavin, 1945). Интерес представляют также бокоплав *Paramoera udehe* (Derzhavin, 1930) и пещерная планария *Dugesia* sp. Количественные показатели численности и биомассы очень низки, что связано с единичностью встреч организмов зообентоса в виду особенности условий пещер. По биотическим индексам качество пещерных вод определяется от «чистых» вод до «грязных». Оценка состояния по биотическим индексам показывает на разобщенность и бедность сообществ. Поэтому разработанные на основе биотических индексов способы оценки качества вод в данных условиях мало применимы.

Пещерные экосистемы представляют собой природные объекты со специфическими условиями жизни, поэтому фауна, как правило, бедна, возможно обитание эндемичных видов. В этом плане интересны пещеры Абхазии, преимущественно карстового происхождения.

Большая часть составляющих фауну пещерных групп имеет крайне низкий потенциал к расселению и представляет собой замечательный объект для исследований с точки зрения биогеографии. В пещерных ассоциациях ракообразные лидируют по численности и разнообразию, составляя основу пищевой пирамиды данных сообществ. Сравнительно немногочисленные данные из карстовых районов Кавказа свидетельствуют о крайнем богатстве фауны троглобионтных ракообразных, известно около 50 видов-эндемиков на территории Кавказа (Марин, Турбанов, 2015).

Целью проведенных исследований было изучение организмов зообентоса в водных объектах пещер Абхазии и оценка качества вод по биотическим индексам.

Работа по изучению водных объектов пещер Абхазии и их экологического состояния проводилась на базе Лаборатории оптимизации водных экосистем (ЛОВЭ) и Кафедры Природообустройства и

водопользования Казанского (Приволжского) федерального университета в период с 2008 по 2015 года.

Исследования водных объектов Абхазии и их биологического разнообразия, в том числе пещерных водоемов, проводятся силами данных коллективов все последние годы, отражены в ряде публикаций (Мингазова и др., 2014; Кильмаматова и др., 2015).

Изучения организмов зообентоса проводились в 8 пещерах: Абрскила, Голова Отапа, Нижняя Шакуранская, Средняя Шакуранская, Лидзавская, Цебельдинская, Адзаба (работы на ручьях на выходе из пещер) и Новоафонская (работы на озерах в глубине пещеры).

Отборы проб зообентоса осуществлялись в водных объектах пещер с 2–3 станций, в мелководной части. Отборы проб проводились общепринятыми методами, скребком с площадью захвата 20 на 20 см, пробы консервировались 40% формалином. Далее в лабораторных условиях производилась предварительная подготовка проб зообентоса (промывка от формалина, разборка, подсчет видов). Для определения количественных характеристик проводился подсчет организмов каждого вида в пробе, организмы каждого вида взвешивались, рассчитывались показатели численности и биомассы для каждого вида. По организмам зообентоса рассчитывались биотические индексы, принятые при оценке качества вод (индексы Симпсона, Шеннона, Вудивисса, Гуднайта-Уитлея, сапробности по Пантле и Букк).

В водных объектах исследованных пещер в весенне-летний период с 2008 по 2015 года было обнаружено 23 вида из числа организмов зообентоса, принадлежащих к следующим классам: брюхоногие и двустворчатые моллюски, ресничные (*Turbellaria*) и поясковые черви, высшие ракообразные и насекомые. Наиболее богаты в видовом отношении классы насекомых, ракообразных и поясковых червей.

Систематический список зообентоса исследуемых водных объектов пещер Абхазии за 2008–2015 года

Тип Моллюски – *Mollusca*

Класс Двустворчатые – *Bivalvia*

Отряд *Astartida*

Сем. *Pisidiidae*

Род *Euglesa*

1. *Euglesa obtusalis* (C. Pfeiffer, 1821)

Класс Брюхоногие – *Gastropoda*

Надсем. *Helicoidea*

Сем. *Hygromiidae*

Род *Monacha*

2. *Monacha claussi* (Hausdorf, 2000) – на выходе из пещеры

Отряд *Littoriniformes*

Сем. *Littoridinidae*

Род *Thalossobia*

3. *Thalossobia coutagnei* (Bourguignat in Coutagne, 1881)

Отряд *Ectobranchia*

- Сем. Valvatidae
Род *Valvata*
4. *Valvata cristata* Muller, 1774
Тип Плоские черви – Plathelminthes
Класс Ресничные черви – Turbellaria
Отряд Планарии Tricladida
Сем. Dugesiidae
Род *Dugesia*
5. *Dugesia* sp.
Тип Кольчатые черви – Annelida
Класс Поясковые черви – Clitellata
Отряд Нарлотаксиды
Сем. Наидиды Naididae
Род *Slavina*
6. *Slavina appendiculata* (d'Udekem, 1855)
Сем. Enchytraeidae
Род *Enchytraeus*
7. *Enchytraeus albidus* (Henle, 1837)
Подкласс Пиявки – Hirudinea
Отряд Бесхоботные пиявки Arhynchobdellida
Сем. Hirudinidae
Род *Hirudo*
8. *Hirudo medicinalis* (Linnaeus, 1758) – на выходе из пещеры
Отряд Хоботные пиявки Rhynchobdellida
Сем. Плоские пиявки Glossiphoniidae
Род *Batracobdella*
9. *Batracobdella paludosa* (Carena, 1824) – на выходе из пещеры
Род *Glossiphonia*
10. *Glossiphonia heteroclite* (Linnaeus, 1761)
Тип Членистоногие – Artropoda
Подтип Ракообразные – Crustacea
Класс Высшие раки – Malacostraca
Отряд Десятиногие Decapoda
Сем. Атидонные креветки Atyidae
Род *Troglocaris*
11. *Troglocaris anophthalmus* (Kollar, 1848)
Отряд Бокоплавы Amphipoda
Сем. Pontogeniidae
Род *Paramoera*
12. *Paramoera udehe* (Derzhavin, 1930)
Сем. Gammaridae
Род *Niphargus*
13. *Niphargus alasonius* (Derzhavin, 1945)
Род *Gammarus*
14. *Gammarus crispus* (Martynov, 1932)
15. *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758) – на выходе из пещеры

- Отряд Равноногие Isopoda
 Сем. Asellidae
 Род *Asellus*
16. *Asellus monticola* (Birstein, 1932) – на выходе из пещеры
 Класс Насекомые – Insecta
 Отряд Поденки Ephemeroptera
 Сем. Семидневные поденки Heptageniidae
 Род *Ecdyonurus*
17. *Ecdyonurus affinis* (Eaton, 1885)
 Род *Heptagenia*
18. *Heptagenia fuscogrisea* (Retrius, 1793)
 Сем. Baetidae
 Род *Baetopus*
19. *Baetopus wartensis* (Keffermuller, 1960)
 Сем. Ephemerellidae
 Род *Ephemerella*
20. *Ephemerella ignita* (Poda, 1761)
 Отряд Coleoptera
21. Coleoptera sp.
 Отряд Odonata
 Сем. Cordulegastridae
 Род *Cordulegaster*
22. *Cordulegaster boltonii* Donovan, 1807
 Отряд Ручейники Trichoptera
23. Trichoptera sp.

Среди насекомых встречаются представители поденок, ручейников, жуков и стрекоз. Среди ракообразных встречаются креветки, бокоплавы и равноногие (изоподы). Среди поясковых червей встречаются олигохеты и пиявки. Наименее разнообразно представлены классы ресничных червей и моллюсков (брюхоногие и двустворчатые). Наибольшее количество видов отмечено для пещеры Голова Отапа – 5 видов и для пещеры Адзаба – 4 вида. Для других пещер из организмов зообентоса выявлено только по 1–3 вида. 5 видов встречено в ручье из пещеры Абрскила, и 5 видов в ручье из пещеры Адзаба (но данные находки сделаны вне пещеры, ниже по течению). Медицинская пиявка в пещере Голова Отапа обнаружена также на входе в пещеру (вероятно, случайное попадание).

Наболее часто встречаемыми видами для пещер являются бокоплавы – *Paramoera udehe* (Derzhavin, 1930) и *Niphargus alasonius* (Derzhavin, 1945) (в 40% случаев) и *Troglocaris anophthalmus* (Kollar, 1848) (30%).

Редко встречались *Ecdyonurus affinis*, *Baetopus wartensis*, *Heptagenia fuscogrisea*, *Ephemerella ignita*, *Slavina appendiculata*, *Enchytraeidae* sp., *Hirudo medicinalis*, *Glossiphonia heteroclite*, *Enchytraeus albidus*, *Cordulegaster boltonii*, *Coleoptera* sp., *Euglesa obtusalis*, *Thalossobia coutagnei*, *Valvata cristata* – в 10% случаев. В 20% случаев встречались *Dugesia* sp., *Gammarus crispus* и *Trichoptera* sp.

При характеристике сообществ зообентоса пещерных водоемов и водотоков можно выделить 4 группы: 1) по типу питания, 2) по местообитанию (по типу вод), 3) по распространению, 4) по характеру грунта.

По типу питания в зообентос пещер представлен 5 группами: хищники, собиратели, фильтраторы, соскребатели, измельчители. Наиболее разнообразно представлены группы хищников, собирателей и измельчителей (по 28%). Фильтраторы представлены только одним видом (6%).

По местообитанию все обнаруженные виды являются пресноводными, за исключением 1 вида, который обнаруживается на опресненных участках. 16% встреченных видов приурочены к жизни в подземных водах. 26% организмов зообентоса предпочитают зарослевые участки.

По распространению 26% являются обитателями Кавказа, 1 вид – брюхоногий моллюск *Monacha claussi*, встреченный в пещере Цебельдинская – является эндемиком Западного Кавказа и занесен в Красную Книгу Краснодарского края.

Особую ценность в исследованиях представляют собой виды-эндемики, выявленные в пещерах Абхазии:

- пещерная креветка *Troglocaris anophthalmus* – в наших исследованиях отмечен в пещерах Новоафонская и Абрскила);

- пещерный бокоплав *Niphargus alasonius* – отмечен в пещерах Новоафонская, Адзаба, Нижней и Средней Шакуранской.

Оба вида были известны в Абхазии по предшествующим исследованиям, нами уточнены сведения по обитанию в конкретных пещерах. По нашим данным, интерес также представляют частые встречи бокоплава *Paramoera udehe* (отмечен в пещерах Абрскила, Голова Отапа, Адазаба, Средней Шакуранской) и пещерная планария *Dugesia* sp. (отмечена в пещерах Голова Отапа и Абрскила).

Количественные показатели численности и биомассы очень низки, что связано с единичностью встреч организмов зообентоса в виду особенности условий пещер.

Сообщества внутри пещеры обладают низким видовым разнообразием в соответствии с индексами Симпсона и Шеннона.

Численность зообентоса колебалась от 5.6 экз./м² (пещера Голова Отапа, 2014 год) до 637.5 экз./м² за счет олигохет вида *Slavina appendiculata* и *Enchytraeidae* sp. (Новоафонская, оз. Безымянное, 2008 год).

Биомасса зообентоса водных объектов пещер колебалась в пределах от 0.024 г/м² (Новоафонская, оз. Безымянное, 2014 год) до 4.75 г/м² (Лидзавская, 2009 год), в последнем случае за счет олигохет *Enchytraeus albidus* и стрекоз *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807).

Оценка состояния по биотическим индексам показывает большей частью на разобщенность и бедность сообществ, что ожидаемо для пещер в виду экстремальности условий существования. Тем не менее, нами сделана попытка оценки качества вод по показателям зообентоса по российским нормативам для поверхностных вод.

Качество воды по олигохетному индексу составляет во всех пещерах 0% (чистые воды), за исключением пещеры Лидзавская – 67% (грязные,

полисапробные воды, 5 класса) и пещеры Новоафонская (в зале Нартаа) – 100% (вода в оз. Безымянное в зале Нартаа соответствует 6 классу качества воды). Остальные водоемы и водотоки характеризуются как очень чистые воды I класса качества.

По индексу сапробности Пантле и Букк вода в пещерных водоемах и водотоках соответствует водам от очень чистых (во всех пещерах внутри – $S=0.1-0.65$) до загрязненных на выходе из пещеры Адазаба ($S=2.62$) и Голова Отапа ($S=2.25$).

Индекс Симпсона колеблется в пределах от 0 до 0.63, что соответствует неустойчивым сообществам. Наиболее устойчивые сообщества отмечены в пещере Цебельдинская (0.63), в ручье из пещеры Абрскила (0.6) и на выходе из пещеры Адазаба (0.5).

Индекс Шеннона характеризует сообщества зообентоса как разбалансированные, а воду как загрязненную в ручье из пещеры Абрскила (1.63), в пещере Цебельдинская (1.5), Голова Отапа (1.4) и в Средняя Шакуранская (1.06), а в остальных пещерах характеризует как крайне неустойчивые сообщества и грязные воды. Но, вероятно, применение индекса Шеннона к изначально очень бедным сообществам неоправданно.

Индекс Вудивисса характеризует воду из ручья на выходе из пещеры Абрскила (6) и воду в пещере Голова Отапа (5) как умеренно загрязненную.

В пещерах Адазаба и Средняя Шакуранская индекс Вудивисса колеблется от 3 до 4 на разных участках ручья. Индекс Вудивисса в пещере Новоафонская в оз. Безымянном (3) и в ручье пещеры Нижняя Шакуранская (3) характеризует воду как грязную. В пещерах Лидзавская (1) и Цебельдинская (0) вода относится к 6 классу очень грязных вод. Применение индекса Вудивисса, как и в случае с индексом Шеннона, для оценки сообщества в экстремально неблагоприятных, но естественных условиях, вероятно, неоправданно.

В заключение отметим, что в ходе исследований 2008–2015 годов для пещерных водных объектов было выявлено 23 вида организмов зообентоса, принадлежащих 6 классам. По распространению 26% являются обитателями Кавказа. Наиболее интересны встречи пещерных ракообразных – креветки *Troglocaris anophthalmus*, бокоплавов *Niphargus alasonius* и *Paramoera udehe*, а также планарии *Dugesia* sp. Брюхоногий моллюск *Monacha claussi* (Hausdorf, 2000) является эндемиком Западного Кавказа и занесен в Красную Книгу Краснодарского края.

Количественные показатели численности и биомассы очень низки, что связано с единичностью встреч организмов зообентоса в виду особенности условий пещер.

По биотическим индексам качество пещерных вод определяется от «чистых» вод до «грязных». Оценка состояния по биотическим индексам показывает на разобщенность и бедность сообществ. Таким образом, разработанные на основе биотических индексов способы оценки качества вод в данных условиях мало применимы.

Список литературы

Кильмаматова Э.И., Мингазова Н.М., Иванова В.М., Мингазова Д.Ю., Дбар Р.С., 2015. Водные объекты пещер республики Абхазия и оценка их состояния по данным экспедиций Казанского федерального университета / Материалы всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). Кострома: Костромской печатный дом. С. 24–27.

Марин И.Н., Турбанов И.С., 2015. Пещерные креветки рода *Troglocaris* Dormitzer, 1853 (Crustacea: Decapoda: Atyidae): разнообразие, экология, происхождение // Материалы всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). Кострома: Костромской печатный дом. С. 36–41.

Мингазова Н.М., Дбар Р.С., Деревенская О.Ю., Набеева Э.Г., Палазушкина О.В., Мингазова Д.Ю., Назаров Н.Г., Мингалиев Р.Р., Кильмаматова Э.И., 2014. Биоразнообразие водных объектов Республики Абхазия // Тезисы докладов XI съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук (Красноярск, 22–26 сентября 2014 года). Красноярск: Сибирский федеральный университет. С. 111–112.

E.I. Kilmamatova¹, N.M. Mingazova¹, V.M. Ivanova¹, R.S. Dbar²

¹ Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, Republic of Tatarstan

² Ecology Institute of the Academy of Sciences of Abkhazia, Sukhum, Republic of Abkhazia
e-mail: elinakilmamatova@gmail.com

Zoobenthos of cave water bodies of Abkhazia and an estimate of water quality

Summary. In the course of studies conducted in 2008–2015 on cave water bodies of Abkhazia, Caucasus, 23 zoobenthos species were revealed, with 6 classes involved: gastropod and bivalve mollusks, planarian and annelid worms, higher crustaceans, and insects. Most of the species belong to insects, crustaceans and annelids. The insects are represented by Plecoptera, Trichoptera, Coleoptera and Odonata. Of special importance are endemics yielded in Abkhazian caves: the cave shrimp, *Troglocaris anophthalmus* (Kollar, 1848), eyeless and with a transparent body, and the white cave amphipod, *Niphargus alasonius* (Derzhavin, 1945). Among other interesting species are the amphipod *Paramoera udehe* (Derzhavin, 1930) and the cave planarian *Dugesia* sp. Quantitative indexes of both the numbers and biomass are very low, this being related to only singular encounters of zoobenthic organisms due to the particular cave environments. Based on biotic indexes, the quality of cave waters is estimated as ranging from «clean» to «polluted». Their condition as based on the biotic indexes shows the communities being sparse and poor. Hence, the methods developed for estimating the water quality using the biotic indexes are little applicable in these conditions.

К познанию троглобионтных ложноскорпионов рода *Pseudoblothrus* Beier, 1931 (Arachnida: Pseudoscorpiones: Siarinidae) Крымского полуострова

Резюме. В работе представлены предварительные результаты морфологических и молекулярно-генетических исследований крымских троглобионтных ложноскорпионов рода *Pseudoblothrus* Beier, 1931 из пещер, расположенных на трех яйлах – Чатыр-Даг, Долгоруковская и Караби. Проведенные исследования показывают идентичность *P. roszkovskii* и *P. ljevuschkini* на морфологическом уровне, что дает основание считать *P. ljevuschkini* младшим синонимом *P. roszkovskii*. Полученные данные молекулярно-генетических исследований полностью подтверждают морфологические, и показывают значительную близость или идентичность COI-последовательностей среди ложноскорпионов внутри одной пещеры или пещер одной яйлы, или же незначительные различия между пещерами разных яйл, что не является достаточным основанием для выделения отдельного вида.

Согласно литературным данным род пещерных ложноскорпионов *Pseudoblothrus* Beier, 1931, входящий в состав семейства Siarinidae Chamberlin, 1930 (Arachnida: Pseudoscorpiones) включает в себя 9 видов, встречающихся в пещерах Европы: *P. oronii* Mahnert, 1990 и *P. vulcanus* Mahnert, 1990 с островов Азорского архипелага (Mahnert, 1990); *P. peyerimhoffi* (Simon, 1905) (syn. *P. ellingseni* (Beier, 1929) с западных отрогов Французских и Итальянских Альп (Simon, 1905; Gardini, 2015); *P. regalini* Inzaghi, 1983 с центральной части Альп в Италии (Inzaghi, 1983); *P. strinatii* Vachon, 1954 с Юрских гор Франции и Швейцарии (Vachon, 1954); *P. thiebaudi* Vachon, 1969 и *P. infernus* Mahnert, 2011 из Швейцарии (Vachon, 1969; Mahnert, 2011); *P. roszkovskii* (Redikorzev, 1918) и *P. ljevuschkini* Krumpál, 1984 с территории Крыма (Redikorzev, 1918; Krumpál, 1984). По данным работы Джулио Гардини (Gardini, 2015) вид *P. ellingseni* (Beier, 1929) является младшим синонимом *P. peyerimhoffi* (Simon, 1905).

Таким образом, существует три основных центра обитания видов этого рода: 1 – Альпы, 2 – Азорские острова и 3 – Крымский полуостров. Интересно отметить, что все три центра характеризуются полным отсутствием перекрестных (общих) видов рода, что подчеркивает их эндемичность.

Нами предпринята попытка изучения видов рода *Pseudoblothrus*, населяющих пещеры полуострова Крым. В 1918 году из пещеры Суук-Коба (= Холодная) на яйле Чатыр-Даг описан *Pseudoblothrus roszkovskii* (Redikorzev, 1918) (рис. 1). В 1984 году из пещеры Эгиз-Тинах-2 (= Пастушья) на яйле Караби описан второй вид *Pseudoblothrus ljevuschkini* Krumpál, 1984. Указание *P. roszkovskii* для пещеры Туакская (= Фул-Коба) с яйлы Караби (Плигинский,

1927) следует относить к этому виду (Турбанов, Колесников, 2015). Также, описанный из пещеры Эмине-Баир-Коба (= Трехглазка) расположенной на яйле Чатыр-Даг, вид *Obisium tauricum* Lebedev, 1927 (Лебедев, 1927), судя по описанию и рисункам Н.Д. Лебедева относится к *P. roszkovskii*; что было подтверждено нами на основании изучения нового материала из этой пещеры (Турбанов, Колесников, 2015).

Оба указанные вида крымских ложноскорпионов согласно авторским первоописаниям имеют высокое сходство между собой. Для всех них характерны длинные клешни педипальп с почти цилиндрической вытянутой рукой, четкая гранулированная поверхность большей части педипальп и общее строение хелицер. Согласно диагнозу М. Крумпала (Kruppal, 1984) отличия между двумя видами сводятся к соотношению длинны-ширины педипальп, без заметного различия в форме последних, а также числу щетинок на тергитах. Также из описания можно выделить незначительное отличие в строении gallum (= flagellum) – у *P. roszkovskii* семь лезвий, у *P. ljevuschkini* – восемь. В соответствии с работой Д. Гардини (Gardini, 2015) отличия *P. roszkovskii* и *P. ljevuschkini* от других видов рода сводятся к комбинации следующих признаков: наличие железистых отверстий на шестом стерните у самцов, отсутствие глаз, стройные педипальпы с длинной клешней, четыре щетинки на заднем краю карапакса (М. Крумпал (Kruppal, 1984) в своем описании отмечает возможность наличия 5 щетинок у *P. ljevuschkini*), гранулированные педипальпы. Д. Гардини диагностическим признаком отличия между *P. roszkovskii* и *P. ljevuschkini* также отмечает только разницу в длине и ширине педипальп.

На наш взгляд отмеченные отличительные признаки *P. roszkovskii* и *P. ljevuschkini* не достаточны для обоснования самостоятельности видов. Авторские первоописания указанных видов достаточно скудны и не содержат многих диагностически важных сведений. Также приведенные рисунки недостаточно информативны. Последующих переописаний указанных видов не проводилось.

Целью данной работы является уточнение видовой самостоятельности *P. roszkovskii* и *P. ljevuschkini* на основе морфологических и генетических исследований. Для этого нами собрано 15 экземпляров в следующих крымских пещерах: Алуштинская, Пасхальная, Суук-Коба (= Холодная), Озерная, Трехэтажная и Эмине-Баир-Коба (= Трехглазка) на яйле Чатыр-Даг; Кизил-Коба (= Красная), Восточный Поток и Партизанская на Долгорукновской яйле; Туакская и Эгиз-Тинах-2 (= Пастушья) на яйле Караби.

Для молекулярно-генетического анализа крымских троглобионтных ложноскорпионов рода *Pseudoblothrus* было взято 13 экземпляров из выше перечисленных пещер. Для выделения тотального ДНК использовалась одна из лапок четвертой пары. Анализ проводился на основании изучения участка митохондриального гена, кодирующего первую субъединицу цитохромоксидазы (COI), который наиболее удобный для проведения баркодинга (Hebert et al., 2003). Полученные результаты сравнивали с другими представителями семейства Syarinidae взятым из GenBank'a (NCBI), для этих целей в качестве внешней группы были использованы гаплотипы следующих

видов – *Chitrella cala* (EU559551) и *Syarinus* sp. (EU559550) (Murienne et al., 2008).



Рис. 1. Троглобионтный ложноскорпион *Pseudoblothrus roszkovskii* (Redikorzev, 1918). Крым, яйла Караби, пещера Туакская (= Фул-Коба). Фото И.С. Турбанова.

Для изучения морфологии указанные экземпляры на некоторое время помещались в концентрированный раствор молочной кислоты для просветления покровов. В результате нами выявлено высокое морфологическое сходство всех рассмотренных экземпляров обоих полов, в том числе таких важных таксономических признаках рода, как форма клешни педипальп, строение дистальных концов пальцев клешни педипальпы, с характерным наличием ядовитой железы на неподвижном пальце и отсутствием таковой на подвижном, характерное расположение ботридий трихоботрий и лировидных щелей на клешне и голени (*patella*) педипальп, форма клешни хелицер и характер расположения зубцов на ее пальцах, форма *serrula exterior*, отсутствие *galea*, число и пропорции хет хелицеры, форма лезвий *rallum* (= *flagellum*), отсутствие эпистома на переднем крае карапакса, число хет в переднем ряду карапакса, отсутствие глаз, пунктировка покровов, форма генитальной области и структура гениталий самцов и самок соответственно, хетотаксия шестого стернита и структура вентральной железы

на нем у самцов. Отмечено небольшое расхождение по следующим морфологическим признакам:

1. Размеры тела, длина и ширина составных частей педипальп и карапакса. Указанные размеры варьируют в пределах 0.1–0.5 мм.

2. Хетотаксия карапакса. Установлено постоянство первого ряда хет (передний край карапакса) – 6. Задний ряд имеет 4–6 щетинок. Асимметричная пятая щетинка может располагаться с любой стороны. Наблюдается и асимметрия в остальных рядах.

3. Варьирует число хет генитальной области самок и самцов соответственно.

4. Варьирует число хет на стернитах и тергитах.

5. Незначительно варьирует число хет на коксальных полях ног и педипальп. Причем у конкретного экземпляра может наблюдаться асимметрия правой и левой сторон.

6. Варьирует число зубчиков на субтерминальной щетинке лапок I и IV пары (от 2 до 3) без изменения общего строения.

7. Варьирует число склеротизированных валиков на вертлуге педипальп (от 0 до 2).

8. Незначительное смещение ботридий педипальп (в частности *isb* относительно *esb*, а также *ist* относительно *est*).

Все указанные расхождения на наш взгляд не могут служить достоверной причиной выделения популяций со трех рассмотренных яйл (карстовых массивов) в отдельные виды. Указанные различия в отмеченных диапазонах либо внутривидовые, либо вообще не несут таксономической информации.

Более того, мы склонны считать, что рассмотрение *P. roszkovskii* и *P. ljevuschkini* как разных видов на данный момент не имеет под собой существенных оснований.

Проведенные генетические исследования полностью подтверждают морфологические данные. Среди 13 проанализированных нами экземпляров не выявлено ни одного отклонения, достаточного для выделения отдельного вида. Результаты исследования ДНК показали значительную близость или идентичность COI-последовательностей внутри одной пещеры или пещер с одной яйлы (от 0 до 0.5%), или же незначительные различия между пещерами с разных яйл (от 1.1 до 1.9%). Подобные незначительные генетические дистанции говорят о том, что *P. roszkovskii* и *P. ljevuschkini* не являются самостоятельными видами.

Мы считаем обоснованным проведение детального переописания *P. roszkovskii*, основанного на новом материале в соответствии с современными требованиями, а *P. ljevuschkini* и *O. tauricum* необходимым свести в младшие синонимы к *P. roszkovskii*.

Таким образом, несмотря на значительную изоляцию популяций ложноскорпионов трех вышеуказанных яйл, все населяют представители одного вида. Наиболее вероятная причина высокого сходства рассмотренных популяций, на наш взгляд, заключается в относительно недавнем заселении ложноскорпионами этих пещер. С другой стороны, рассмотренные экземпляры

P. roszkovskii имеют существенные отличия от других представителей этого рода, описанных из континентальной Европы и с Азорских островов (Mahnert, 1990, 2011). Наиболее близкими к *P. roszkovskii* по строению педипалпы являются *P. peyerimhoffi*, однако они имеют существенный отличительный признак – отсутствие вентральной железы у самца на стерните VI, а также *P. strinatii* и *P. thiebaudi*, отличающиеся хетотаксией карапакса, шестого стернита и строением gallum (Vachon, 1954, 1969).

Также, возможной причиной широкого распространения *P. roszkovskii* на близрасположенных восточных яйлах Крыма является форезия, т.к. не исключено что они расселяются при помощи летучих мышей или двукрылых. Подобное явление отмечено для троглофильного ложноскорпиона *Megachernes pavlovskyi* Redikorzev, 1949 (Pseudoscorpiones: Chernetidae), который очень широко распространен в Средней и Центральной Азии, а также на Кавказе, отчасти, видимо, потому, что форезирует на летучих мышах, грызунах и дикобразах (Christophoryová et al., 2013).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, гранты № 16-34-00275 мол_а, № 15-54-40011 Абх_а и № 16-34-50113 мол_нр.

Список литературы

- Лебедев Н.Д., 1927. Новые пещеры Крыма // Крым. № 2 (4). С. 43–49.
- Плигинский В.Г., 1927. К фауне пещер Крыма. Сообщение 3 // Русское энтомологическое обозрение. Т. 21, № 3–4. С. 171–180.
- Турбанов И.С., Колесников В.Б., 2015. Обзор пещерных ложноскорпионов (Arachnida: Pseudoscorpiones) Крыма и Кавказа // Материалы Всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). Кострома: Костромской печатный дом. С. 80–86.
- Christophoryová J., Dashdamirov S., Hosseini M.J.M., Sadeghi S., 2013. First record of the genus *Megachernes* (Pseudoscorpiones: Chernetidae) from an Iranian cave // Arachnologische Mitteilungen. Bd. 46. S. 9–16.
- Gardini G., 2015. The species of the pseudoscorpion genus *Pseudoblothrus* (Pseudoscorpiones: Syarinidae) in Italy (on Italian pseudoscorpions XLVIII) // Arachnologische Mitteilungen. Bd. 49. S. 21–33.
- Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., deWaard J.R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 270. P. 313–322.
- Inzaghi S., 1983. *Pseudoblothrus regalini* n. sp., da grotte della Provincia di Bergamo (Italia sett.) (Pseudoscorpiones Syarinidae) // Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo Civico di Storia naturale di Milano. V. 124. P. 38–48.
- Krumpál M., 1984. Zwei neue Höhlen-Pseudoscorpionen aus der UdSSR (Pseudoscorpiones) // Biológia (Bratislava). V. 39. P. 637–646.
- Mahnert V., 1990. Deux nouvelles espèces du genre *Pseudoblothrus* Beier, 1931 (Pseudoscorpiones, Syarinidae) des Açores (Portugal) // Vieraea. V. 18. P. 197–170.

Mahnert V., 2011. *Pseudoblothrus infernus* sp. n. (Pseudoscorpiones, Syarinidae) from the Hölloch cave (Schwyz, Switzerland), with new records of *Pseudoblothrus strinatii* Vachon from Switzerland and France // *Revue suisse de zoologie*. V. 118 (1). P. 11–15.

Murienne J., Harvey M.S., Giribet G., 2008. First molecular phylogeny of the major clades of Pseudoscorpiones (Arthropoda: Chelicerata) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 49 P. 170–184.

Redikorzev V., 1918. Pseudoscorpions nouveaux. I. // *Ежегодник Зоологического музея Российской академии наук*. Т. 22. С. 91–101.

Simon E., 1905. Description d'un *Blothrus* nouveau [Arachn.], des grottes des Basses-Alpes // *Bulletin de la Société entomologique de France*. V. 74. P. 282–283.

Vachon M., 1954. Remarques morphologiques et anatomiques sur les Pseudoscorpions (Arachnides) appartenant au genre *Pseudoblothrus* (Beier) (Fam. Syarinidae J.C.C.) (à propos de la description de *P. strinatii* n. sp., des cavernes de Suisse) // *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. V. 26 (2) P. 212–219.

Vachon M., 1969. Remarques sur la famille des Syarinidae J.C. Chamberlin (Arachnides, Pseudoscorpions) à propos de la description d'une nouvelle espèce: *Pseudoblothrus thiebaudi*, habitant les cavernes de Suisse // *Revue Suisse de Zoologie*. V. 76. P. 387–396.

V.B. Kolesnikov¹, I.S. Turbanov²

¹ Voronezh State Pedagogical University, Voronezh

² Papanin Institute for biology of inland waters RAS, Borok, Yaroslavl Region

e-mail: jukoman@yandex.ru, turba13@mail.ru

To the knowledge of troglobiont pseudoscorpions of the genus *Pseudoblothrus* Beier, 1931 (Arachnida: Pseudoscorpiones: Syarinidae) in the Crimean Peninsula

Summary. The paper presents preliminary results of morphological and molecular genetic studies of the Crimean troglobiont pseudoscorpions of the genus *Pseudoblothrus* Beier, 1931 from caves located in three karst massifs: Tshatyr-Dagh Yayla, Dolgorukovskaya Yayla, and Karabi Yayla. The species *P. roszkovskii* (Redikorzev, 1918) and *P. ljevuschkini* Krumpál, 1984 are shown to morphologically be identical to each other. Molecular studies fully confirm the morphological evidence and show significant similarities or complete identity of COI-sequences among pseudoscorpions inside one cave or from caves within the same karst massif, or only slight variations between caves from different karst massifs, all showing a single species involved. The following synonymy is conformed: *P. ljevuschkini* Krumpál, 1984 is a junior synonym of *P. roszkovskii* (Redikorzev, 1918).

УДК 574.9: 598.1 (234.86): 551.44

О.В. Кукушкин^{1,4}, Б.П. Петров², Р.А. Назаров³, Д.А. Мельников⁴

¹ Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН, Феодосия, Республика Крым

² Национальный Естественно-исторический Музей АН Болгарии, София, Болгария

³ Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва

⁴ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург
e-mail: viper_a_kuk@ukr.net

Проблема биогеографического статуса двух узкоареальных видов пресмыкающихся Горного Крыма и значение карстовых пещер мыса Айя для ее решения

*Памяти болгарских коллег, ушедших из жизни 22 июня 2016 года:
Николая Цанкова, Добриня Добрева, Андрея Стоянова.*

Резюме. Результаты молекулярно-генетических исследований крымских, болгарских и турецких популяций средиземноморского геккона и леопардового полоза свидетельствуют об их появлении в фауне Крыма при переходе от плейстоцена к голоцену или даже в исторический период. Проведение палеонтологических изысканий в пещерах мыса Айя будет способствовать решению вопроса о том, являются ли эти виды в Крыму аборигенами и реликтами недавних геологических эпох, или же их следует считать натурализовавшимися в древности адвентами.

Введение. Только 3 вида пресмыкающихся из обитающих на Крымском полуострове 14 видов (21.4%) обладают крымско-балкано-анатолийскими ареалами, достигая в Крыму северо-восточного предела своего распространения. Крымская ящерица, *Podarcis tauricus* (Pallas, 1814), на Дунайской низменности и в Северном Причерноморье, включая Равнинный Крым, выходит за пределы горных районов, в то время как средиземноморский геккон, *Mediodactylus kotschy* (Steindachner, 1870), и леопардовый полоз, *Zamenis situla* (Linnaeus, 1775), на юге Восточной Европы имеют значительно более узкие ареалы в самых южных частях Крыма.

Обитание в Крыму геккона (в более редких случаях – леопардового полоза) часто использовалось в качестве весомого аргумента в пользу той или иной теории, объясняющей происхождение фауны Крыма. Не будет преувеличением, если сказать, что не существует ни одной значительной работы, затрагивающей вопросы зоогеографии и фауногенеза Крыма, где не упоминались бы один или оба вида названных выше пресмыкающихся (Никольский, 1891; Семенов, 1899; Дерюгин, 1899; Рагамопов, 1944; Пузанов, 1949; Пидопличко, 1954). В последние полвека эти «южные» представители крымской фауны, как правило, считались *a priori* третичными («понтическими») реликтами. Рассматривалось также предположение о непреднамеренном завозе в Крым геккона в античную эпоху из Фракии (территория современной Болгарии) (Щербак, 1966). В последние годы

высказывается мнение о том, что и леопардовый полоз в фауне Крыма может быть адвентивным элементом (Кукушкин, 2013). Отметим, что биогеографический статус *M. kotschy* и *Z. situla* дискусируется не только в приложении к ситуации в Крыму. Оба вида в отрыве от основного ареала известны также на юге Аппенинского полуострова (а полоз – еще и на Сицилии и Мальте), поэтому в Западном Средиземноморье существует сходная проблематика (Domeneghetti et al., 2014).

Если *Z. situla*, достаточно широко распространенный на юге Балканского полуострова и западе Малой Азии, а также на юге Италии и в Крыму, считается монотипическим видом, то систематика *M. kotschy* чрезвычайно сложна и запутана, границы подвидовых форм, описанных по данным морфологии, не в полной мере соответствуют группам, выделяемым на основе анализа митохондриальной ДНК (мтДНК). Признается существование 25–27 подвидов, однако, в настоящее время, уже не вызывает сомнений то, что *M. kotschy* в действительности представляет собой комплекс видов, становление которых связано с дроблением миоценовой Балкано-Анатолийской суши (Kasapidis et al., 2005; Speybroeck et al., 2010). В Крыму геккон представлен подвидом *M. k. danilewskii* (Strauch, 1887) – наиболее широкоареальной формой, населяющей северо-западную, центральную и южную Анатолию (по крайней мере, до 37°N) и северо-восточные Балканы (Щербак, Голубев, 1986).

Задачей данной работы являлся предварительный анализ результатов молекулярно-генетических исследований последних лет, проведенных с использованием крымского материала, наряду с поиском наиболее перспективного пути решения вопроса о времени заселения территории Крыма *M. kotschy* и *Z. situla*.

Материал и методы. Проанализировано 32 пробы *Z. situla*, в числе которых 3 пробы из Крыма, собранных в 2005 и 2006 годах в юго-западном предгорье, западной части Южного берега и на Карадаге, 4 – из Западной Анатолии и 2 – из Болгарии (черноморское побережье и внутренние районы страны) (Jandzik D., Kukushkin O., unpubl. data). В качестве внешней группы взята последовательность *Z. lineatus*. Объем изученного материала по *M. kotschy* составил 49 тканевых проб, собранных в период 1993–2013 годах. В частности, было использовано 34 пробы *M. k. danilewskii*: 26 – их синантропных и природных популяций Крыма от Херсонеса до Карадага; 8 – с территории Болгарии (Варна – 1, Бургасская область – 4, Хасковская область – 3). От *M. k. rumelicus* (L. Müller, 1939) использовано 6 образцов (Пловдив в Болгарии), от *M. k. bibroni* (Beutler et Gruber, 1977) – 2 (Болгария, Благоевградская область – 1, Греция, Пелопоннес – 1). 2 пробы были взяты в популяциях юго-западной Турции (провинция Анталия), подвидовая принадлежность которых является предметом дискуссии. Кроме того в анализе были задействованы 4 образца от *M. k. fitzingeri* с Кипра и 1 – от *M. k. orientalis* (Израиль). В качестве внешней группы для лучшего укоренения дендрограмм взяты последовательности *M. sagittifer*, *M. spinicauda* и *Tenuidactylus elongatus*.

ДНК выделяли из мышечной ткани, сохранявшейся в 96% этаноле. Методики экстракции и протокол амплификации мтДНК детально описаны в

литературе (Kasapidis et al., 2005; Jandzik et al., 2013; Назаров, Поярков, 2013). Длина амплифицированного фрагмента первой субъединицы гена цитохром оксидазы (COI) мтДНК *M. kotschy* составила около 650 п.о., длина фрагмента гена *Cytb* *Z. situla* – 1117 п.о. При выполнении филогенетической реконструкции получены дендрограммы по методу ближайшего соседа (NJ) и максимального правдоподобия (ML). Устойчивость узлов филогенетических деревьев (статистическую достоверность) оценивали по значениям бутстреп-поддержек (1000 псевдорепликаций). При построении NJ дендрограммы (в статье не приводится) использованы сиквенсы, представленные в GenBank. Достаточно условно нами принята скорость дивергенции мтДНК 1.62% в течение 1 Муа (Kasapidis et al., 2005; Joger et al., 2007).

Стратиграфические разделы плейстоцена и их хронология приводятся по данным на 2016 год (Cohen et al., 2013 (updated)) с учетом некоторых дополнений (Шик, 2013).

По комплексу признаков внешней морфологии (см.: Кукушкин, Шарыгин, 2005) исследован доступный коллекционный материал из Турции, Кипра (ЗМ МГУ, Москва) и Болгарии (Зоомузей ННПМ НАН Украины, Киев). В числе последних имелись 2 экземпляра из Свиленграда (№ 6244, 05.1932, Leg. – ?; № 6517, 7.06.1931, Leg. А. Трифионов) и 3 – с острова возле Бургаса (№ 6275–6277, 08.1938, Leg. V. Jordans & U. Wolf). Исследован также лектотип *M. k. bureschi* (Štěpánek, 1937) (syn. ad *M. k. danilewskii*) из района Бургаса (Národní muzeum, Praha, Czech Republic: NMP6V № 5292, 26.05.1934, Leg. O. Štěpánek).

Результаты. *Леопардовый полоз*. Д. Яндзиком (Братислава, Словакия) получена картина, сходная с опубликованной в последнее время (Kugiazzi et al., 2013), поэтому дендрограмма здесь не приводится. Выявлено 5 митохондриальных гаплогрупп, формирующихся в 2 клады. Одну кладу образуют популяции Крита, Пелопоннеса и архипелага Киклады, другую – популяции остальной части ареала. Время их дивергенции, по-видимому, не древнее конца эоплейстоцена или даже раннего неоплейстоцена (менее 1 Муа). Митохондриальные последовательности змей из Крыма и южной части Эгейского региона Малой Азии неожиданно оказались полностью идентичными. Восточно-балканские и, в том числе, болгарские популяции формируют сестринскую группу по отношению к крымско-малоазиатской субкладе (при низком уровне статистической поддержки: BS < 50%). Несомненно, популяции из этих частей ареала очень близки между собой, и их расхождение может быть датировано поздним плейстоценом.

Средиземноморский геккон. На полученных нами дендрограммах (рис. 1) позиции таксонов и популяций в общем соответствуют таковым на филогенетическом древе *M. kotschy*, построенном на материале из Эгейского региона и Леванта (Kasapidis et al., 2005). Рассмотрение межгрупповых генетических дистанций и филогеографии вида выходит за рамки вопроса, рассматриваемого в нашей статье. Обозначим лишь те моменты, которые значимы в контексте обсуждаемой проблемы.

Подтверждено мнение о принадлежности *M. kotschy* Болгарии к трем подвидам (Rösler, 2000; Цанков, 2007). *M. k. bibroni* из долины Струмы

(Хырсово, 7 км от границы с Грецией) при построении дендрограммы с использованием сиквенсов из GenBank кластеризуется вместе с *M. k. bibroni* из северной Греции (Киликии, Стефандами Пиерия) и острова Алониссос в архипелаге Северные Спорады (*M. k. fuchsi*) при 100% BS-поддержки. Популяции юго-западной Болгарии и северной Греции чрезвычайно близки между собой. Ясно выраженную субкладу в составе пелопоннеско-северокикладской клады, включающей 3 подвида (*M. k. bibroni*, *M. k. tinensis* и *M. k. saronicus*), образует болгарский эндемик *M. k. rumelicus*. Время обособления последнего может быть датировано палеоплейстоценом (гелазский век) По-видимому, это реликтовый таксон в фауне Болгарии.

Образцы из восточной Болгарии, Крыма и Анатолии формируют единую кладу при 100% поддержке. Базальное положение занимает субклада из восточных районов Ликийского полуострова, где, по-видимому, обитает близкая к *M. k. danilewskii* форма. Время ее обособления, вероятно, может быть соотнесено с началом плейстоцена. Последовательности COI в образцах из Крыма, Родоп и северной части побережья Болгарии полностью идентичны. Крайне интересно, однако, что на нашем материале четко выделяется субклада южной части болгарского побережья (Приморско к югу от Созополя). При включении в анализ пробы *M. k. danilewskii* из Акшехира (юг Центральной Анатолии, северо-восточный склон хр. Султандаг) субклада Приморско занимает более базальное положение. Обособилась она, вероятно, в позднем эоплейстоцене, менее 1 Маа.

Обсуждение. Наши данные не подтверждают точку зрения о существовании на Ликийском полуострове широкой зоны интерградации между подвидами *M. k. beutleri* и *M. k. ciliciensis* (Baran, Gruber, 1982), как и мнение об обитании здесь только *M. k. ciliciensis* (Kumlutaş et al., 2004). Существование в юго-западной Турции материковых популяций островного подвида *M. k. beutleri* вообще крайне сомнительно. Судя по всему, восточную часть Ликии населяет еще не описанный подвид, близкий к предковой для *M. k. danilewskii* форме. Предварительно это находит обоснование и по результатам изучения морфологии гекконов из юго-западной Турции, совмещающих в себе черты трех подвигов: *M. k. ciliciensis*, *M. k. danilewskii* и *M. k. beutleri* (Kumlutaş et al., 2004; наши данные). Так, у изученного нами самца (ЗМ МГУ, № RAN-819) контакт между I нижнечелюстными щитками отсутствовал (признак ssp. *beutleri*), имелись 6 преанальных пор (типично для ssp. *danilewskii*), 18/19 пластин на IV пальце задних конечностей, по 1 постанальному бугорку с каждой стороны тела, 10 рядов спинных бугорков и 23 ряда чешуй поперек брюха (последние характеристики типичны для ssp. *ciliciensis*).

На юге *M. k. danilewskii* достигает отрогов Западного Тавра (хр. Бейдаглар, хр. Хайдардаг) по обе стороны залива Анталия (Щербак, Голубев, 1986; Röslер et al., 2012), поэтому более, чем вероятно, что в Ликии (а возможно, и во всей приморской полосе провинции Анталия вплоть до Аланьи или Газипаши на востоке) сходятся ареалы как минимум двух форм: *M. k. danilewskii* (нагорье севернее условной линии «Эльмели – Термессос – Аксеки», на высотах от примерно 1 км и более) и гипотетического нового

подвида (побережье). Более определенным выводам препятствуют недостаток данных и прискорбная путаница в этикетировании материала *M. kotschy* в Зоомузее МГУ.

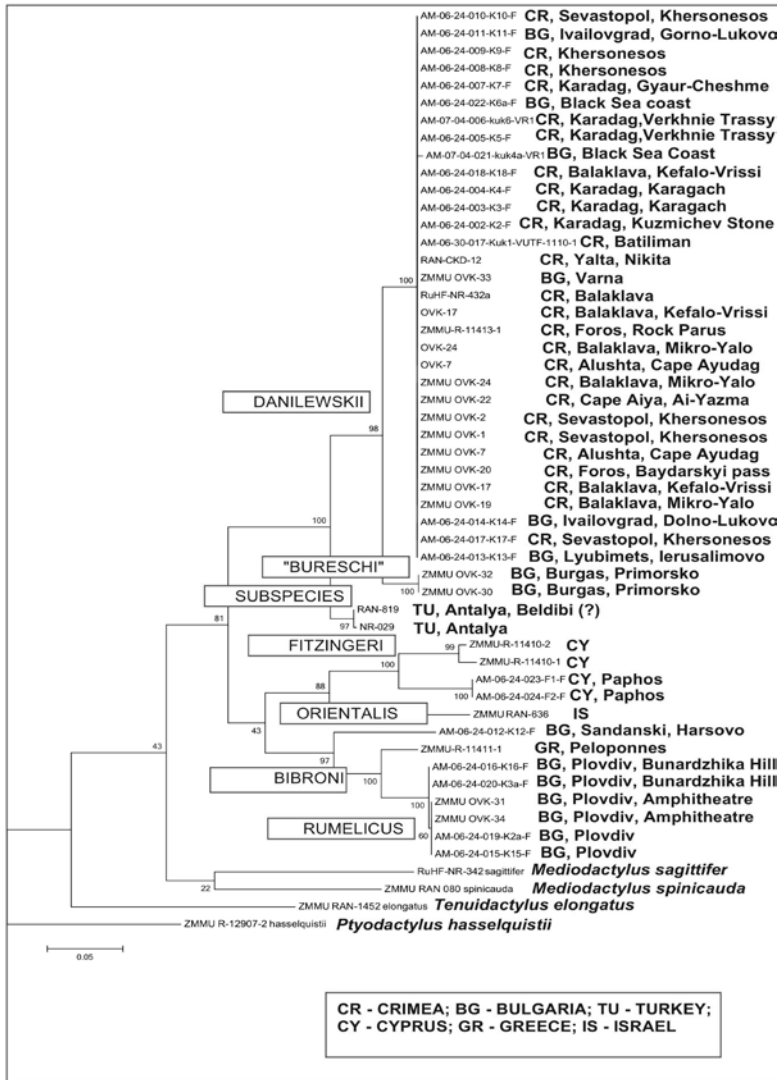


Рис. 1. Дендрограмма филогенетических связей подвидов и популяций *M. kotschy*, построенная на основе метода максимального правдоподобия (ML-tree).

Впервые с использованием молекулярных методов подтверждено высказывавшееся в разное время мнение об обитании в Восточных Родопах *M. k. danilewskii* (Щербак, 1960; Цанков, 2007). Некоторые исследователи на основании анализа морфологии относили популяции долины Марицы (Харманли, Свиленград) к *M. k. rumelicus* (Rösler, 2000). Один из наших локалитетов (Йерусалимово) удален от упомянутых выше пунктов менее, чем на 20 км. Поскольку 2 болгарских локалитета (Долно- и Горно-Луково) расположены фактически на границе с Грецией, можно заключить, что в северных частях греческих номов Эврос и Родопи также обитает *M. k. danilewskii* (ранее этот вывод основывали на результатах изучения морфологии немногочисленных особей).

Обособленное положение клады, представленной двумя образцами из Приморско, в принципе позволяет поставить вопрос о ревалидации подвида *M. k. bureschi*, описанного О. Щепанеком с мыса Айя Галина близ Созополя. Однако, полученные нами данные требуют тщательной проверки и нового подтверждения. Изученные нами особи с юга болгарского побережья (включая лектотип *M. k. bureschi*) по морфологии не отличаются от крымских. Таксономической самостоятельности популяций юго-восточной Болгарии противоречит и тот факт, что все прочие образцы из прибрежных (Варна, Бургас) и внутренних районов восточной части Болгарии (Родопы и долина Марицы) по мтДНК оказались идентичными крымским. Картина распространения генетических линий *M. kotschy* сильно усложняется вследствие антропохории вида. Так, выявленная на нашем материале глубокая дивергенция между популяциями кипрского эндемика *M. k. fitzingeri* вполне может иметь своей причиной весьма оживленное в недавнем прошлом морское сообщение Кипра и южной Анатолии. То же в полной мере касается и популяций юга болгарского побережья. Генетическое своеобразие гекконов Приморско (30 км от турецкой границы) вполне может быть следствием завоза группы особей из западной Анатолии, что обусловило сосуществование в одном районе двух гаплотипов.

Как бы то ни было, время колонизации Крыма *M. kotschy* и *Z. situla* не приходится соотносить к Мессинским кризисом, предположительно проявившимся сходным образом в бассейне Средиземного моря и Восточном Паратетисе (Bartol, Govers, 2009). Очевидно, речь может идти только о значительном более поздних событиях, происходивших в конце неоплейстоцена или даже в первой половине голоцена. Генетическое единообразие *M. k. danilewskii* восточной Болгарии (за вычетом двух уклоняющихся проб из Приморско) и Крыма скорее всего имеет своей причиной «эффект бутылочного горлышка», проявившийся при предельном сокращении области распространения и численности вида во время последнего стадияла, а затем – быстрое его расселении на рубеже плейстоцена и голоцена. Но такое положение вещей может быть объяснено также распространением вида человеком. В отношении *M. kotschy* и *Z. situla* данное предположение полностью правомочно, так как петрофильность обоих видов создает благоприятные предпосылки для их синантропизации. Геккона в Крыму до недавнего времени считали преимущественно синатропным

видом (крупные природные популяции выявлены лишь в 1990–2000-х годах). На других проблемных в ключе вопроса о биогеографическом статусе *M. kotschyi* территориях (Болгария, Македония, Сербия, Италия) природные популяции практически не известны по сей день. Леопардовый полоз, в силу ряда особенностей биологии также адаптируется к жизни в населенных пунктах легче прочих видов змей. Уместно упомянуть, что греческое и турецкое названия *Z. situla* переводятся как «домовая змея».

Высокие численность и плотность популяций геккона в естественных ландшафтах Крыма сами по себе не могут служить безоговорочным доказательством аборигенного происхождения его популяций. Южный берег Крыма – весьма ограниченная территория, с давних пор подвергающаяся окультуриванию. Там, где ныне произрастают «девственные» можжевеловые леса, в эпоху античности и раннем средневековье существовали крупные поселения. В течение 2–3 тыс. лет геккон, вероятно, мог занять все подходящие биотопы в округе исчезнувших населенных пунктов, а на узких и крутосклонных участках – достичь максимальных отметок высот в пределах южного макросклона. На севере Болгарии (Варненская область и Русе в Подунавье) *M. kotschyi* скорее всего интродуцирован, причем источником завоза могли служить как южная часть страны, так и Крым, поскольку связи Таврики с полисами на западном берегу Понта вплоть до конца античной эпохи были весьма тесными.

Предположение о формировании в историческую эпоху крымского участка ареала леопардового полоза, по площади значительно превосходящего ареал геккона, на первый взгляд, представляется маловероятным. Однако, в последнее время получены аргументы в пользу того, что на Крите *Z. situla* натурализовался в исторический период (Kugiazı et al., 2013). Между тем, по площади этот остров превосходит Горный Крым и, тем более, крымский участок ареала *Z. situla*. Статус леопардового полоза на побережье Болгарии также дискуссионен. Эта змея известна здесь из нескольких локалитетов по обе стороны Бургасского залива (Naumov, Tomović, 2007).

Таким образом, проникновение *M. kotschyi* и *Z. situla* в Крым (во всяком случае, последнюю колонизацию полуострова этими видами) следует связывать с поздним неоплейстоценом или даже голоценом – современностью. О существовании в недавнем прошлом (конец плейстоцена – голоцен) континентального соединения Крыма с Анатолией и Балканами свидетельствуют также результаты молекулярно-генетических исследований болотной черепахи (*Emys orbicularis*) и крымской ящерицы (Fritz et al., 2009; Psonis et al., 2017 – in press.). Показательно, что ареалы *P. tauricus* и *M. k. danilewskii* имеют сопоставимые размеры и в известном смысле «отзеркаливают» друг друга. Первый из таксонов, обособившийся на Балканах, лишь незначительно заходит в Анатолию, а в Северном Причерноморье имеет достаточно ограниченное распространение, в то время как становление второго связано с горными системами Анатолии, и за ее пределы он выходит только на восточных Балканах и в Крыму – картина, наводящая на мысль об их одновременном расселении из двух различных центров в эпоху, когда эти регионы в географическом отношении

представляли собой единое целое. Отметим, что оба таксона адаптированы к континентальному климату и не являются в буквальном смысле слова «средиземноморскими».

Непосредственный контакт Крыма и Анатолии в районе ребта Андрусова мог иметь место в конце эоплейстоцена, ранее 1 Муа (Андреев, 2010). Но имеются ли палеогеографические предпосылки для колонизации Крыма термофильными рептилиями естественным путем в более поздние эпохи? Вероятно, да. Глубоководная котловина Черного моря окончательно оформилась в ее нынешнем виде в позднем плейстоцене. Анализ публикаций о проводимых в последние годы исследованиях подводной окраины Крымского полуострова (на сколь бы различных позициях ни стояли их авторы и сколь различными методами ни пользовались) свидетельствует о недавнем погружении структурных частей юго-западной части Горного Крыма, сохранивших свой горный рельеф – с хребтами высотой более 500 м, протяженностью до 20 миль и секущими их палеодолинами рек и каньонами (Авдеев, Белокопытов, 2011). К концу плейстоцена колебания уровня моря и тектонические движения (прогибание дна) привели к отступлению береговой линии в границы, примерно соответствующие положению современной изобаты -100 м, но на некоторых участках она могла быть выдвинута в море до изобаты -300 м и далее (Бондарев, 2012). Последние участки южного продолжения Крымских гор (Форосский выступ?) погрузились, по-видимому, в последние 10 тыс. лет. Возможно, речь может идти даже о всей неоген-четвертичной олистостроме, формирующей вдоль континентального склона от участка в 80 км западнее мыса Херсонес до меридиана мыса Аюдаг пояса шириной 20–30 км, площадью около 3700 км² (Юдин и др., 2000). Обнажавшийся в регрессивные фазы шельф, кромка которого, проходя значительно западнее береговой линии Балканского полуострова, связывала Горный Крым с Анатолией, вовсе не обязательно представлял собой низменную аллювиальную равнину, непригодную для расселения горных видов рептилий. Напротив, более, чем вероятно существование систем небольших хребтов и возвышенностей, облегчавших эту задачу (см. Какаранза и др., 2011). Палеоклиматические условия прилегающих к морю регионов, по-видимому, не препятствовали сохранению вдоль моря термофильных форм даже в эпоху максимального похолодания плейстоцена и тем более – их расселению в раннем – среднем голоцене, когда в Прибосфорье и, с некоторым запозданием, в Крыму в составе растительности резко возросла роль средиземноморских видов флоры, в частности, *Pistacia* (Mudie et al., 2002; Cordova, 2007). Некоторыми исследователями затопление шельфа при голоценовой трансгрессии трактуется даже как гибель большей части Крымского субсредиземноморья и событие, обусловившее распад сплошного пояса маквиса от Балкан до Кавказа (Yena et al., 2007).

Таким образом, возможность возникновения крымско-балканской и крымско-анатолийской дизъюнкций ареалов в последние 10 тыс. лет не может быть отвергнута *a priori*. Наиболее приемлемой для объяснения обитания в Крыму термофильных видов оказывается гипотеза С.Я. Парамонова, впервые высказанная в середине 20 века – с тем отличием, что этот автор отдавал

ведущую роль заселению Крыма с севера (через широкое соединение в районе Перекопского перешейка) в среднем голоцене (Парамонов, 2014), в то время как мы ищем возможности для их проникновения с юга и не ограничиваем период колонизации одним лишь голоценом. Конечно, при этом не следует забывать, что действительность много шире рамок любых концепций, и скорее всего на самом деле все *было не так* – по образному выражению В.Ю. Ратникова (2013). Сложность, а иногда и кажущаяся парадоксальность современной картины распространения «ожженных» видов флоры и фауны вокруг Черного моря, колоссальные временные дистанции, отделяющие события минувших геологических эпох от наших дней, неполнота и противоречивость геологических данных – все это предостерегает от упрощенных механистических трактовок событийного ряда по типу: «регрессия – мост – расселение фаунистического комплекса» и эксплуатации явно превратных представлений о событиях четвертичного периода и их хронологии (хотя некоторые предложенные в последние годы схемы и кажутся весьма привлекательными вследствие своей армейской однозначности) (см., напр.: Ковблук, 2014).

При отсутствии материальных свидетельств (то есть палеонтологических находок) высказанные предположения, более или менее убедительные для авторов, не выходят, за рамки научной спекуляции. Доказательством аборигенного статуса *M. kotschyi* и *Z. situla* в фауне Крыма могло бы послужить обнаружение их ископаемых остатков в отложениях плейстоцен-голоценового возраста или хотя бы в слоях, предшествующих времени греческой колонизации Таврики. Таких данных на сегодняшний день нет. Правильность идентификации остатков *Z. situla* в средневалдайских слоях пещеры на Чатырдаге (Vtemir, Ridush, 2005) вызывает обоснованные сомнения (Ратников, 2015), а *M. kotschyi* в ископаемом состоянии нигде по ареалу вида до сих пор не обнаружен. Кажется странным, что остатки гекконов не были найдены при проведении раскопок Херсонесского городища. Конечно, мелкие кости ящериц могли оставаться незамеченными археологами. Автор несколько раз находил полные скелеты гекконов в районе мыса Айя и на Карадаге, но все они были свежими, их появление связано с гибелью ящериц на зимовках.

На наш взгляд, в подобной ситуации аргументы, важные в ключе дискуссии о времени появления *M. kotschyi* и *Z. situla* в Крыму, могут быть получены при проведении раскопок в пещерах мыса Айя с их мощными глинисто-щебнистыми отложениями – в особенности, в потерянной в 1990-е годы и вновь обретенной археологами историко-археологического музея-заповедника «Херсонес Таврический» в 2016 году пещере Калафатлар-Кобасы, где при расчистке ходов были обнажены слои, предварительно датируемые рубежом I–II тысячелетия до н. э. и, вероятно, более древние – вплоть до голоцена. Мощный, толщиной десятки сантиметров, культурный слой охватывает период от поздней античности до позднего средневековья и содержит множество обожженных костей диких животных; его подстилает слой суглинка (аллювия?) с мелкой галькой толщиной до 0.8–1 м. Ниже снова идет горизонт с углями и незначительным количеством обломков лепной керамики. Глубокие потолочные карманы пещеры заполняют

сцементированные в плотную брекчию «висячие» отложения с галькой. В украинский период пещера была сильно повреждена «черными археологами», однако, ее палеонтологический ресурс, безусловно, не исчерпан.

Перспективные для проведения исследований полости заложены в конгломератах и известняках верхней юры и открываются на обрывистом побережье между Балаклавой и мысом Айя на высотах 330–500 м н.у.м. (Турбанов и др., 2015). Вероятность находок остатков *M. kotschy* и *Z. situla* здесь выше, чем где бы то ни было в Крыму. В силу географического положения и геоморфологических особенностей, автохтонный горный массив мыса Айя, в конце плейстоцена несомненно, служил убежищем для теплолюбивой флоры и фауны. Поэтому – если только гипотеза о проникновении «средиземноморцев» в Крым естественным путем имеет под собой основания – эти виды обитают здесь достаточно продолжительное время. В можжевельно-дубовых и сосновых (*Pinus brutia*) редколесьях данного участка побережья локализована одна из наиболее многочисленных в Крыму популяций *M. kotschy*, и регулярно регистрируется *Z. situla*. Обе рептилии используют пещеры на протяжении всего года, а геккон в отдельные периоды образует в них крупные скопления (Турбанов и др., 2015). О тяготении леопардового полоза к полостям говорит, например, тот факт, что за 5 обследований района, предпринятых с сентября 2015 по октябрь 2016 года, *Z. situla* или его свежие выползки наблюдались в пещерах или в непосредственной близости к ним 4 раза, в то время как такая заурядная змея как желтобрюхий полоз (*Dolichophis caspius* (Gmelin, 1789)) – лишь однажды (на зимовке в пещере «Гекконовая», 20.03.2016 года).

Факты, по мере их накопления, все далее уводят нас от представления о Горном Крыме как «обломке южного материка» и своего рода «северном Крыте». Очевидно, что с неоплейстоцена Крым является лишь «зоной заплеска» Средиземноморья, а оригинальные черты его природы сформировались в эпоху, предшествующую современной – в конце четвертичного периода и голоцене. Более ранние следы субтропического прошлого Северного Причерноморья уничтожены чередой четвертичных похолоданий полностью. Неоднократно возникавшая в неоплейстоцене сухопутная связь Крыма, Балкан и Анатолии не менее существенна для формирования современного облика биоты полуострова, чем его контакты с Западным Кавказом. Прояснение природы этих контактов и доли их участия в фауногенезе Крыма – весьма важная задача. Палеонтологические изыскания в пещерах мыса Айя, возможно, позволят сделать еще один шаг в данном направлении.

Благодарности. Авторы глубоко признательны коллегам из Болгарии и Украины, предоставившим тканевые пробы *M. kotschy* для исследования: Г. Попгеоргиеву, И. Моллову, Г. Крустеву, Н. Цанкову, Д. Добреву и Т.И. Котенко, а также Е.М. Писанцу и В.И. Радченко за любезное содействие при изучении фондовых коллекций ЗМ ННПМ НАН Украины (Киев), П. Лимберакису (Ираклион) и М. Францену (Мюнхен) за внимание к нашей работе, А.В. Иванову (Севастополь) за бесценные консультации по истории и

археологии, И.В. Доронино (Санкт-Петербург) за критические замечания по рукописи статьи.

Список литературы

Авдеев А.И., Белокопытов В.Н., 2011. Морфометрические характеристики и расчлененность рельефа дна северной части Черного моря // Морской гидрофизический журнал. № 4. С. 43–63.

Андреев В.М., 2010. Проблема Понтиды и долины древних рек в Черном море // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. № 2. С. 47–50.

Бондарев И.П., 2012. Основные черты и этапы формирования экосистемы Черного моря в позднем плейстоцене – голоцене // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. № 2. С. 53–71.

Дерюгин К.М., 1899. О путешествии и зоологических исследованиях в Чорохском крае (Юго-западное Закавказье) и окрестностях Трапезунда // Труды Императорского Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Т. 30. Вып. 2. С. 49–115.

Какаранза С.Д., Кадурич С.В., Ларченко Е.П., Кадурич В.Н., Усенко В.П., Ищенко Л.В., 2011. Находка эффузивных пород на северо-западном шельфе Черного моря // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. № 1. С. 83–92.

Кукушкин О.В., 2013. Генезис герпетофауны Крыма: новое видение проблемы // Юбилейные зоологические чтения. Симферополь. С. 22–25.

Кукушкин О.В., Шарыгин С.А., 2005. Новые данные по морфологии средиземноморского геккона, *Mediodactylus kotschy danilewskii* (Reptilia, Gekkonidae), в Крыму // Вестник зоологии. Т. 39. № 6. С. 37–49.

Ковблюк Н.М., 2014. Пауки (Arachnida, Aranei) Крыма: фауногенез и гипотеза Понтиды // Українська ентомофауністика. Т. 5. № 2. С. 29–53.

Назаров Р.А., Поярко Н.А., 2013. Таксономическая ревизия рода *Tenuidactylus Szczerbak et Golubev, 1984* (Reptilia, Squamata, Gekkonidae) с описанием нового вида из Средней Азии // Зоологический журнал. Т. 92. № 11. С. 1312–1332.

Никольский А.М., 1891. Позвоночные животные Крыма // Приложение к Т. 68 Записок Императорской Академии Наук. № 4. СПб: Типография Императорской АН. 484 с.

Парамонов С.Я., 2014. Происхождение фауны и флоры Крыма // Русский орнитологический журнал. Т. 23. Экспресс-выпуск 1035. С. 2500–2503.

Пидопличко И.Г., 1954. О ледниковом периоде. История четвертичной фауны Европейской части СССР. Вып. 3. Киев: Изд-во АН УССР. 218 с.

Пузанов И.И., 1949. Своеобразие фауны Крыма и ее происхождение // Ученые записки Горьковского государственного университета. Вып. 14. С. 5–32.

Ратников В.Ю., 2013. Происхождение и расселение: а если было не так? // Принципы экологии. Т. 2. № 3. С. 78–84.

Ратников В.Ю., 2015. Чешуйчатые пресмыкающиеся из верхнеплейстоценовых отложений пещеры Эмине-Баир-Хосар в Крыму // Материала всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). Кострома: Костромкой печатный дом. С. 64–65.

Семенов А., 1899. Несколько соображений о прошлом фауны и флоры Крыма по поводу нахождения там горной куропатки (*Saccalus chukar* G.R. Gray) // Записки Императорский Академии Наук. Физико-математическое отделение Т. 8. № 6. СПб: Типография Императорской АН. С. 3–19.

Турбанов И.С., Оксиненко П.В., Кукушкин О.В., 2015. О находках пресмыкающихся (Reptilia) в карстовых полостях Горного Крыма // Материалы всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). Кострома: Костромкой печатный дом. С. 90–94.

Цанков Н., 2007. Подразред Гушери // В кн.: Определитель на земноводные и влечугите в България. В. Бисерков (ред.). София: Зелени Балкани. С. 77–104.

Шик С.М., 2013. Предложения по общей стратиграфической шкале квартера // Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства. М. С. 392–393.

Щербак Н.Н., 1960. Новые данные о крымском гекконе (*Gymnodactylus kotschyi danilewskii* Str.) // Зоологический журнал. Т. 39. Вып. 9. С. 1390–1397.

Щербак Н.Н., 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма (Herpetologia Taurica). Киев: Наукова думка. 240 с.

Щербак Н.Н., Голубев М.Л., 1986. Гекконы фауны СССР и сопредельных стран. Киев: Наукова думка. 232 с.

Юдин В.В., Герасимов М.Е., Бондарчук Г.К., 2000. Южнокрымская олистострома // Доклады РАН. Т. 371. № 3. С. 358–361.

Baran I., Gruber U., 1982. Taxonomische Untersuchungen an türkischen Gekkoniden // Spixiana. V. 5. № 2. S. 109–138.

Bartol, J., Govers, R. 2009. Flexure due to the Messinian-Pontian sea level drop in the Black Sea // *G³: Geochemistry. Geophysics. Geosystems*. V. 10. № 10. P. 1–14. [Электронный ресурс]. doi:10.1029/2009GC002672.

Cohen K.M., Finney S.C., Gibbard P.L. and Fan J.-X., 2013 (updated). The ICS International Chronostratigraphic Chart // Episodes. V. 36. P. 199–204. [Электронный ресурс]. <http://www.stratigraphy.org/ISCchart/ChronostratChart2016-10.pdf>

Cordova C.E., 2007. Holocene Mediterraneanization of the South Crimean vegetation: palaeoecological records, regional climate change, and possible non-climatic influences // In: The Black Sea Flood Question: Changes in Coastline, Climate, and Human Settlement. V. Yanco-Hombach and A. Gilbert (eds.). Dordrecht: Springer. P. 319–344.

Domeneghetti D., Marta S. & Sbordoni V., 2014. A modeling approach for the distribution of two Reptiles species *Mediodactylus kotschyi* and *Zamenis situla* // Atti X Congresso Nazionale Societas Herpetologica Italica, Cenova. P. 203–205.

Fritz U., Ayaz D., Hundsdoerfer A. K., Kotenko T., Guicking D., Wink M., Tok C. V., Çiçek K., Buschbom J., 2009. Mitochondrial diversity of European pond turtles (*Emys orbicularis*) in Anatolia and the Ponto-Caspian Region: multiple old refuges, hotspot of extant diversification and critically endangered endemics // *Organisms, Diversity and Evolution*. V. 9. № 2. P. 100–114.

Jandzik D., Avcı A., Gvoždik V., 2013. Incongruence between taxonomy and genetics: Three divergent lineages within two subspecies of the rare Transcaucasian rat snake (*Zamenis hohenackeri*) // *Amphibia–Reptilia*. V. 34. № 4. P. 579–584.

Joger U., Fritz U., Guicking D., Kalyabina-Hauf S., Nagy Z.T., Wink M., 2007. Phylogeography of western Palaearctic reptiles – Spatial and temporal speciation patterns // *Zoologischer Anzeiger*. V. 246. P. 293–313.

Kasapidis P., Magoulas A., Mylonas M., Zouros E., 2005. The phylogeography of the gecko *Cyrtopodion kotschy* (Reptilia: Gekkonidae) in the Aegean archipelago // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 35. P. 612–623.

Kumlutaş Y., Durmuş H., Tunç M.R., Öz A., Düşen S., 2004. On Some Lizard Species of the Western Taurus Range // *Turkish Journal of Zoology*. V. 28. P. 225–236.

Kyriazi P., Kornilios P., Nagy Z.T., Poulakakis N., Kumlutaş Y., Ilgaz Ç., Avcı A., Göçmen B., Lymberakis P., 2013. Comparative phylogeography reveals distinct colonization patterns of Cretan snakes // *Journal of Biogeography*. V. 40. P. 1143–1155.

Mudie P.J., Rochon A., Aksu A.E., 2002. Pollen stratigraphy of Late Quaternary cores from Marmara Sea: land-sea correlation and paleoclimatic history // *Marine Geology*. V. 190. P. 233–260.

Naumov B., Tomović L., 2007. A review of distribution and conservation status of *Zamenis situla* (Linnaeus, 1758) (Reptilia: Colubridae) in Bulgaria // *Acta Herpetologica*. V. 2. № 1. P. 7–10.

Paramonow S.J., 1944. Die Entstehung der Fauna auf der Halbinsel Krim // *Annales Hist.-nat. Musei nationalis hungarici. Pars zoologica*. V. 37. S. 131–151.

Psonis N., Antoniou A., Kukushkin O., Jablonski D., Petrov B., Crnobrnja-Isailović J., Sotiropoulos K., Gherghel I., Lymberakis P., Poulakakis N., 2017. Hidden diversity in the *Podarcis tauricus* (Sauria, Lacertidae) species subgroup in the light of multilocus phylogeny and species delimitation // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 106. P. 6–17 (in press.).

Rösler H., 2000. Zur Taxonomie und Verbreitung von *Cyrtopodion kotschy* (Steindachner, 1870) in Bulgarien (Sauria: Gekkonidae) // *Gekkota*. V. 2. S. 3–19.

Rösler H., Schmidtler J.F., Moravec J., 2012. Bemerkungen zu einigen Unterarten von *Mediodactylus kotschy* (Steindachner, 1870) und *Mediodactylus heterocercus mardinensis* (Mertens, 1924) in der Südlichen Türkei und in angrenzenden Gebieten (Squamata: Sauria: Gekkonidae) // *Herpetozoa*. V. 25. № 1/2. P. 25–46.

Speybroeck J., Beukema W. & Crochet P.-A., 2010. A tentative species list of the European herpetofauna (Amphibia and Reptilia) – an update // *Zootaxa*. V. 2492. P. 1–27.

Štěpánek O., 1937. Eine neue Unterart der Eidechse *Gymnodactylus kotschy* aus Bulgarien // Mitt. aus den Königl. Naturwissenschaftlichen inst. in Sofia. Bd. 10. S. 280–285.

Vremir M., Ridush B., 2005. The Emine-Bair-Khosar “Mega-Trap” (Ukraine) // Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. № 14. P. 235–239.

Yena An., Yena Al., Yena V., 2005. “Stankewicz pine” in Crimea: some new taxonomical, chorological and paleo-landscape considerations // Dendrobiology. V. 53. P. 63–69.

O.V. Kukushkin^{1,4}, B.P. Petrov², R.A. Nazarov³, D.A. Melnikov⁴

¹ Vyazemski Karadag Research Station – Nature Reserve of RAS,
Theodosia, Republic of Crimea

² National Museum of Natural History, Bulgarian Academy of Sciences, Sofia

³ Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow

⁴ Zoological Institute RAS, St. Petersburg
e-mail: vipera_kuk@ukr.net

The problem of a biogeographical status of two reptiles with narrow distributions in the Crimean Mountains and the importance of Cape Aya karst caves for its solution

Summary. Results of molecular genetic studies of Kotschy’s gecko (*Mediodactylus kotschy*) and the leopard snake (*Zamenis situla*) from Crimea, Bulgaria and Turkey suggest their appearance in the Crimean fauna either at the Pleisto-Holocene transition or later, even during historical times. Palaeontological research in caves of Cape Aya, southernmost Crimea, might help us solve the problem if these species are Crimean aborigens and relics of the later geological epochs or they are to be considered as adventive faunistic elements which naturalized there in antiquity times.

Температурный фактор в развитии микромицетов карстовых полостей

Резюме. Проведено исследование влияния температуры на культивирование микромицетов, выделенных из ряда карстовых пещер. Отмечено влияние среды культивирования на видовой состав микромицетов. Среди изолятов выявлена значительная доля психротолерантов и психрофилов.

Карстовые подземные полости один из вариантов подземных экосистем, где развитие видов идет без прямого влияния солнечной энергии. Условия пещерной среды часто характеризуют как относительно стабильные, однако они могут значительно варьировать в пределах полости. Меняется состав пород, может изменяться степень обводненности и влажность воздуха, газовый состав атмосферы на разных участках пещеры. Более стабильной является температура полости, если речь идет не об участках близких к поверхности. В данном исследовании стояла задача оценить влияние температуры на микромицеты пещер.

Органическое вещество в пещерах может быть, как результатом реализации трофических цепей внутри полости, так и иметь поверхностное происхождение. Особенности распределения органического вещества в пещерах является его дискретность. То есть на различных участках полости концентрация может варьировать от полного отсутствия до обилия. Это обусловлено комплексом факторов, среди которых наиболее значимы морфология полости, активность сообщения с поверхностью, качество и количество субстратов (пород и отложений), гидрологический режим, видовой состав пещер. В данном исследовании с целью нивелирования фактора наличия органического вещества выделено несколько типов местообитаний, каждое из которых проанализировано отдельно. Это скальные поверхности и натечные образования, глинистые отложения с низким содержанием органического вещества, глинистые отложения, загрязненные органическим веществом антропогенной природы. В последнем случае отбор образцов производился на расстоянии 0.2–0.5 м от визуальных разрастаний микромицетов. Все местообитания находились вдали от водных потоков и располагались в зоне стабильных температур пещеры.

Исследование проведено в пещерной системе Акшаша–Мчишта, расположенной в Республике Абхазия в 2009–10, 2012, 2016 годах; пещере Киндерлинская (= им. 30-летия Победы) (Республика Башкортостан, 2011–2014 года); Геологов-2 (Пермский край, 2006, 2010, 2013–2014 года); Женеvская (Красноярский край, 2016 год); и Ящик Пандоры (Красноярский край, 2011, 2014 года). Температура воздуха в пещерной системе Акшаша–Мчишта составляла 8–12°C, что связано с наличием мощных водных потоков и

влиянием на температуру воздуха поступающих в пещеру вод. В остальных пещерах температура была около 4°C. Все пещеры заложены в известняковых породах.

Проводили отбор грунтов в пещерах в стерильные герметичные емкости, которые хранили при температуре пещеры (Мазина и др., 2015; Практикум..., 2009). Отбирали образцы почв на поверхности над зоной расположения пещеры, а в случае Женовской, Победы и Акшаши-Мчишты еще и в зоне потенциального водозабора.

Известно, что виды, обитающие в олиготрофных условиях, могут испытывать стресс при переносе их на богатые питательными веществами среды, что может приводить даже к их гибели (Громов, Павленко, 1989). Поэтому помимо стандартных питательных сред для культивирования микромицетов использовали среды с пониженным содержанием питательных веществ. Применяли агаровые среды: среду Чапека-Докса (Практикум..., 2009) с концентрацией сахара 3, 1.5 и 0.5 г/л и Сусло-агар, используя для среды сусло с концентрацией сахаров 4°Б из которого дополнительно готовили среду с концентрацией сахара 0.5 и 1.5°Б. Кроме того использовали вытяжку из глинистых отложений (аналог почвенной вытяжки) и почвенную вытяжку для поверхностных проб (Практикум..., 2009).

Выполняли посевы из грунтов по стандартной методике (Практикум..., 2009). Дополнительно проводили прямое микроскопирование образцов, обнаруженный мицелий с помощью стеклянного капилляра переносили на среду, использовали вытяжку из грунта. С плотных субстратов делали отпечатки с образца на среду. Культивирование проводили при температуре пещеры, а также при температуре 0, 4, 9, 12, 15, 18, 20, 25 и 37°C. При низких температурах время культивирования составляло не менее 4 недель (максимум 12 недель).

Выросшие при каждой температуре колонии культивировали при всех температурах с целью определения температурных предпочтений, причем на среду переносили в первом варианте участки мицелия и во втором варианте споры, если удавалось добиться спороношения. Культивирование проводили на той среде, на которой был получен изолят. Ряд изолятов, у которых не удавалось добиться спороношения на среде выделения, культивировали на всех вариантах сред. Оценивали скорость роста, момент наступления спороношения, число проросших спор.

В результате исследования обнаружено, что местах с повышенной антропогенной нагрузкой было максимальным число изолятов, способных к росту на средах со стандартной концентрацией сахаров. Все виды, выявленные на таких средах, вне зависимости от их температурных предпочтений, были обнаружены и в почвах.

Примерно у 40±15% изолятов, выявленных на «голодных» средах и вытяжке из субстратов не наблюдалось спороношения, причем эти изоляты имели оптимум роста при температуре пещеры, из которой они были выделены.

Среди выделенных из пещер изолятов не обнаружено способных к культивированию при температуре 37°C, что говорит об отсутствии в пещерах

потенциально патогенных для человека микромицетов. Исключением является пещерная система Акшаша-Мчишта, где были выявлены микромицеты мезофилы и психротолеранты. При этом из почв над пещерами выявлены как мезофилы, доля которых обычно была более 50% так и психротолеранты. Нужно отметить, что представленность видов психротолерантов и психрофилов в почвах сильно различалась в зависимости от сезона, в более холодные сезоны могли преобладать психротолеранты, возрастала доля психрофилов.

На всех объектах, кроме пещерной системы Мчишта-Акшаша, выявлено большое число психрофильных видов, как в пещерах, так и в почвах. Все изоляты, полученные в результате непосредственного переноса мицелия с субстрата на среду были психрофилами с температурным диапазоном роста строго до 15°C и оптимумом роста при температуре пещеры. Кроме того, были выявлены изоляты с оптимумом роста при 0°C, время появления колоний на среде составило 6 недель. Скорее всего, при небольшом сроке культивирования, который обычно практикуется при исследованиях микробиоты пещер культуральными методами (Кузьмина и др., 2012) происходит недооценка видового состава психрофильных видов.

При повторном культивировании изолятов, выделенных при температуре пещер, при повышении температуры для мицелия было характерно либо сохранение скорости роста, либо ее увеличение в диапазоне температуры до 12–15°C. Изоляты, выделенные при более низких температурах, как правило, имели оптимум роста при температуре пещеры. Что касается повторного культивирования спор полученных изолятов, то в большинстве случаев наблюдался активный рост в температурном диапазоне от 4 до 15, или в диапазоне 9 до 25°C.

Для всех пещер, кроме Акшаша-Мчишты, выявлен ряд изолятов при температуре культивирования 12, 15, 18, 20 и 25°C, споры которых при повторном культивировании преимущественно выявляли оптимумы роста в низком интервале температур от 4 до 9°C.

Видовое разнообразие микромицетов и их численность в глинистых отложениях были выше, чем видовое разнообразие и численность на плотных субстратах, при этом число видов психрофилов-олиготрофов было примерно одинаковым.

В результате проведенного исследования показано, что оптимальной средой для выявления пещерной микробиоты является вытяжка из глинистых отложений пещер, которая наиболее близка к составу реальных субстратов. При использовании сред Чапека-Докса или Сусло-агара, особенно со стандартной концентрацией сахаров, преимущественно выявляются виды, занесенные с поверхности.

Как в пещерах, так и в почвах над пещерами значительную долю составляют виды психротолеранты, способные к росту в широком диапазоне температур. Отмечено, что формируемые микромицетами споры неоднородны по отношению к температурному фактору, что позволяет сохранять устойчивость вида в природе.

Выявлен ряд видов, которые характерны для каждой конкретной пещеры и обладают оптимумом роста при температуре пещеры. Многие из изолятов не образовывали спор. При анализе способности спор, полученных у этих видов, к росту при разной температуре, показано, что наибольшее число колоний образовывалось при температуре пещеры.

В субстратах с высоким содержанием органического вещества антропогенной природы преобладали микромицеты, характерные для почв, расположенных над пещерой, что указывает на то, что в мезотрофных условиях начинают преобладать виды, заносимые в пещеры с поверхности. По-видимому, они имеют конкурентное преимущество по отношению к олиготрофным пещерным видам при богатстве органического вещества. Повышение видового разнообразия и обилия микромицетов на загрязненных участках подтверждает предположение об участии микромицетов в биологическом самоочищении пещер (Хижняк и др., 2003), а отсутствие среди изолятов способных к росту при температуре тела человека говорит об их безопасности для человека. В то же время в более южных районах отмечены изоляты, культивируемые при 37°C, но их доля в общем числе микромицетов невелика.

Список литературы

Громов Б.В., Павленко Г.В., 1989. Экология бактерий: Учеб. пособие. Л.: Издательство Ленинградского университета. 248 с.

Кузьмина Л.Ю., Галимзянова Н.Ф., Абдуллин Ш.Р., Рябова А.С., 2012. Микробиота пещеры Киндерлинская (Южный Урал) // Микробиология. Т. 81. № 1. С. 273–281.

Мазина С.Е., Базарова Е.П., Концевова А.А., 2015. Санитарно-показательная микробиота пещерной системы Снежная-Иллюзия-Меженного // Фундаментальные исследования №2 (часть 26). С. 5808–5814.

Нетрусов А.И. (ред.), 2005. Практикум по микробиологии. М.: Академия. 602 с.

Хижняк С.В., Таушева И.В., Березиков А.А., Нестеренко Е.В., Рогозин Д.Ю., 2003. Психрофильные и психротолерантные гетеротрофные микроорганизмы карстовых полостей средней Сибири // Экология. № 4. С. 261–266.

S.E. Mazina¹, A.A. Kontsevova², R.T. Mannapova²

¹ Lomonosov Moscow State University, Moscow
² RSAU – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow
e-mail: conophytum@mail.ru

The temperature factor in the development of micromycetes in karst hollows

Summary. The effect of temperature on the cultivation of micromycetes taken from a number of caves is evaluated. The cultivation medium is noted to affect the species composition of micromycetes. Considerable proportions of psychrotolerants and psychrophiles are revealed among the isolates.

Адаптации водорослей и цианобактерий к среде карстовых известняковых пещер

Резюме. Пещерная среда значительно отличается от наземной, чем обусловлено наличие целого комплекса адаптаций у подземных видов. Понимание сложного эволюционного процесса видообразования в пещерах невозможно без изучения переходных форм. Одним из вариантов местообитаний, где возможно выявить поверхностные виды с адаптациями к подземной среде – это входные участки пещер. На примере водорослей и цианобактерий проведен анализ адаптаций к особым условиям пещерной среды. Рассмотрены как входные участки пещер, так и сообщества ламповой флоры в оборудованных пещерах.

Типичные подземные карстовые полости можно рассматривать как климатически стабильные местообитания, ввиду постоянной температуры, высокой относительной влажности и недостатка или полного отсутствия естественного освещения (Poulson, White, 1969). Пещеры, по мнению некоторых исследователей (Pedersen, 2000; Czerwik-Marcinkowska, 2013), признаны экстремальными средами. В освещенной зоне входной части пещер или вокруг источников искусственного освещения в экскурсионных пещерах развиваются сообщества обрастаний, в основном, состоящие из водорослей, цианобактерий, мхов, папоротников и иногда покрытосемянных. Очевидно, что данные организмы обладают комплексом уникальных адаптаций (морфологических, онтогенетических, физиолого-биохимических) к условиям пещерной среды.

Для водорослей и цианобактерий обитающих в почве характерны мелкие размеры (относительно видов, обитающих в водной среде), появление темной окраски, способность быстро переходить из состояния покоя к вегетации при смене условий, формирование различных неклеточных оболочек (чехлы, слизь и пр.) и формирование биопленок. Стратегия выживания почвенных видов отражена в классификации жизненных форм почвенных водорослей, включая цианобактерии (Штина, Голлербах, 1976; Штина и др., 1981; Алексахина, Штина, 1984). Эта классификация используется довольно редко и в основном русскоязычными исследователями, причем в работах, посвященных пещерам в исследуемых объектах дается спектр жизненных форм, который в дальнейшем не обсуждается (Абдуллин, 2009). В зарубежных работах в пещерах отмечают планктонные и бентосные виды водорослей, а также водоросли вневодных местообитаний, включая аэрофильные, эдафофильные и литофильные сообщества (Coute, Chauveau, 1994).

Классификация Штина и Голлербах учитывает морфологические характеристики водорослей, потребности в воде и температуре, и стратегию развития в почвенных системах. По сути, эта классификация разработана не только для почв, но и для грунтов в целом. Почвенные водоросли нужно понимать шире, как водоросли грунтов вневодных местообитаний, делая поправку и на то, что часть местообитаний может в разные сезоны или в зависимости от интенсивности осадков переходить из разряда водных во вневодные (временные водотоки, небольшие ванночки, лужи и озера).

Местообитания пещер могут значительно отличаться от поверхностных в первую очередь по химическому составу, за счет наличия отложений или минеральных образований, нехарактерных для поверхности. В пещерах нет почв, но может вноситься почвенный материал с поверхности или свод пещеры может быть представлен почвенными горизонтами, в случае близкого нахождения полости к поверхности. В пещерах отмечено формирование почвоподобных тел как за счет функционирования хемолитоавтотрофных систем (Семиколенных и др., 2004) так и за счет фотоавтотрофов (Мазина и др., 2015). Местообитания фототрофов описаны для сообществ ламповой флоры карстовых пещер (Мазина и др., 2015; Мазина, 2016) но они не исчерпывающи и не охватывают всех местообитаний входной зоны.

При характеристике местообитаний нужно учитывать, помимо характеристик грунта, температуру, влажность и обводненность (постоянную или периодическую). Виды грунтов будут зависеть от типа пещеры и вмещающих пород, от наличия вноса в пещеры с потоками веществ с поверхности (почвы, грунт, органическое вещество), а также от биоты. В первом приближении можно выделить породы (плотные и рыхлые), отложения (плотные и рыхлые) которые могут значительно варьировать по химическому составу, влагоемкости, содержанию органического вещества, кислотности и пр., различные элювиальные и аллювиальные отложения, гуано и другие отложения органического происхождения, почвоподобные тела. Ограничение рассматриваемых объектов карстовыми известняковыми пещерами позволяет сократить вариативность местообитаний.

Известняковые субстраты значительно варьируют по своим физическим характеристикам. Они могут различаться по плотности и порозности, соответственно меняется влагоемкость известняка и микрорельеф поверхности, а также глубина, на которую может проникнуть водоросли. На плотных известняках со слабовыраженным микрорельефом в пещерах отмечены Сh-форма (обитающие в толще почвы одноклеточные и колониальные зеленые и желто-зеленые водоросли, легко переносящие экстремальные условия), С-форма (одноклеточные, колониальные или нитчатые водоросли, образующие обильную слизь, обитают в толще почвы или образуют тонкие слизистые пленки на поверхности почвы, требовательны к воде, теньвыносливы), Х-форма (одноклеточные желто-зеленые и зеленые водоросли, обитающие среди почвенных частиц, теньвыносливы, чувствительны к засухе и экстремальным температурам, способны к миксотрофному питанию). Пещерные местообитания характеризуются повышенной влажностью, но при близости к поверхности и наличии

интенсивных воздушных потоков известняковые субстраты теряют влагу, в таких условиях доминирует С-форма.

На рыхлых известняках, где выражен микрорельеф и водоросли могут проникать в глубину субстрата на несколько миллиметров, развивается С-форма, Р-форма (нитевидные цианобактерии, не образующие обильной слизи, обитающие в толще почвы оплетая почвенные частицы или образующие тонкие кожистые разрастания на поверхности почвы, ксерофиты), может выявляться Н-форма (нитевидные зеленые и желто-зеленые виды, живущие рассеянно среди почвенных частиц, при достаточной влажности и затенении образующие поверхностные налеты, чувствительны к засухе и сильному освещению), в основном желто-зеленые водоросли.

При наличии на поверхности известняков глинистых отложений различной мощности разнообразится спектр водорослей. Прибавляется В-форма (диатомовые водоросли – подвижные клетки, обитающие в поверхностных слоях почвы или слизи других водорослей, отличаются холодостойкостью, солевыносливы, светолюбивы, чувствительны к засухе), М-форма (сине-зеленые нитевидные водоросли, образующие макроскопические корочки или дерновинки на поверхности почвы, засухоустойчивы, холодо- и теплоустойчивы), amph.-форма (встречаются в почвах, но тяготеют к обитанию в воде или почвах, хотя бы переувлажненных), и hydr.-форма (обитающие в водоемах и случайно оказавшиеся в почве). В таких местообитаниях в сообществах начинают преобладать мохообразные – протонема и гаметофиты, могут развиваться папоротники их заростки. В пещерах часто встречаются виды рода *Nostoc*, который обычно выделяют в N-форму (виды рода *Nostoc* с наземными макроскопическими талломами), однако в условиях пещер виды, традиционно относящиеся к данной форме, не образуют макроскопических талломов, поэтому их относят к PF-форме (цианобактерии Р-формы, способные к азотфиксации).

На известняках, которые большую часть сезона увлажняются маломощными водотоками, такими как капельная или сочающаяся влага, развиваются био пленки, основу которых составляют Р-, amph.-, и hydr.-формы.

Кальцитовые отложения как местообитания в целом не сильно отличаются от плотных известняков, но на них, помимо перечисленных выше форм, отмечены чехлообразующие цианобактерии М-формы и род *Nostoc*. В условиях высокой влажности воздуха при наличии редких потоков (паводковые потоки при сильных дождях) на кальците формируются массивные разрастания видов, имеющих на поверхности карбонатные чехлы. В пещерах Крыма и Кавказа отмечены виды *Scytonema drilosiphon* Elenkin et V. Polyanski и *Tolypothrix calcarata* Schmidle.

На известняках или кальцитовых отложениях с постоянными водотоками формируются био пленки с преобладанием видов Р-, В-, amph.-, и hydr.-формы.

В исследованиях Mulec et al. (2008) высказывалось предположение, что кокковидная форма клеток, лучше приспособлена к низкому уровню освещения по сравнению с другими формами цианобактерий. Возможно, этим

объясняется доминирование видов, принадлежащих к порядку Chroococcales, в биопленках и сообществах обрастаний (Popović et al, 2015). По нашим наблюдениям, в пещерах России действительно отмечается разнообразие видов Chroococcales как в составе ламповой флоры, так и на входных участках пещер, в том числе и при низком освещении. Однако в работе Абдуллина и Миркина (2015) в качестве теневыносливых видов выделяют нитчатые цианобактерии и виды рода *Nostoc*. Возможно, что это связано с тем, что для выделения водорослей авторы используют в первую очередь культуральные методы, которые отражают способность роста организмов на предложенной среде, а не реальную представленность видов в сообществе. Коккоидная форма характерна также и для большинства доминирующих в пещерах видов зеленых водорослей. Для почвенных водорослей отмечено, что облигатные автотрофы (фотоавтотрофы) могут сохранять жизнеспособность в темноте до 60 дней (Штина, Голлербах, 1976).

Водоросли пещерных местообитаний отличаются мелкими размерами, что особенно заметно при оценке размеров клеток в популяциях. Например, зеленая водоросль *Chlorella vulgaris* Beyerinck [Beijerinck] в пещерных сообществах может иметь очень мелкие размеры, при культивировании водоросли выявляются штаммы, которые могут значительно увеличиваться в размерах, но еще и штаммы, сохраняющие мелкие размеры.

Для почвенных водорослей наличие пигментов рассматривают как адаптацию к повышенной инсоляции. Есть мнение, что присутствие различных пигментов у пещерных водорослей можно рассматривать в качестве адаптации к температуре и низкой интенсивности света (Macedo et al., 2009; Martinez, Asencio, 2010). Например, желто-коричневый пигмент сцитонемин, выявленный у представителей рода *Scytonema*, представляет собой один из УФ-поглощающих компонентов, которые скапливаются во внеклеточной оболочке цианобактерий при воздействии солнечной радиации (Balskus, Walsh, 2008). Преобладание темного окрашивания обычно наблюдается у родов *Scytonema*, *Nostoc* и *Tolypothrix* (Pattanaik et al., 2007).

Было отмечено наличие у цианобактерий желатиновых внеклеточных оболочек, способных накапливать и удерживать воду, что позволяет цианобактериям сохранять жизнеспособность в периоды засухи (Macedo et al., 2009; Keshari, Adhikary, 2013). Основными компонентами этих оболочек являются внеклеточные полимерные вещества, такие как полисахариды, липополисахариды, белки, гликопротеины, липиды, гликолипиды, жирные кислоты и ферменты (Young et al., 2008). Они образуют органический матрикс, в который встраиваются сообщества различных микроорганизмов, таким образом формируется биопленка. Благодаря наличию коллоидных полимерных веществ, биопленки способны удерживать большое количество воды, что обеспечивает поддержание влажности, уравнивая изменения влажности и температуры (Schumann et al., 2005). Внеклеточные оболочки также ответственны за связывание клеток (коадгезии) и прикрепление микроорганизмов к субстрату (адгезии) (Warscheid, Braams, 2000).

Цианобактерии преобладают в областях с низким освещением, что объясняется особенностями их фотосинтетического аппарата (Round, 1981).

Фотосинтез водорослей возможен при интенсивности 0.04–0.1% от уровня солнечного освещения. Для карбонатных субстратов характерен «ностоковый комплекс» (Голлербах, Штина, 1969), цианобактерии меняют pH почвы, подщелачивая ее и, таким образом, делая реакцию среды оптимальной для их развития (Lund, 1962).

Другим фактором, который может способствовать долгосрочному сохранению жизнеспособности в периоды низкой освещенности может быть способность некоторых цианобактерий и водорослей к гетеротрофному питанию. Осуществление этого процесса возможно благодаря активной системе поглощения глюкозы (Chodat, 1909). Такие распространенные в пещерах роды, как *Chlorella*, *Chlamidomonas* и *Navicula* демонстрируют нормальный рост в темноте на органических средах (Кузьменко, 1971). Отмечена способность к гетеротрофному росту у Cyanophyta, но рост в темноте медленнее, чем на свету (Smith, 1973).

Следует отметить что, несмотря на значительный интерес к подземным карстовым экосистемам, экофизиологические работы, посвященные изучению адаптаций пещерных видов крайне немногочисленны (Giordano et al. 2000, Hoffmann 2002, Mulec et al. 2008).

Список литературы

Абдуллин Ш.Р., 2009. Биоразнообразие цианобактерий и водорослей Аскинской пещеры // Вестник Оренбургского государственного университета. № 6. С.9–10.

Абдуллин Ш.Р., Миркин Б.М., 2015. Синтаксономия цианобактериально-водорослевых ценозов пещер России и некоторых сопредельных государств // Растительность России. № 27. С. 3–23.

Алексахина Т.И., Штина Э.А., 1984. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука. 152 с.

Голлербах М.М., Штина Э.А., 1969. Почвенные водоросли. Л.: Наука. 228 с.

Кузьменко М.И., 1971. Миксотрофизм у водорослей // Гидробиологический журнал. Т. 7. № 5. С. 111.

Мазина С.Е., 2016. Сообщества ламповой флоры Воронцовской пещеры // Успехи современной науки. Т. 3. № 5. С. 128–138.

Мазина С.Е., Концевова А.А., Юзбеков А.К., 2015. Фотосинтезирующие виды пещеры Новоафонская, развивающиеся в условиях искусственного освещения // Естественные и технические науки. № 10 (88). С. 162–171.

Семиколенных А.А., Иванова А.Е., Добровольская Т.Г., 2004. Микробные сообщества гипсовых пещер и почв карстовых ландшафтов Архангельской области // Почвоведение. № 2. С. 224–232.

Штина Э.А., Антипина Г.С., Козловская Л.И., 1981. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л.: Наука. 269 с.

Штина Э.А., Голлербах М.М., 1976. Экология почвенных водорослей. М.: Наука. 143 с.

Balskus E.P. & Walsh C.T., 2008. Investigating the Initial Steps in the Biosynthesis of Cyanobacterial Sunscreen Scytonemin // *Journal of the Chemical American Society*. V. 130 (46). P. 15260–15261.

Chodat R., 1909. Étude critique et expérimentale sur le polymorphisme des algues. Genève: Georg & Cie. 165 p.

Coute A., Chauveau O., 1994. Algae. In: *Encyclopaedia biospeleologica*. T. 1. P. 371–380.

Czerwik-Marcinkowska J., 2013. Observations on aerophytic cyanobacteria and algae from ten caves in the Ojców national park // *Acta Agrobotanica*. V. 66 (1). P. 39–52.

Hoffmann L., 2002. Caves and other low-light environments: aerophitic photoautotrophic microorganisms. In: *Encyclopedia of Environmental Microbiology*. New York: John Wiley & Sons. P. 835–843.

Keshari N., Adhikary S.P., 2013. Characterization of cyanobacteria isolated from biofilms on stone monuments at Santiniketan, India // *Biofouling*. V. 29 (5). P. 525–536.

Lund J. W.G., 1962. Soil algae. In: *Physiology and biochemistry of algae*. New York: Academic Press. P. 759–770.

Macedo M.F., Miller A.Z., Dionísio A., Saiz-Jimenez C., 2009. Biodiversity of cyanobacteria and green algae on monuments in the Mediterranean Basin: an overview // *Microbiology*. V. 155. P. 3476–3490.

Martínez A., Asencio A.D., 2010. Distribution of Cyanobacteria at the Gelada Cave (Spain) by physical parameters // *Journal of Cave and Karst Studies*. V. 72. № 1. P. 11–20.

Mulec J., Kosi G., Vrhovšek D., 2008. Characterization of cave aerophytic algae communities and effects of irradiance levels on production of pigments // *Journal of Cave and Karst Studies*. V. 70. № 1. P. 3–12.

Pattanaik B., Schumann R., Karsten U., 2007. Effects of ultraviolet radiation on Cyanobacteria and their protective mechanisms. In: *Algae and Cyanobacteria in extreme environments*. Springer. P. 29–45.

Pedersen K., 2000. Exploration of deep intraterrestrial microbial life: current perspective // *MiniReview: FEMS Microbiology Letters*. V. 185. P. 9–16.

Popović S., Subakov Simić G., Stupar M., Unković N., Predojević D., Jovanović J., Ljaljević Grbić M., 2015. Cyanobacteria, algae and microfungi present in biofilm from Božana Cave (Serbia) // *International Journal of Speleology*. V. 44 (2). P. 141–149.

Poulson T.L., White W.B., 1969. The Cave Environment // *Science*. V. 165. P. 971–981.

Round F. E., 1981. The ecology of algae. Cambridge University Press. 652 p.

Schumann R., Häubner N., Klausch S., Karsten U., 2005. Chlorophyll extraction methods for the quantification of green microalgae colonizing building facades // *International Biodeterioration & Biodegradation*. V. 55 (3). P. 213–222.

Smith A.J., 1973. Synthesis of metabolic intermediates // In: *The Biology of Blue-green Algae*. University of California Press. P. 487–500.

Warscheid T., Braams J., 2000. Biodeterioration of stone: a review // International Biodeterioration & Biodegradation. V. 46 (4). P. 343–368.

Young M. E., Alakomi H.L., Fortune I., Gorbushina A.A., Krumbein W.E., Maxwell I., McCullagh C., Robertson P., Saarela M., 2008. Development of a biocidal treatment regime to inhibit biological growths on cultural heritage // Environmental Geology. V. 56 (3–4). P. 631–641.

S.E. Mazina¹, A.V. Popkova²

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow*

²*Peoples' Friendship University of Russia, Moscow*

e-mail: conophytum@mail.ru

Adaptations of algae and cyanobacteria to limestone karst cave environments

Summary. Cave environments differ considerably from epigeal ones, this determining the development of a whole complex of adaptations in cavernicolous species. Understanding the intricate speciation processes in caves is impossible without studies on intermediate forms. One of the habitat kinds where epigeal species with adaptations to a subterranean environment can be yielded is represented by cave entrances. An analysis of the adaptations to the special conditions of cave environments is conducted, with algae and cyanobacteria both taken as examples. Cave entrances and lamp flora communities in equipped caves are both considered.

Распространение и особенности биологии мухоловки обыкновенной *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) на территории Беларуси

Резюме. В настоящее время в мировой фауне известно свыше 3500 видов губоногих многоножек, которые распространены во всех ландшафтных зонах, кроме пустынь, а в горах встречаются вплоть до границы вечных снегов (Залеская и др., 1982; Максимова, 2014). Из них наибольший интерес представляет обыкновенная мухоловка (*Scutigera coleoptrata* L.), первые находки которой на территории Беларуси были осуществлены в начале этого столетия (Ostrovsky, 2016). В настоящее время наша страна является северным пределом ареала *S. coleoptrata*, поэтому не удивительно, что распространение и биология вида на территории Беларуси практически не изучены. Данные обстоятельства и послужили основной причиной наших исследований.

Мухоловка обыкновенная, или скутигера (*Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758)) – единственный представитель семейства Scutigeridae и отряда скутигеровых (Scutigeromorpha) на территории Беларуси. Это небольшая стройная многоножка, от 2.5 до 5 см длиной, с вытянутым телом желтовато-серого или буро-оливкового цвета, вдоль которого идут три темные полосы, и 15 парами тонких и длинных ног, оканчивающихся эластичной пружинящей многочлениковой лапкой. На ногах также имеются поперечные темные полоски, причем длина ног увеличивается в направлении от головы к задней части тела. У самок последняя пара ног в два раза длиннее тела. На голове находится одна пара длинных усиков. По бокам головы располагаются густые скопления глазков, напоминающие сложные фасеточные глаза высших насекомых. Внешний облик многоножки представлен на рис. 1.

В отличие от других губоногих многоножек, у которых парные открытые дыхальца расположены по бокам сегментов тела, у скутигер дыхальца открываются на спинной стороне семи сегментов тела, ближе к их заднему краю. Дыхальца ведут в парные воздушные мешки, от которых, в свою очередь, отходят пучки трахей, благодаря чему достигается уменьшение затрат воды при дыхании. Вообще скутигеры интересны тем, что у них есть много приспособлений к жизни в воздушной среде, которые выработались и у насекомых.

Природный ареал вида охватывает Южную Европу, Северную Африку и Ближний Восток. Завезена и прижилась в Северной и Южной Америке (от Канады до Аргентины и Чили). Также была найдена в Южной Африке, Австралии, Новой Зеландии, Индии и Южной Карелии; обитает во многих странах Центральной Европы, на Кавказе, в Казахстане, южных регионах России, Поволжье и на всей территории Украины (Бартенев, 2013; Высочин, 2010).



Рис. 1. Мухоловка обыкновенная – *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758).

Следует отметить, что *S. coleoptrata* является южным теплолюбивым видом. В пределах своего изначального природного ареала мухоловки нередко встречаются в природе, предпочитая влажные места. В качестве укрытий используют расщелины скал, пустоты под камнями, полости в гнилых пнях, старые постройки, покинутые здания, также их можно встретить и под опавшей листвой. Чаще всего встречи с этими членистоногими животными происходят весной, когда они выходят из своих убежищ погреться в лучах весеннего солнца, и осенью, когда похолодание заставляет мухоловок искать укрытие и они нередко заходят в жилище человека, поселяясь в ваннных комнатах, туалетах, подвалах (Высочин, 2010).

Питается обыкновенная мухоловка различными насекомыми (в частности, тараканами, щетинохвостками, мухами), пауками и другими мелкими беспозвоночными, убивая свою добычу путем впрыскивания яда, и только затем ее съедает. Быстро бегает как по горизонтальным, так и по вертикальным поверхностям, развивая скорость до 40–50 см/с.

В природных условиях скутигеры размножаются в конце весны – начале лета, а в жилых помещениях антропогенной среды обитания – в течение всего года (Загороднюк, 2012; Таращук, 2009; Шепітько, Загороднюк, 2011; Iorio, Geoffroy, 2007). В период размножения самец и самка при встрече постукивают друг друга усиками, после чего самец откладывает лимоннообразный сперматофор, толкает на него самку, которая тут же захватывает его половыми придатками. Поскольку наружно-внутреннее оплодотворение у мухоловок происходит на открытой поверхности субстрата, семенная жидкость не может так долго сохраняться, не высыхая, как, например, в подземных ходах у геофилов (*Geophilomorpha*). Поэтому откладка сперматофора происходит только в присутствии самки, так что во внешней

среде семенная жидкость остается лишь непродолжительное время. Яйца самка откладывает по одному, преимущественно в трещинах зданий и щелях бетонных заборов. Развитие у мухоловок протекает с анаморфозом. В этом случае личинка выходит из яйца с неполным числом туловищных члеников, восполняемых при ряде линек. С каждой линькой к имеющимся сегментам прибавляются позади последнего сформированного сегмента членики, следующие за ним по порядку.

В соседней Украине до недавних пор *S. coleoprata* была известна исключительно с южного и юго-западного побережья Крыма, где обитала в скальных расщелинах, под камнями, в старых зданиях и в зданиях заброшенных деревень. Однако в настоящее время все чаще наблюдаются случаи активного расселения вида на север. За последние два десятилетия *S. coleoprata* была зарегистрирована во многих областях Украины (Бачинский, 2013; Загороднюк, 2012; Тарашук, 2009; Шепітько, Загороднюк, 2011; Бригадиренко, 2011; Высочин, 2010) и азиатской части России (Nefediev et al., 2016). В связи с этим обнаружение данного вида на юге Беларуси имеет определенное научное значение, так как ближайшие описанные в литературе точки находок обыкновенной мухоловки расположены на достаточно большом расстоянии (Merzlikin, 2013; Тарашук, 2009).

Scutigera coleoprata оказалась хорошо адаптированным к новым условиям существования в антропогенной среде видом. Потепление последних лет благоприятствовало ее активной экспансии на север, но климатические условия зимнего периода, характерные для нашего региона, вынудили мухоловок поселиться в жилых помещениях рядом с людьми, однако в последнее время мухоловок все чаще можно наблюдать здесь и в естественных условиях (Загороднюк, 2012; Шепітько, Загороднюк, 2011; Бригадиренко, 2011).

Этот вид впервые зарегистрирован был на территории Юго-Восточной Беларуси еще в начале 2000-х годов в подвале жилого дома по ул. Ауэрбаха в г. Гомеле, а в 2015 году особи *S. coleoprata* уже были обнаружены в г. Бресте (Ostrovsky, 2016) (рис. 2).

За период 2010–2016 годов в г. Гомеле нами зарегистрировано несколько десятков случаев обнаружения скутигеров. Все находки были сделаны в антропогенной среде – на бетонном заборе ЗАО «Гомельский вагоностроительный завод» со стороны ул. Московской и на стене кирпичной постройки по ул. Банной в районе железнодорожного вокзала. В природных биотопах вид нами не обнаружен. Подавляющее количество регистраций касалось сумеречного и ночного времени наблюдения, что связано с характерной суточной активностью мухоловок. В дневное время они прячутся в вагонах, трещинах зданий и щелях бетонных заборов. Максимальная численность скутигеров отмечена в осенние месяцы, причем наблюдаемые особи сохраняли свою активность вплоть до наступления устойчивых морозов.

Таким образом, можно утверждать, что за пределами своего естественного ареала *S. coleoprata* сформировала стабильную синантропную популяцию. Являясь «синантропным троглофилом», мухоловка использует человеческие «темные» постройки (подвалы, квартиры, глубокие трещины

зданий, щели бетонных заборов и т. п.) в качестве мест укрытий, обитания и зимовки, встречаясь в природной среде преимущественно в теплое время года. В жилых помещениях антропогенной среды обитания мухоловки нашли надежную защиту от неблагоприятного действия температурного фактора и хищников, а также получили достаточную кормовую базу, доступную в течение года. За счет этого мухоловки повысили свою устойчивость относительно лимитирующего влияния неблагоприятных факторов внешней среды, что способствовало и способствует дальнейшему росту их численности и распространению в более северные широты.



Рис. 2. Места находок *Scutigera coleoptrata* в Беларуси.

Как полезный и ценный для науки вид заслуживает охраны (Парникоза и др., 2005). Включена в Красную книгу Украины (Тарашук, 2009), а также в региональные Красные книги (Бартенев, 2013; Бригадиренко, 2011; Высочин, 2010). Считается, что ее численность сокращается из-за рекреационной нагрузки на естественные места обитания (Merzlikin, 2013; Тарашук, 2009). В жилых домах из-за неприятного внешнего вида и боязни укуса мухоловки зачастую подвергаются прямому истреблению человеком. Однако, вопреки существующему предубеждению, человеку мухоловка не может принести никакого вреда, а боязнь ее укуса ни на чем не основана – ногочелюсти скutigеры слишком слабы для того, чтобы проколоть человеческую кожу.

В то же время, с каждым годом появляется все больше оснований считать *S. coleoptrata* обычным синантропным видом. Существует даже

мнение (Бригадиренко, 2011) о предположительно существующей обратной связи между увеличением численности обыкновенной мухоловки и исчезновением рыжих тараканов (*Blattella germanica* (Linnaeus, 1767)), в последнее время наблюдаемых в большинстве населенных пунктов.

В дальнейших исследованиях планируется оценить роль скutigеры в трофической пирамиде синантропных экосистем и переход этого вида со статуса редкого и локально распространенного в природе в статус относительно обычного синантропного вида.

Список литературы

Бартенев О.Ф., 2013. Мухоловка звичайна *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758). В кн.: Червона книга Харківської області. Тваринний світ. Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна. С. 55.

Бачинський А.І., 2013. Знахідки алохтонних видів безхребетних на території НПП «Дністровський каньйон» // Наукові записки Державного природознавчого музею. Львів. Вип. 29. С. 7–12.

Бригадиренко В.В., 2011. Мухоловка звичайна *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758). В кн.: Червона книга Дніпропетровської області. (Тваринний світ). Дніпропетровськ: ТОВ «Новий друк». С. 44.

Высочин М.О., 2010. Мухоловка обыкновенная *Scutigera coleoptrata* // По страницам Красной книги г. Краматорска (Животный мир). Справочник-путеводитель. Краматорск. С. 10–11.

Загороднюк І., 2012. Чужорідні види тварин у синантропних місцезнаходженнях Луганщини // Збірник наукових праць «Динаміка біорізноманіття 2012» за ред. І. Загороднюка. Державний заклад «Луганський національний університет ім. Тараса Шевченка». Луганськ: Видавництво ДЗ «ЛНУ ім. Тараса Шевченка». С. 86–92.

Залеская Н.Т., Титова Л.П., Головач С.И., 1982. Фауна многоножек (Mugilopoda) Подмосковья. В кн.: Почвенные беспозвоночные Московской области. М.: Наука. С. 179–200.

Макимова С.Л., 2014. Видовой состав губоногих многоножек (Mugilopoda: Chilopoda) Беларуси // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серія біялагічных навук. № 4. С. 91–94.

Парникоза И.Ю., Годлевская Е.В., Шевченко М.С., Иноземцева Д.Н., 2005. Охранные категории фауны Украины. К.: Киевский эколого-культурный центр. 60 с.

Таращук М.В., 2009. Мухоловка звичайна *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758). В кн.: Червона книга України. Тваринний світ. К.: Глобалконсалтинг. С. 59.

Шенітько В., Загороднюк І.В., 2011. Інвазія мухоловки на Луганщині // Матеріали науково-практичної конференції «Екологія та охорона навколишнього середовища» (II тур Всеукраїнського конкурсу студентських наукових робіт). Одеса: ОДЕКУ. С. 96–97.

Iorio E., Geoffroy J.-J., 2007. Répartition géographique de *Scutigera coleoptrata* (Linné, 1758) en France (Chilopoda: Scutigeroforma: Scutigerae) // Le Bulletin d'Arthropoda. № 30 (4). P. 48–59.

Merzlikin I.R., 2013. House centipede *Scutigera coleoptrata* in Ukraine: a rare species becomes an ordinary synanthropic one // The IV International Symposium «Invasion of alien species in the Holarctic»: programme and book of abstracts (I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences). Yaroslavl: Publisher's Bureau «Filigran». P. 117.

Nefediev P.S., Tuf I.H., Dyachkov Yu.V., Efimov D.A., 2016. First record of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) in the South of Western Siberia, Russia (Chilopoda: Scutigermorpha: Scutigeridae) // Biological Bulletin of the Bogdan Chmelniyskiy Melitopol State Pedagogical University. № 6 (1). P. 428–432.

Ostrovsky A.M., 2016. The first records of *Scutigera coleoptrata* (Linnaeus, 1758) (Chilopoda: Scutigermorpha: Scutigeridae) from Belarus // Arthropoda Selecta. № 25 (4). P. 355–356.

A.M. Ostrovsky

Gomel State Medical University, Gomel, Belarus

e-mail: arti301989@mail.ru

**Distribution and biology of the house centipede,
Scutigera coleoptrata (Linnaeus, 1758), in the territory of Belarus**

Summary. The world centipede fauna is presently known to comprise more than 3500 species distributed across all terrestrial landscape zones, except for the extremely harsh deserts or high-mountain glaciers (Zalesskaja et al., 1982; Maksimova, 2014). The house centipede, *Scutigera coleoptrata* L., as an invasive species is of particular interest since it has only very recently been recorded from Belarus (Ostrovsky, 2016). Currently the northern range limit of *S. coleoptrata* lies in Belarus, but both the distribution and biology of this species in the country remain understudied. This explains the main reason for the present research.

СТИГОБИОНТНЫЕ МОЛЛЮСКИ ПЕЩЕР ЗАПАДНОЙ ГРУЗИИ (КАВКАЗ)

Резюме. В подземных водах Западной Грузии, на участке от Сурамского хребта до долины р. Ингури, обнаружено 5 новых видов стигобионтных моллюсков; еще два вида найдены в виде фрагментов.

Территория Западной Грузии, от Сурамского хребта до р. Ингури и Черноморского побережья, известна большим количеством разнообразных пещер: карстовых и конгломератных, в основном обводненных. В силу горизонтального расположения и относительно небольшой протяженности многих из них, спелеологические и, как следствие, биоспелеологические исследования здесь никогда не были особенно интенсивными. Лишь в последнее время появились некоторые новые сведения о спелеофауне этой территории (Vinarski et al., 2014, Barjadze et al., 2015 и ряд других работ Ш. Барджадзе). Информация о стигобионтных моллюсках этого региона также крайне скудна. В 1932 году В.И. Жадин описал эндемичную *Horatia borutzkii* Shadin, 1932 из пещер окрестностей г. Кутаиси, позже переописанную в составе нового рода *Motsametia* (Vinarski et al., 2014). Кроме того, в последнее время появились весьма сомнительные указания на обнаружение *Bythinella* sp. в пещере Сатаплиа и *Codiella* sp. – в пещере Прометея (Barjadze et al., 2015; Турбанов и др., 2016). Цель данной работы – предварительно описать фауну стигобионтных моллюсков четырех пещер Западной Грузии: Матена, Чорцху (Самегрело–Земо-Сванети, Мартвильский муниципалитет), Шурубуми (Самегрело–Земо-Сванети, Чхороцкый муниципалитет) и Прометея (Имерети, Цхалтубский муниципалитет).

Материал, включающий около 150 особей моллюсков, в основном найденных живьем и зафиксированных в 96% растворе этанола, был собран в четырех перечисленных выше пещерах Западной Грузии в период с 11.08.2016 до 15.08.2016 года. В это же время были обследованы пещеры Мхури и Каличона (Самегрело–Земо-Сванети, Чхороцкый муниципалитет), в которых стигобионтных моллюсков обнаружено не было. Среди собранного материала достаточно четко выделяются пять видов, относящихся к подсемейству Belgrandiellinae сем. Hydrobiidae. Еще 2 вида – *Euglesa* sp. (Euglesidae) и *Belgandiella* sp., найдены в виде фрагментов раковин и, возможно, в действительности обитают в эпигейных биотопах вне пещер.

I. Виды рода «Geyeria». Представители этого своеобразного неопisanного рода распространены в пещерах Закавказья от долины Кодори на западе до пещеры Прометея на востоке. Описанная из Краснодарского края «*Geyeria*» *valvataeformis* Starobogatov, 1962 очевидно представляет иную группу стигобионтных гастропод. На территории Абхазии группа

представлена минимум двумя видами – «*G.*» *horatieformis* Starobogatov, 1962 – в Шакуранских пещерах и близкая к ней, отличимая по форме завитка и структуре протоконха «*G.*» sp. 1 (Палатов, Винарский, 2015).

На территории Западной Грузии нами обнаружено 3 вида из комплекса «*Geyeria*»:

1) «*G.*» sp. 2. Обнаружена в виде пустых раковин в соседних пещерах Чорцху и Матена (рис. 1., А, В). От типового «*G.*» *horatieformis* Starobogatov, 1962 отличается заметно более стройным завитком, характеризующимся выпуклыми, почти ступенчатыми оборотами. Форма завитка отличает эти популяции и от вида, обитающего в пещерах близ села Отап. Невозможность изучить анатомическое строение описываемой формы не дает возможности уверенно говорить о ее видовой специфике; такое предположение вытекает скорее из общих зоогеографических соображений.

2) «*G.*» sp. 3. Характерный вид, свойственный карстовым разгрузочным источникам, связанным с пещерой Шурубуми и расположенным в долине р. Хоби, под пещерой. В самой пещере пока не обнаружен (видимо, в силу труднодоступности основных водоемов пещеры). От других видов кавказских «*Geyeria*» отличается скульптурой протоконха, состоящей из широких и плоских многоугольных сотовидных площадок. Кроме того, раковина обсуждаемого вида отличается формой палатального края устья, несущего своеобразный язычковый вырост, а также очень выпуклыми, ступенчатыми обороты завитка (рис. 1., С, D).

3) «*G.*» sp. 4. Обнаружен в подземных реках, пересекающих некоторые залы пещеры Прометея (= Кумистави) близ Цхалтубо. От всех видов группы стабильно отличается стройной формой раковины (рис. 1., Е) и наиболее грубой скульптурой протоконха, состоящей из крупных, глубоких, близкорасположенных ямок. Видимо, ранее указывался в литературе как *Codiella* sp. (Barjadze et al., 2015).

II. Виды рода «*Paladilhopsis*». Представители рода «*Paladilhopsis*» в Закавказье распространены в карстовых низкогорьях южного макросклона Кавказа от Туапсе до Цхалтубо. По-видимому, некоторая часть закавказских видов этой группы в действительности относится к роду *Bythiospeum*, или к отдельным, своеобразным кавказским таксонам. Помимо шести видов, описанных Я.И. Старобогатовым (1962), нам известно о трех новых видах с территории Абхазии: один – из пещеры Средняя Шакуранская и два – из пещер в окрестностях села Отап (Палатов, Винарский, 2015; Chertoprud et al., 2016). В пещерах Западной Грузии обнаруживаются еще 2 вида:

4) «*P.*» sp. 4. Характерный вид, в живом состоянии обнаруженный в пещере Чорцху, а в виде пустых раковин – и в пещере Матена (Самегрело–Земо-Сванети, Мартвильский муниципалитет). От всех остальных закавказских видов «*Paladilhopsis*» отличим расширенным, разросшимся палатальным краем устья, создающим структуру наподобие воротника (рис. 2, А). Это стабильный признак, обнаруженный у всех собранных экземпляров. Кроме того, виду свойственна тонкая, малозаметная скульптура протоконха, состоящая из широких и плоских многоугольных сотовидных площадок (рис. 2, В).

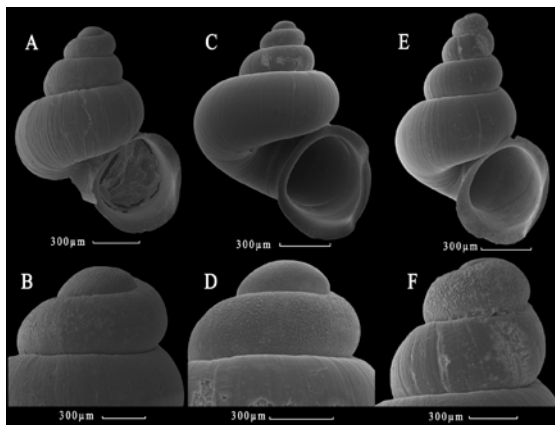


Рис. 1. Виды рода «*Geyeria*» Западной Грузии: А и В – общий вид и вершина завитка «*G.*» sp. 2; С и D – общий вид и вершина завитка «*G.*» sp. 3; Е и F – общий вид и вершина завитка «*G.*» sp. 4.

В отличие от большинства ранее обнаруженных видов закавказских «*Paladilhiosis*», данный вид обитает не в основном потоке, а на мокрых вертикальных стенках пещеры, фактически ведя амфибиотический образ жизни.

5) «*P.*» sp. 5. Населяет водотоки пещеры Прометея (= Кумистави). По форме раковины (весьма стройной) напоминает вероятно синонимичные «*P.*» *aculeus* Starobogatov, 1962 / «*P.*» *schakuranica* Starobogatov, 1962 (рис. 2., С), отличаясь от них размерами и достаточно грубой скульптурой протоконха, представленной глубокими, близкорасположенными ямками (рис. 2., D).

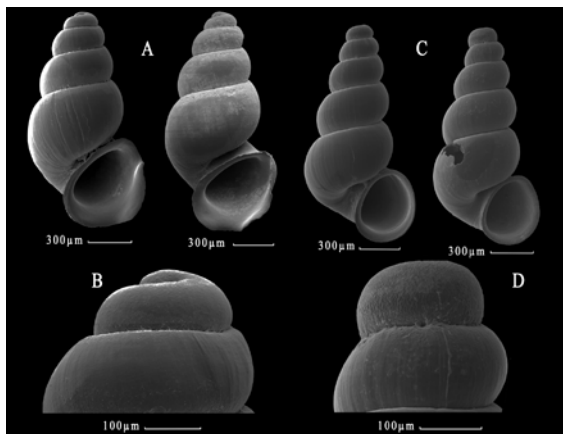


Рис. 2. Виды рода «*Paladilhiopsis*» Западной Грузии: А и В – общий вид и вершина завитка «*P.*» sp. 4; С и D – общий вид и вершина завитка «*P.*» sp. 5.

III. Фрагменты. Два вида стигобионтных моллюсков представлены в сборах лишь фрагментами. Оба фрагмента обнаружены в подземных водотоках пещеры Прометея. Это обломок раковины *Belgrandiella* sp. (рис. 3, А) и правая створка *Euglesa* sp. (рис. 3, В). Первая находка свидетельствует о распространении рода *Belgrandiella* на восток как минимум до Кутаиси. Вероятнее всего, данный вид, как и другие виды рода в Закавказье, обитает преимущественно в эпигейных родниках (где его и следует искать для дальнейшего изучения) и в пещеры проникает редко. Створка *Euglesa* sp. также могла быть принесена в пещеру паводковыми водами из эпигейных биотопов, однако по строению зубов и лигамента она напоминает указанную из Шакуранской пещеры Я.И. Старобогатовым (1962) *Euglesa* sp.

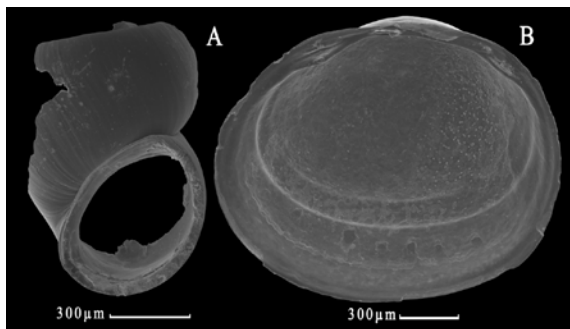


Рис. 3. Фрагменты раковин моллюсков, найденные в пещере Прометея: А. – *Belgrandiella* sp., В. – *Euglesa* sp.

Таким образом, в пещерах Западной Грузии обитают минимум 5 новых видов стигобионтных гастропод, принадлежащих родам «*Geyeria*» и «*Paladilhiopsis*». Примечательно, что две эти группы наиболее обычны и разнообразны и в пещерах Восточной Абхазии (Отап, Абрскила). При этом виды «*Geyeria*» редки в Центральной Абхазии, а в Краснодарском Крае и Западной Абхазии вовсе не обнаружены. Напротив, представители рода *Pontohoratia*, известные из пещер Центральной и Западной Абхазии, не проникают в Восточную Абхазию и Мегрелию. Схожая жизненная форма реализуется лишь родом *Motsametia* в пещерах Кутаиси. Значительная географическая разобщенность родов *Pontohoratia* и *Motsametia* и отсутствие схожих форм на участке Отап-Цхалтубо дополнительно свидетельствует о самостоятельности этих таксонов.

Проведенное исследование свидетельствует о серьезной недоизученности стигобионтной фауны Кавказа и в частности Западной Грузии. Велика вероятность обнаружения еще ряда новых видов водных моллюсков в пещерах Рачи, Имеретии и Мегрелии.

Список литературы

Палатов Д.М., Винарский М.В., 2015. Экология и распространение гастропод подсемейства Belgrandiellinae (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae sensu lato) на территории Западного Закавказья // Материалы Всероссийской молодежной конференции «Биоспелеология Кавказа и других районов России» (ИПЭЭ РАН, г. Москва, 3–4 декабря 2015 года). Кострома: Костромской печатный дом. С. 49–54.

Старобогатов Я.И., 1962. К познанию моллюсков подземных вод Кавказа // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел биологии. Т. 67. С. 42–54.

Турбанов И.С., Палатов Д.М., Головач С.И. 2016. Современное состояние биоспелеологии в России и странах бывшего Советского Союза: обзор пещерной (эндогейной) фауны беспозвоночных. 1. Введение – Crustacea // Зоологический журнал. Т. 95. № 10. С. 1136–1159.

Barjadze S., Murvanidze M., Arabuli T., Mumladze L., Pkhakadze V., Djanashvili R. & Salakaia M. 2015. Annotated list of invertebrates of the Georgian karst caves. Tbilisi: Georgian Academic Book. 120 p.

Chertoprud E.S., Palatov D.M., Borisov R.R., Marinskiy V.V., Bizin M.S., Dbar R.S., 2016. Distribution and a comparative analysis of the aquatic invertebrate fauna in caves of the western Caucasus // Subterranean Biology. V. 18. P. 49–70.

Shadin V.I., 1932. Die Süßwassermollusken aus der Rion-Höhle bei Kutais (Transkaukasien, Georgien) // Archiv für Molluskenkunde. V. 64. S. 12–14.

Vinarski M.V., Palatov D.M., Glöer P. 2014. Revision of ‘*Horatia*’ snails (Mollusca: Gastropoda: Hydrobiidae sensu lato) from South Caucasus with description of two new genera // Journal of Natural History. V. 48. P. 2237–2253.

D.M. Palatov¹, A.M. Sokolova²

¹ Lomonosov Moscow State University, Moscow

² Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Moscow

e-mail: triops@yandex.ru

Stygobiont mollusks in caves of western Georgia, Caucasus

Summary. Five new species of stygobiont mollusks were found in groundwaters in western Georgia, within an area ranging from the Surami Mountain Ridge to the Enguri River valley. Another two were revealed only from shell remains.

Структурно-функциональная организация микробного сообщества спелеотемы «лунное молоко» в пещере Снежная (Абхазия)

Резюме. В настоящее время остаётся открытым вопрос о роли абиотических и биотических факторов в формировании натёчного образования «лунное молоко». Проведённые нами исследования показали, что в состав микробного сообщества данной спелеотемы из пещеры Снежная (Абхазия) входят факультативные психрофильные хемолитоавтотрофные и гетеротрофные микроорганизмы. Благодаря сложной структуре, внутри биомассы спелеотемы «лунное молоко» могут создаваться симбиотические отношения между микроорганизмами разных видов за счёт эффекта quorum sensing.

Введение. Большой интерес среди спелеотем вызывает натечное образование (НО) под названием «лунное молоко» (moonmilk) (Borsato et al., 2000; Sacchio et al., 2014).

«Лунное молоко» – это белый (реже палево-кремовый), пастообразный, пластичный материал, представленный по данным многих исследователей микрокристаллическими кальцитами с высоким содержанием воды (60–90%). Принято считать, что это вторично отложенный минерал, широко распространенный в пещерах по всему миру и при различных климатических условиях (Chirienso, 2002).

Описаны различные формы отложений «лунного молока»: натёки, пленки, толстые слои, налеты и прожилки в глине. Долгое время учёные учитывали только геологические процессы. Однако многие исследователи, особенно в последнее время, стали уделять внимание микробиологическому фактору, используя понятие «биомасса лунного молока», тем самым подчеркивая не только присутствие микроорганизмов, но и их значимую роль в формировании данного НО (Summers et al., 2013). В результате микробиологических исследований «лунного молока» многие учёные выделяли разные виды бактерий, грибов, простейших, а также актиномицетов и цианобактерий, при этом некоторые авторы отмечали, что выделяется стандартный набор почвенных микроорганизмов (Мазина, Семиколенных, 2010; Boston et al., 2001; Northup et al., 2000). Экспериментально было доказано, что побочные продукты активности бактерий и грибов вызывают осаждение мелких кристаллов кальцитов (Baskar et al., 2006). Исследователи «лунного молока» в пещере Altamira (Испания) показали, что различные группы кальцифицирующих бактерий участвуют в формировании разнообразных морфологических форм преципитатов кальция (Portillo, Gonzales, 2011).

Однако до настоящего времени остаётся открытым вопрос о роли абиотических (температура, количество питательных веществ и др.) и

биотических (состав микробного сообщества, коммуникации между разными группами микроорганизмов и др.) факторов в формировании «лунного молока». Предполагают, что роль микроорганизмов в его формировании может быть связана непосредственно с их метаболической активностью при функционировании сложных сообществ (Portillo, Gonzales, 2011).

Этапы формирования и функционирования микробных биопленок, в том числе НО можно представить следующим образом (Кондратьева, Литвиненко 2014; Donlan, Costerton 2002; Costerton, 2007; Singh et al, 2006):

1. Первичная (обратимая) адгезия микроорганизмов из окружающей среды к поверхности материнской породы;
2. Окончательная (необратимая) адгезия;
3. Рост колонии, образование защитного слизистого экзополимерного матрикса, формирование и созревание биопленки;
4. Периодическая дисперсия (выброс бактерий): от зрелой биоплёнки отрываются отдельные клетки, способные вновь прикрепляться к поверхности и образовывать новые колонии.

Известно, что микроорганизмы в развивающихся структурированных ансамблях для своего выживания используют механизм коллективной координации – эффект quorum sensing (QS) (Николаев, 2011). Благодаря сложной структуре, внутри биоплёнки создаются симбиотические отношения между микроорганизмами разных видов (Fleming, Wingender, 2010). Предположительно формирование биомассы спелеотемы «лунное молоко» в значительной степени определяется биогеохимическими процессами на основе эффекта QS.

Цель исследования: определить структурно-функциональную роль микробного сообщества на начальных этапах формирования спелеотемы «лунное молоко» из пещеры Снежная (Абхазия).

Задачи: оценить скорость накопления биомассы микроорганизмами НО «лунное молоко» на минеральной среде Виноградского при разных температурах (4°C и 23°C), сопоставить полученные результаты с проведёнными ранее исследованиями.

Материалы и методы исследования. НО «лунное молоко» было отобрано со стен Хрустального меандра Рифовой галереи из пещеры Снежная (пещерная система Снежная-Меженного-Иллозия). Эта пещерная система расположена в Хипстинском карстовом массиве, который является составной частью южного склона Бзыбского хребта и его южного отрога – хребта Раздельного (Западный Кавказ, Абхазия) (Вахрушев и др., 2001).

Образцы «лунного молока» были отобраны с соблюдением правил асептики на глубине 1000 м, относительно нижнего входа, в январе 2015 года участниками Исследовательского проекта «Снежная» под руководством В.О. Шадрина. Температура воздуха на момент отбора проб составляла 5°C.

Для определения скорости накопления биомассы микроорганизмов в качестве инокулята использовали 17 одновозрастных штаммов, которые после культивирования на агаризованных средах высевали в минеральную среду Виноградского без источника углерода. Инкубировали при температуре 4°C и 23°C в течение 7 дней. Для измерения оптической плотности культуральной

жидкости использовали спектрофотометр Unico 2800 (United products instruments inc., США). Экспериментальные исследования проводили в трех повторностях.

Накопительные культуры микроорганизмов исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (EVO-40HV, Carl Zeiss) с напылением платины в режиме вторичных электронов.

Результаты и обсуждение. В результате микроскопии исходных образцов после окрашивания флуоресцентным красителем ДАФИ было подтверждено наличие в НО жизнеспособных клеток. Световая микроскопия показала, что в состав «лунного молока» входили Грам (-) микроорганизмы, в форме коротких палочек (Кондратьева и др. 2016). Исходя из электронных изображений культур отдельных штаммов, в частности культуры штамма С-6 (увеличение x5000, x30000), размеры клеток составляют 2–3 мкм. Большинство клеток находились в состоянии бинарного деления, микроорганизмы частично или полностью были погружены в слизистый экзополимерный матрикс (рис. 1).

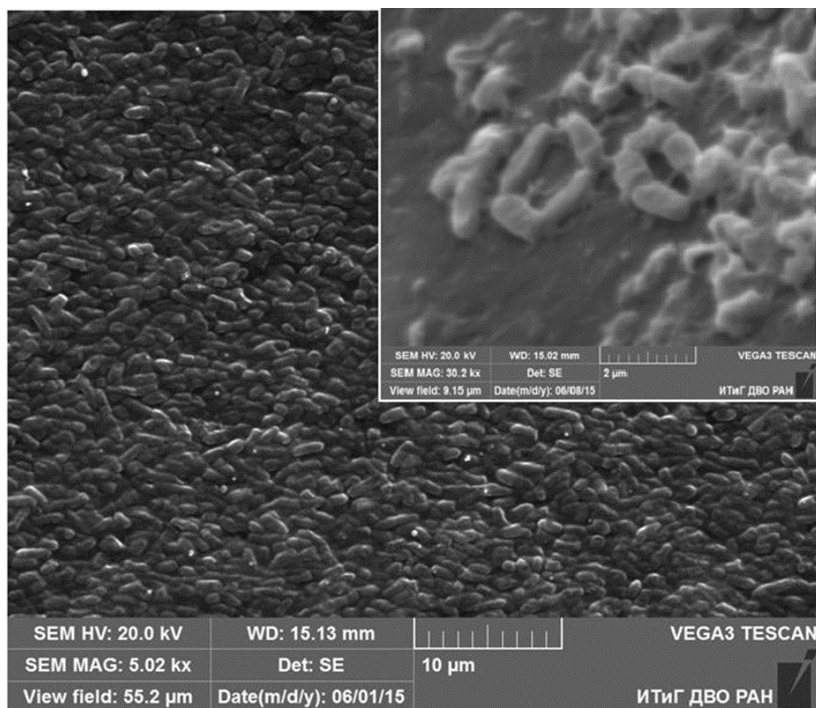


Рис. 1. Электронное изображение накопительной культуры штамма С-6 (увеличение x5000, x30000).

Анализируя скорость накопления биомассы штаммами НО на минеральной среде Виноградского при разной температуре установили, что более активный рост микроорганизмов происходил при 23°C. Однако в МС присутствовали штаммы, утилизирующие неорганические соединения и при 4°C (рис. 2). Полученные результаты свидетельствуют о присутствии в спелеотеке «лунное молоко» факультативных психрофильных хемолитоавтотрофных микроорганизмов, увеличивающих продукцию биомассы при повышении температуры. Предположительно, данная группа микроорганизмов может принимать участие в первичной и вторичной адгезии к поверхности материнской породы.

Ранее, проведенные нами исследования показали, что внесение дрожжевого экстракта стимулировало скорость роста микроорганизмов при низкой температуре (Кондратьева и др., 2016). Это позволяет сделать вывод о необходимости поступления органического вещества для начала накопления биомассы, т.е. дальнейшего формирования биопленки. Экспериментально было доказано, что большинство органотрофных штаммов, выделенных из НО «лунное молоко» из карстовой пещеры Снежная, являются факультативными психрофильными бактериями с оптимальной температурой роста в интервале 9–23°C. У всех штаммов на среде КАА при низкой температуре отмечали обильное образование слизи. Согласно литературным данным, при оптимальном повышении температуры полисахариды могут быть представлены желеобразным веществом, которое способствует более сильному прикреплению биопленки к поверхности (Perry et al., 2004).

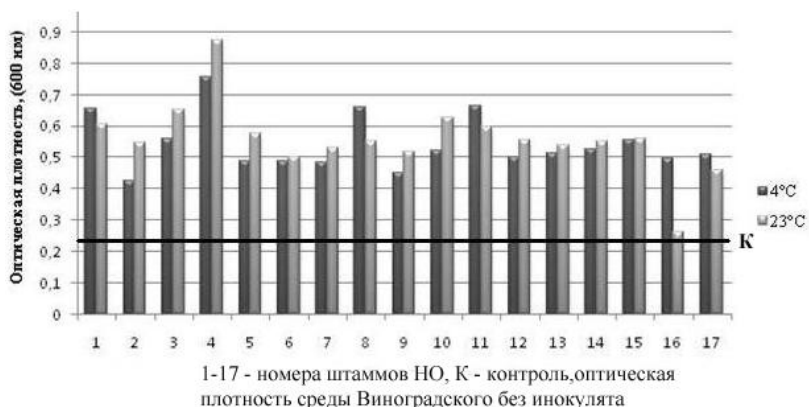


Рис. 2. Влияние температуры на скорость накопления биомассы штаммами спелеотеки «лунное молоко» из пещеры Снежная.

Проведенный количественный ПЦР-анализ исследуемых проб исходной массы «лунного молока» (С-1) и суспензии разбавленной в воде (С-2) показал, что во всех пробах значительную долю составляли представители рода *Rhodospirillum rubrum* – около 34%, от общего количества обнаруженных копий

ДНК зубактерий. Отметим незначительное количество в МС представителей рода *Gallionella* (рис. 3). Бактерии рода *Rhodoferax* относятся к психротолерантным факультативно-анаэробным бактериям и чаще всего используют в качестве акцепторов электронов $\text{Fe}(\text{OH})_3$ (Finnerant et al., 2003). Группа железобактерий обладает адгезивными свойствами и способна прикрепляться к поверхности минеральных частиц благодаря продуцированию экзополимеров. Полимерный матрикс может выступать активным аккумулятором других элементов, формирующих массу «лунного молока» (Кондратьева и др., 2016). Следовательно, эта группа гетеротрофных микроорганизмов может принимать участие в начальных стадиях формирования НО «лунное молоко», а именно необратимо фиксироваться на поверхности материнской породы и образовывать защитный слизистый экзополимерный матрикс, способствующий дальнейшему формированию биоплёнки.

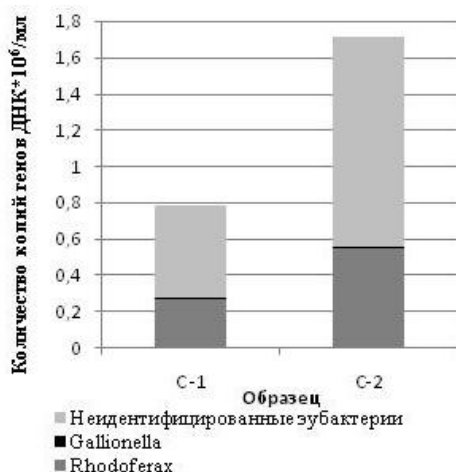


Рис. 3. Результаты ПЦР-анализа проб «лунного молока» из пещеры Снежная.

На основании вышеизложенного можно сделать вывод, что биомасса спелеотемы «лунное молоко» из пещеры Снежная является сложным микробным консорциумом, в котором присутствуют факультативные психрофильные хемолитавтотрофные бактерии, развивающиеся за счёт окисления минеральных веществ, способные принимать участие в первичной и вторичной адгезии на материнской породе. Представители рода *Rhodoferax* могут выступать в роли «первичных колонизаторов» и обеспечивать защиту биоплёнки продуцируя слизистый экзополимерный матрикс. Органотрофные микроорганизмы способны развиваться за счет утилизации метаболитов первопоселенцев, тем самым увеличивая общую биомассу «лунного молока» и продолжая его дальнейшее формирование.

Таким образом, структурно-функциональная организация МС спелеотемы «лунное молоко» в пещере Снежная определяется эффектом QS, по принципу которого функционируют биоплёнки на горных породах.

Список литературы

Вахрушев Б.А., Дублянский В.Н., Амеличев Г.Н., 2001. Карст Бзыбского хребта. Западный Кавказ // М.: РУДН. 165 с.

Кондратьева Л.М., Литвиненко З.Н., 2014. Формирование биоплёнок микробными комплексами подземных вод *in vitro* // Биотехнология. № 3. С. 73–82.

Кондратьева Л.М., Полевская О.С., Литвиненко З.Н., Голубева Е.М., Коновалова Н.С., 2016. Роль микробного сообщества в формировании натёчного образования «лунное молоко» в карстовой пещере Снежная (Абхазия) // Микробиология. Т. 85. № 5. С. 598–608.

Мазина С.Е., Семиколенных А.А., 2010. Различные формы лунного молока пещер России в свете проблемы генезиса // Пещеры. № 33. С. 34–44.

Николаев Ю.А., 2011. Ауторегуляция стрессового ответа микроорганизмов. Автореферат на соискание ученой степени доктора биологических наук. М. 48 с.

Baskar S., Baskar R., Mauclair L., McKenzie J.A., 2006. Microbially induced calcite precipitation in culture experiments: Possible origin for stalactites in Sahastradhara caves, Dehradun, India // Current Science. № 90. P. 58–64.

Borsato A., Frisia S., Jones B., Van der Borg K., 2000. Calcite Moonmilk: Crystal Morphology and Environment of formation in Caves in the Italian Alps // Journal of Sedimentary Research. V. 70. № 5. P. 1179–1190.

Boston P., Spilde M., Northup D., Melim L., Soroka D., Kleina L., Lavoie K., Hose L., Mallory L., Dahm C., Crossey L., Schelble R., 2001. Cave biosignature suites: Microbes, minerals, and mars // Astrobiology. № 1. P. 25–55.

Cacchio P., Ferrini G., Ercole C., Del Gallo M., Lepidi A., 2014. Biogenicity and characterization of moonmilk in the Grotta Nera (Majella National Park, Abruzzi, central Italy) // Journal of Cave and Karst Studies. V. 76. P. 88–103.

Chirienco M., 2002. Calcite moonmilk in the Humpleu Cave System (Romania): The relationship between crystal morphology and cave top climate // Cave and Karst Science. V. 29. P. 101–104.

Costerton J.W., 2007. The Biofilm Primer. Hiedelberg: Springer. 200 p.

Donlan R.M., Costerton J.W., 2002. Biofilms: Survival mechanisms of clinically relevant microorganisms // Clinical Microbiology Reviews. V. 15. № 2. P. 167–193.

Finnerant K.T., Johnsen, C.V., Lovley, D.R., 2003. Rhodoferrax ferrireducens sp. nov., a psychrotolerant, facultatively anaerobic bacterium that oxidizes acetate with the reduction of Fe (III) // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. V. 53. P. 669–673.

Fleming H.C., Wingender J., 2010. The biofilm matrix // Nature Reviews Microbiology. V. 8. № 9. P. 623–633.

Northup D.E., Dahm C.N., Melim L.A., Spilde M.N., Crossey L.J., Lavoie K.H., Mallory L.M., Boston P.J., Cunningham K.I., Barns S.M., 2000. Evidence for geomicrobiological interactions in Guadalupe caves // *Journal of Cave and Karst Studies*. № 62. P. 80–90.

Perry T.D., Duckworth O.W., McNamara C.J., Martin S.T. Mitchell R., 2004. Effects of the biologically produced polymer alginic acid on macroscopic and microscopic calcite dissolution rates // *Environmental Science & Technology*. V. 38. P. 3040–3046.

Portillo M.C., Gonzales J.M., 2011. Moonmilk deposits originate from specific bacterial communities in Altamira Cave (Spain) // *Microbial Ecology*. V. 61. P. 182–189.

Sing R., Paul D, Jain R.K., 2006. India Biofilms: implications in bioremediation // *TRENDS in Microbiology*. V. 14. № 9. P. 49–64.

Summers En.A., Paoletti M.G., Beggio M., Dorigo L., Pamio A., Gomiero T., Furlan C., Brilli M., Dreon A.L., Bertoni R., Squartini A., 2013. Comparative microbial community composition from secondary carbonate (moonmilk) deposits: implications for the *Cansiliellaservadeii* cave hydropetric food web // *International Journal of Speleology*. V. 42. № 3. P. 181–192.

O.S. Polevskaya

Institute of Water and Environmental Problems FEB RAS, Khabarovsk

e-mail: oksasha.polevskaya@mail.ru

The structural and functional organization of a microbial community in the «moon milk» speleof ormation of the Snezhnaya Cave, Abkhazia

Summary. Even at present, the question remains open of the roles played by abiotic and biotic factors in the development of a wandering crust termed «moon milk». The studies we conducted show that the microbial community of this crust from the Snezhnaya Cave includes facultative psychrophilic chemolithotroph and heterotroph microorganisms. Inside the biomass of this «moon milk» speleof ormation, because of its complex structure, symbiotic relations can be established between various microorganism species due to the quorum sensing effect.

К вопросу о формировании спелеофауны Крымского полуострова

Резюме. Рассматриваются возможные пути и время формирования сообществ троглобионтных организмов в пещерах Крымского полуострова.

Вопрос возникновения и формирования пещерных видов и сообществ чрезвычайно сложен и дискуссионен. Традиционно предполагается, что обитатели пещер самые древние обитатели карстового региона. Действительно, представители троглобионтной фауны весьма специализированы и, как правило, ядро троглобионтного сообщества составляют эндемики различного ранга (Бирштейн, 1940; Бирштейн, Лёвушкин, 1967).

Формированию пещерной фауны должны были предшествовать события, в результате которых образовались соответствующие местообитания и события, заставившие организмы уходить под землю. Соответственно, необходимо иметь представление о характере и времени формирования карстовых полостей Горного Крыма, проанализировать возможные пути поступления этих организмов на территорию полуострова и способы проникновения организмов в пещеру, а также следует понимать, насколько отличается современное состояние пещерных комплексов от периода, когда пещерная фауна активно формировалась.

На сегодняшний день однозначных ответов на эти вопросы нет. Мы можем только построить предварительную модель, опираясь на имеющиеся сведения и предположения, а также очертить круг дальнейших исследований.

Очевидно, что формирование пещерных местообитаний связано с образованием самих пещер. В.Н. Дублянский отмечает, что не существует прямых методов определения возраста карстовых полостей. Возраст пещеры зависит от комплекса факторов, кроме того, не все полости образовались одновременно. Полости наиболее распространенного, коррозионно-эрозионного класса возникали во все значительные регрессивные периоды, начиная с верхней юры. При этом отмечается, что в позднем мелу – палеогене происходило формирование гидротермальных полостей. Большинство шахт и пещер образовалось в среднем миоцене – позднем плейстоцене. Полости нивально-коррозионного класса образовались в четвертичное время, причем наиболее активно эти процессы происходили в период похолоданий, когда на яйлах образовывались ледники. Одновременно шло формирование коррозионно-абразивных полостей, образование которых связано с колебаниями уровня Черного моря. Наиболее молодыми считаются коррозионно-гравитационные полости (поздний плейстоцен – голоцен). И, наконец, при наложении полостей друг на друга могут возникать

полигенетические системы, включающие разновозрастные элементы (Дублянский, 1966; Дублянский, Дублянская, 1993, 1996).

Схема формирования Крымского полуострова с позиций карстолого-спелеологических изысканий представлена Б.А. Вахрушевым (2001). В ней выделяется два ключевых этапа образования полуострова – геологический и геоморфологический. Первый этап охватывает геологический период с поздней юры до раннего плиоцена и характеризуется образованием толщи карстующихся пород и заложением основных структурных и гидролого-карстологических элементов современного рельефа. Второй этап продлился с плиоцен-раннеплейстоценового времени и до наших дней. В этот период значительно усиливаются процессы денудации, активизируются тектонические поднятия, что в условиях изменяющегося климата, определило периодизацию геоморфологического развития региона.

Новейшие исследования сталагмитов из пещер 200 лет Симферополя и Монастырь-Чокрак показали возраст более 500 тыс. лет, что соответствует среднему плейстоцену, сталагмит из пещеры Кизил-Коба датированный по основанию показал возраст 83 тыс. лет (Климчук и др., 2009).

Таким образом, наиболее интенсивно формирование карстовых полостей Горного Крыма, заселенных в настоящее время троглобионтной фауной, происходило в среднем и позднем плейстоцене.

Ранее мы уже предполагали время формирования пещерной фауны в плиоцене, рассматривая стигобионтный фаунистический комплекс как наиболее древнее сообщество пресноводных организмов Крымского полуострова (Прокопов, 2005), очевидно, на самом деле пещерные фаунистические комплексы значительно моложе.

Какие же события в истории Крымского полуострова послужили толчком для заселения карстовых полостей? Наиболее вероятно, что это глобальные климатические изменения, связанные с ледниковыми периодами и межледниковьями (Jeannel, 1959; Vandel, 1964). В Крымских горах снеговая граница в конце плейстоцена находилась на высоте 1400 м, а в эпоху рисского оледенения могла опускаться еще ниже до отметок 800–900 м (Вахрушев, Амеличев, 2001). На верхних плато основных карстовых массивов Главной гряды Крымских гор в периоды оледенений располагались мощные перелетывающие снежники и небольшие ледники плоских вершин. Наиболее крупные из них находились на северо-восточном окончании Бабуганского карстового массива и верхнем плато Чатыр-Дага (Вахрушев, 2001).

Учитывая, что наиболее вероятным источником наземной троглобионтной фауны были обитатели лесной подстилки (Jeannel, 1965), а также почвенные беспозвоночные, в том числе находящие убежища под камнями и в трещинах скал, норах и дуплах старых деревьев (Vandel, 1964; Бирштейн, Лёвущкин, 1967), основные причины освоения карстовых полостей могут быть следующими:

а) в периоды похолоданий и образования ледникового покрова, пусть даже локального, ряд видов находил убежища в карстовых полостях, где температурный режим более стабильный;

б) в периоды межледниковий, виды, сохранившиеся на поверхности (оледенение Крымских гор не было сплошным), искали в карстовых полостях убежища от повышенных летних температур;

в) виды, уходящие в пещерные местообитания, избегая конкуренции с более успешными видами наземных местообитаний, этот процесс может быть совершенно не связан с вышеуказанными абиотическими воздействиями.

Предки пещерных мокриц семейства Ligiidae могли проникнуть в карстовые полости, перемещаясь вдоль водных потоков, поскольку ведут амфибиотический образ жизни, как это делают современные наземные *Ligidium tauricum* Verh., которые, правда, вглубь пещер никогда не заходят.

Некоторые виды беспозвоночных и в настоящее время используют карстовые полости для переживания неблагоприятных периодов, так, например, ряд видов насекомых, гибернируют в пещерах на стадии имаго (чешуекрылые – *Triphosa dubitata* L., *Operophtera brumata* L., *Camptogramma bilineata* L. (реже остальных) и *Scoliopteryx libatrix* L., перепончатокрылые – *Diphys quadripunctorius* Müll.); проходят период эстивации как ручейники рода *Stenophylax*, либо переживающие дневную жару, как представители двукрылых *Limonia nubeculosa* Meig., *Trichocera maculipennis* Meig., *Gymnomus* sp., *Sciara spectrum* Winn., *Heteromyza atricornis* Meig. и *Megaselia pulicaria* (Fall.). Но все эти виды используют карстовые полости пассивно. Есть группы беспозвоночных, активных в пещерах, но не являющихся троглобионтами. Из крымских видов это жужелица *Laemostenus tauricus* (Dej.), пауки *Meta bourneti* Sim., *M. merianae* (Scop.), *Tegenaria taurica* Char. и др., коллемболы *Micraphorura chatyrdagi* Kap., Wein., Pom., *Ceratophysella vargovychi* Sk., Kapr., Shr., *Protaphorura ajudagi* Pom., Sk., Kapr., *Pygmarhopalites pseudoprincipalis* Varg. и *P. principalis skelicus* Varg. и др. К этой же группе, вероятно, относятся сверчки *Discoptila fragosoi* (Bol.) и *Gryllomorpha dalmatina* Ocsk., появляющиеся в пещерах преимущественно в зимнее время и ведущие там активный образ жизни.

Проникнув в пещеры и приобретя специфические адаптации, организмы становятся узкими специалистами, занявшими свои экологические ниши. Этим самым они обрекают себя на самоизоляцию. Это значит, что при формировании благоприятных условий на поверхности, они уже не смогут туда вернуться.

Следует отметить, что крымские карстовые полости не слишком благоприятны для формирования крупных фаунистических комплексов, т.к. относятся к категории «чистых» пещер. Т.е. в большинстве случаев органических веществ в пещерах мало. В основном трофические цепи здесь базируются на аллохтонной органике, по крайней мере, для них пока не описывалось процессов автохтонного образования органики. На рис. 1 показана мокрица *Tauroligidium stygium* Vog., кишечник которой заполнен глиной со стен пещеры. Эта глина хорошая среда для развития микроорганизмов, которые и являются пищевым ресурсом не только для пещерных мокриц, но и других детритофагов, находящихся у основания пищевой цепи. В настоящее время имеются примеры пещерных экосистем практически полностью автономных, существующих за счет хемотрофных

микроорганизмов, например, знаменитые пещеры Аялон (Pog et al., 2013), Мовиле (Kumaresan et al., 2014) и др. Отсутствие подобных экосистем в крымских пещерах может служить дополнительным доказательством относительной молодости сформировавшихся в них сообществ организмов.

Одновременно с фауной наземных пещерных беспозвоночных формировалась стигобионтная фауна. Уже давно установлено, что стигобионтная фауна имеет двойственное происхождение. С одной стороны, это потомки морских организмов, с другой – выходцы из пресных водоемов суши. Сложнее всего установить время формирования данного фаунистического комплекса. По мнению Б.А. Вахрушева (2001), «уже с позднего плиоцена Горный Крым имел двухсторонний подземный сток с собственных питающих водосборов», однако формирование гидрографической сети, близкой к современной намечается только к концу плейстоцена.



Рис. 1. Пещерная мокрица *Tauroligidium stygium*. Крым, западные отроги яйлы Ай-Петри (Байдарская долина), пещера Скельская. Фото Г.А. Прокопова.

Потенциальным толчком к заселению пресных подземных вод организмами морского происхождения могло послужить резкое изменение солёности. Водоем на месте современного Азово-Черноморского бассейна в историческое время неоднократно изменял свою конфигурацию и солёность. Установлено, что понтно-каспийская реликтовая фауна является наследием пресноводного Понтического моря (Анистратенко, 2007), существовавшего 1.5–2 млн. лет назад, которое в результате тектонических движений сократилось до размеров солоноватого Чаудинского озера-моря. В конце Миндельского оледенения (400–500 тыс. лет назад) Чаудинское море наполняется речными водами и превращается в Древнеевксинский пресноводный бассейн. В период Рис-Вюрмского межледниковья (100–150

тыс. лет тому назад) через Дарданеллы возникает связь Древнеэвксинского водоема со Средиземным морем и океаном. Образуется Карангатское море, соленость которого приближается к океанической, т.е. выше, чем в современном Черном море. Этот момент может быть одной из крупных вех, спровоцировавших вселение организмов, населявших море в пресные водоемы и эстуарии. 18–20 тыс. лет назад, связь с океаном опять прерывается и формируется пресноводное Новоевксинское море, образование которого приходится на Вюрмское оледенение и соответствует значительной регрессии уровня моря (до -100 м). Последующее таяние льдов приводит к повышению уровня океана и соединению Средиземного моря с Черным, произошедшее ориентировочно 6–8 тыс. лет назад. Уровень моря и его соленость резко повысились. Одновременно это могло дать толчок к дальнейшему вселению морских видов, здесь идет речь, прежде всего, о представителях рода *Niphargus*, в подземные пресные воды. Путей такого вселения могло быть несколько. Мелкие виды могли осваивать интерстициальные воды, а более крупные – проникать в пещерные водоемы через карстовые источники с субмаринной разгрузкой.

Аналогичным образом в карстовые водоемы могли проникать организмы из поверхностных пресных вод. Толчком к освоению подземных водных местообитаний могло быть осушение, или промерзание водоемов, а также наступление моря на степную часть полуострова. В результате беспозвоночные вынуждены уходить в интерстициаль, либо подниматься к источникам. К таким древнеперсвоводным пещерным формам из крымских видов относят виды рода *Speocyclops* (Бирштейн, Лёвушкин, 1967). Некоторые виды по подземным рекам могут проникать довольно далеко в афотическую зону пещер без специальной стимуляции, как, например, *Gammarus balcanicus* Schäf., однако форм с выраженными трогломорфными признаками они не образуют.

Следующий вопрос, это пространственное распределение крымской пещерной фауны и ее связи со спелеофаунами соседних карстовых стран. Я.А. Бирштейн и С.И. Лёвушкин (1967) относят спелеофауну Крыма и Западного Закавказья к средиземноморской зоне. При этом отмечается, что «крымская и кавказская спелеофауны связаны между собой менее тесно, чем каждая из них порознь с балканской». Современные исследования показали более тесную связь крымской спелеофауны с кавказской, чем считалось ранее. Примером может стать недавнее описание кавказского вида мокриц *Typhloligidium kovali* Gong. et Taiti (Gongalsky, Taiti, 2014), принадлежащего к крымскому, ранее считавшемуся эндемичным, роду *Typhloligidium*. Сенокосцы (Opiliones) рода *Nemaspela* распространены исключительно в пещерах Крыма, Кавказа и Балкан (Chemericis, 2009; Tchemeris, 2013; Karaman, 2013), а пещерные ложноскорпионы (Pseudoscorpionida) рода *Pseudoblothrus* напротив распространены в Крыму, а также в Западных Альпах и на Азорских островах (Harvey, 1991). Схожая ситуация с другими представителями троглобионтной фауны, однако в достаточной мере их географические связи еще не прослежены.

Достаточно сложным является вопрос проникновения различных представителей спелеофауны на полуостров. Наиболее вероятно, предки наземных пещерных беспозвоночных заселяли территорию полуострова одновременно с прочими представителями наземной фауны. До появления условий, способствующих освоению пещерных местообитаний, они населяли лесную подстилку, почву, различные водоемы. Некоторые виды имели, вероятно, широкое распространение, включавшее значительные площади древнего Средиземноморья. Климатические изменения, а также трансгрессии моря привели к островной изоляции, а после освоения пещерных местообитаний – к локальному видообразованию, что сегодня позволяет проводить биоспелеологическое районирование карстовых массивов Крымских гор (Боруцкий, 1962; Левушкин, 1965; Vargovitch, 2009; Прокопов, 2014; Turbanov, Gongalsky, 2016).

Таким образом, спелеофауна Крыма представляет собой сравнительно молодой комплекс видов, сформировавшийся в среднем и позднем плейстоцене. Этот комплекс разнороден как по составу – представлен троглобионтными и стигобионтными формами, проникшими в карстовые полости разными путями и в разное время, так и по происхождению. В свете того, что спелеофауна Крыма и сопредельных территорий в настоящее время активно изучается, происхождение и взаимосвязи пещерных фаун будут уточняться (Турбанов, Прокопов, 2015).

Список литературы

Анистратенко В.В., 2007. Новые данные о составе, структуре и генезисе понто-каспийской фауны брюхоногих моллюсков в Азово-Черноморском бассейне // Зоологический журнал. Т. 86. № 7. С. 793–801.

Бириштейн Я.А., 1940. Жизнь в пещерах: Эколого-систематический очерк // Успехи современной биологии. Т. 13. Вып. 3. С. 385–402.

Бириштейн Я.А., Левушкин С.И., 1967. Некоторые итоги и задачи изучения подземной фауны СССР // Зоологический журнал. Т. 46. Вып. 10. С. 1509–1535.

Боруцкий Е.В., 1962. Фауна наземных равноногих раков (*Isopoda terrestria*) пещер Крыма в зоогеографическом аспекте // Зоологический журнал. Т. 41. Вып. 2. С. 193–202.

Вахрушев Б.А., 2001. Палеогеография Крыма в свете новейших карстолого-спелеологических исследований // Культура народов Причерноморья. № 17. С. 11–18.

Вахрушев Б.А., Амеличев Г.Н., 2001. К вопросу о возможности оледенения Крымских гор // Фізична географія та геоморфологія. Вип. 40. С. 134–153.

Дублянский В.Н., 1966. Возраст глубинных карстовых полостей Горного Крыма // Пещеры. Вып. 6(7). С. 70–81.

Дублянский В.Н., Дублянская Г.Н., 1993. Пещеры Крыма // Пещеры. Итоги исследований: Межвузовский сборник научных трудов. Вып. 23–24. С. 93–101.

Дублянский В.Н., Дублянская Г.Н., 1996. Карстовая республика (Карст Крыма и его проблемы). Симферополь. 88 с.

Климчук А.Б., Амеличев Г.Н., Вахрушев Б.А., Самохин Г.В., 2009. От морской и ледниковой изотопных шкал к спелеотемной хронологии палеоклиматических событий // Геополитика и экогеодинамика регионов. Т. 5. Вып. 1. С. 44–51.

Левушкин С.И., 1965. Распространение троглобионтных жуков рода *Pseudophaenops* Winkler и зоогеографическое районирование пещерной фауны Крыма // Зоологический журнал Т. 44. № 11. С. 1728–1731.

Прокопов Г.А., 2005. Особенности распределения пресноводной фауны Крыма в свете истории ее формирования // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. Спец. випуск «Гідроекологія». № 3 (26). С. 363–365.

Прокопов Г.А., 2014. Биоспелеологическое районирование карстовых массивов Горного Крыма // Зоология. Материалы Всеукраинской XLIII научной конференции профессорско-преподавательского состава, аспирантов и студентов ТНУ им. В.И. Вернадского, секция зоология (Симферополь, 25 апреля 2014 года). С. 15.

Турбанов И.С., Прокопов Г.А., 2015. Перспективы и задачи исследования подземной фауны Крыма // Программа и материалы международной научной конференции, посвящённой 50-летию Зоологического музея им. М.И. Глобенко Таврической академии Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского (Симферополь, 16–18 сентября 2015 года). С. 122.

Chemieris A.N., 2009. New data on the harvestman genus *Nemaspela* Šilhavý, 1966 (Arachnida: Opiliones) // Bulletin of the British Arachnological Society. V. 14. № 7. P. 286–296.

Gongalsky K.B., Taiti S., 2014. A new cavenicolous species of *Typhlogolidium* Verhoeff, 1918 (Isopoda: Oniscidae: Ligiidae) from the Caucasus // Arthropoda Selecta. V. 23. № 1. P. 51–56.

Harvey M.S., 1991. Catalogue of the Pseudoscorpionida. Manchester Univ. Press, Manchester. VI + 726 pp.

Jeannel R., 1959. Situation géographique et peuplement des cavernes // Ann. Speleol. V. 14. P. 333–338.

Jeannel R., 1965. Le genèse du peuplement des milieux souterrains // Revue d'écologie et biologie du sol. V. 2. P. 1–22.

Karaman I.M., 2013. *Nemaspela ladae* sp. n., a new troglotic namastomatid (Opiliones, Dyspnoi, Nemastomatidae) from a Dinaric cave // Zootaxa. V. 3693. № 3. P. 240–248.

Kumaresan D., Wischer D., Stephenson J., Hillebrand-Voiculescu A., Murrell J.C., 2014. Microbiology of Movile cave – a chemolithoautotrophic ecosystem // Geomicrobiology Journal. V. 31. № 3. P. 186–193.

Por F.D., Dimentman Ch., Frumkin A., Naaman I., 2013. Animal life in the chemoautotrophic ecosystem of the hypogenic groundwater cave of Ayyalon (Israel) // Natural Science. V. 5. № 4A. P. 7–13.

Tchemeris A.N., 2013. Two new harvestman species (Arachnida: Opiliones) from the collection of Siberian Zoological Museum // *Arthropoda Selecta*. V. 22. № 1. P. 41–46.

Turbanov I.S., Gongalsky K.B., 2016. *Typhloligidium lithophagum* sp. n. (Isopoda, Oniscidea, Ligiidae), a new species of troglolithic woodlouse from the Crimean Peninsula // *Зоологический журнал*. Т. 95. № 11. С. 1277–1282.

Vandel A., 1964. *Biospéologie. La Biologie des Animaux Cavernicoles*. Gauthier-Villars, Paris. 679 p.

Vargovitsh R.S., 2009. New Cave Arrhopalitidae (Collembola: Symphypleona) from the Crimea (Ukraine) // *Zootaxa*. № 2047. P. 1–47.

G.A. Prokopov¹, I.S. Turbanov²

¹ *Taurida Academy Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Republic of Crimea*

² *Papanin Institute of Biology of Inland Waters of RAS, Borok, Yaroslavl Region*
e-mail: pleco@i.ua, turba13@mail.ru

To the question of speleofauna formation in the Crimean Peninsula

Summary. Possible pathways for and the time of the formation of troglolithic communities in the caves of the Crimean Peninsula are analyzed.

Новые данные о стигобионтной фауне Малого Кавказа и Армянского нагорья

Резюме. На основании оригинальных данных приводится обзор стиго- и кренобионтной фауны Малого Кавказа. Обсуждаются новые находки уже известных видов, а также обнаружения потенциально новых. Всего авторами указано 12 видов стигобионтов, найденных в водотоках горных массивов Грузии, Армении и Азербайджана.

Малый Кавказ – это система горных хребтов, протянувшаяся параллельно Большому Кавказу от Черного до Каспийского моря, отделенная от него на западе Колхидской, а на востоке – Кура-Араксинской низменностями. Часть хребтов этой горной системы обрамляют своими южными склонами Армянское и Иранское нагорья, соединение с Большим Кавказом обеспечивает Сурамский хребет. Большая часть Малого Кавказа находится в пределах трех закавказских республик: Грузии (Месхетский, Тriaлетский и часть Сомхетского хребта), Армении (Сомхетский, Севанский, Мургузский, Муровдагский, Памбакский, Карабахский хребты и связанные с ними хребты Армянского нагорья) и Азербайджана (Тальшские горы).

Изученность трогло- и стигобионтной фауны региона невелика, даже по сравнению с территорией Западного Кавказа. Отчасти это связано, видимо, с меньшей площадью карстовых массивов, имеющих в пределах региона, небольшой протяженностью, а также сухостью основной массы пещер. Все виды стигобионтов, известные для региона, описаны из карстовых источников и родников, а не из истинно гипогейных водоемов. Известно лишь одно указание бокоплава *Niphargus abricossovi* Birstein, 1932 из базальтовой пещеры в долине р. Забухчай, в районе Минкенда, на территории Нагорного Карабаха (Державин, 1945).

На данный момент для региона известно девять стигоморфных видов, населяющих высачивания, карстовые источники и другие водные биотопы, которые можно охарактеризовать скорее как гипорею – подрусловые грунтовые потоки. Это депигментированная планария *Dendrocoelopsis oculata* (Porfirjeva, 1958) (Tricladida: Dendrocoelidae), родственная балканским пещерным формами и описанная из родников Тriaлетского хребта, моллюск *Vythynella adsharica* Lindholm, 1913 (Gastropoda: Hydrobiidae), обитающий в родниках нижнего течения р. Чорох (Аджария, Грузия), и семь видов бокоплавов. Род *Niphargus* (Amphipoda: Niphargidae) представлен пятью видами: *N. abricossovi* Birstein, 1932, описанный из родников долины р. Раздан близ пос. Цахкадзор и широко распространенный по всему Армянскому нагорью (Бирштейн, 1933, Бенинг, Попова, 1941; Державин, 1938; Державин,

1945; Алиев, 2000) с подвидом *N. abricossovi inornatus* Derzhavin, 1945, известным из Нагорного Карабаха; *N. galenae* Derzhavin, 1939, описанный из родников бассейна р. Виляш-чай в Талышских горах (Державин, 1939) и (что вызывает определенные сомнения) указанный также из Нахичевани (Алиев, 2000); *N. kurdus* Derzhavin, 1945, известный из родников долины р. Акера в Нагорном Карабахе (Державин, 1945); *N. lori* Derzhavin, 1945, описанный из родников долины р. Дзорагет, близ г. Степанаван в Армении (Державин, 1945) и *N. glontii* Borutzky, 1940, описанный из родников нагорной части Триалетского хребта в Грузии (Боруцкий, 1940). Семейство Crangonictidae представлено двумя видами: *Lyurella hyrcana* Derzhavin, 1939, населяющим родники низкогорий Талыша и Талыш-Муганской низменности (Державин, 1939; Sidorov, 2015) и *Synurella wachushtii* (Behning, 1940), известным из родников нагорной части Триалетского хребта в Грузии (Боруцкий, 1940).

Наши исследования, целью которых было обнаружение и сбор стигобионтных макробеспозвоночных в водотоках Малого Кавказа и Армянского нагорья, выполнены на территории всех трех республик Закавказья. Всего в водоемах и водотоках региона отобрано 138 проб, из них 18 – в Аджарии, на Месхетском хребте и Колхидской низменности; 8 – на Триалетском хребте в окрестностях Бакуриани и Ахалдixe; 45 – в горных районах северной Армении (Севанский, Памбакский, Муровдагский хребты); 35 – на Армянском нагорье (марз Вайоц Дзор и Сюник) и Зангезурском хребте; 32 – в Талышских горах и прилегающей Ленкоранской низменности. Неохваченными остались лишь обширные районы Нагорного Карабаха. Предварительные итоги показали наличие в регионе 12 стигоморфных видов. При этом встречаемость стигобионтов оказалась существенно ниже, чем в Западном Закавказье.

I. Месхетинский хребет и прилегающие районы Колхидской низменности в пределах Аджарии.

По-видимому, наименее изученный регион с точки зрения стигобионтной фауны. До сих пор в литературе имелись сведения лишь о родниковых *Bythinella adsharica* Lindholm, 1913, описанных из долины нижнего течения Чороха. Нами было обнаружено еще 3 явно стигоморфных вида амфипод из семейств Niphargidae и Crangonictidae:

1. *Niphargus* cf. *gurjanovae* Birstein, 1941. Обнаружен в двух родниках долины р. Кинтриши, в низкогорьях (200–400 м) Месхетского хребта (41°47'36.16"N, 41°57'3.32"E; 41°45'30.05"N, 41°58'48.29"E). Восемь найденных самок имели высокий уровень морфологического сходства с описанным (также по самкам) из окрестностей Кутаиси *N. gurjanovae* Birstein, 1941. Основные отличия касались вооружения тельсона, имеющего на вершинах лопастей по три (а не по четыре) шипа, а также один (а не два) крупный шип на дорзальной поверхности. Морфологически близкие популяции обнаружены и в родниках низкогорий Месхетского хребта на территории Турции (окр. пос. Фындыклы, пров. Ризе).

2. *Niphargus talikadzei* Ljovuschkin in Giljarov et al., 1974. Единственный экземпляр обнаружен в медленнотекущем ручье в пределах национального парка «Болота Испани» в Кобулетском районе Аджарии (41°51'41.63"N,

41°47'8.94"E). Ранее указывался из почвы влажных ольховых перелесков в окрестностях Поты и Палеостоми (Гиляров и др., 1974). Возможно, в нашем случае также был вымыт из почвенных местообитаний паводковыми весенними водами (сбор произведен в феврале).

3. *Synurella cf. ambulans* (Müller, 1847). Форма, морфологически сходная с широко распространенным европейским видом. Многочисленна в заболоченных ручьях Колхидской низменности на территории национального парка «Болота Испани» (41°51'41.63"N, 41°47'8.94"E; 41°51'48.91"N, 41°47'8.80"E). Отобрано более 30 экземпляров. Характеризуется развитыми глазами и выраженной пигментацией, поэтому должен классифицироваться, скорее, как кренобионт.

4. *Bythinella adsharica* Lindholm, 1913. Вид, характерный для гелокренов и мадидных высачиваний низко- и среднегорной (до 600 м н.у.м.) Аджарии. Обнаружен в четырех родниках долины Аджарисцхали и Кинтриши (41°35'32.95"N, 42°13'11.57"E; 41°47'36.16"N, 41°57'3.32"E; 41°47'11.75"N, 41°57'55.12"E; 41°46'21.86"N, 41°58'9.73"E). Экологически идентичен представителям рода *Belgrandiella*, распространенным на территории Западного Закавказья.

Стоит отметить, что стигморфные макробеспозвоночные на территории Аджарии отчетливо тяготеют к низкогорным и равнинным приморским районам с более мягким климатом. Специальные исследования средне- и высокогорной части Месхетского хребта (выше 600 м н.у.м.) (в т.ч. и на территории Турции) не выявили стигморфных форм.

II. Малый Кавказ на территории Армении и Джавахетии (Грузия); Армянское нагорье.

1. *Dendrocoelopsis oculata* (Porfirjeva, 1958). Обнаружен только в типовом местообитании и ближайших окрестностях – холодных ручьях и родниках альпийской зоны Триалетского хребта на территории грузинской провинции Самцхе-Джавахети (41°41'14.61"N, 43°31'53.55"E; 41°41'16.27"N, 43°31'53.77"E; 41°41'51.66"N, 43°30'58.52"E).

2. *Synurella wachuschtii* (Behning, 1940). Обнаружен только в типовом местообитании и ближайших окрестностях – холодных ручьях и родниках альпийской зоны Триалетского хребта на территории грузинской провинции Самцхе-Джавахети (41°41'14.61"N, 43°31'53.55"E; 41°41'16.27"N, 43°31'53.77"E; 41°41'22.28"N, 43°31'55.58"E).

3. *Synurella cf. wachuschtii* (Behning, 1940). Форма, морфологически близкая к *Synurella wachuschtii*. Обитает в гелокренах альпийской зоны Халабского хребта (2000–2300 м. н.у.м.) на территории провинции Лори в северной Армении. Характеризуется полной редукцией глаз и депигментацией. 45 особей обнаружено в двух местообитаниях (40°49'29.63"N, 44°43'47.02"E; 40°47'46.79"N, 44°44'13.71"E).

4. *Niphargus abricossovi* Birstein, 1932. Вид, считающийся обычным на большей части Армянского нагорья (Державин, 1945), но впервые найденный в родниках долины р. Раздан, около моста дороги на пос. Цахкадзор (Бирштейн, 1932). Не слишком подробное описание, выполненное к тому же по самке, требовало подробного переописания, которое и было выполнено А.Н

Державиным (1938) на основе материала из родников Зангезурского хребта в Нахичевани. Особи, полностью соответствующие этому описанию, в больших количествах были найдены нами в родниках и гипорее малых водотоков в окрестностях пос. Джермук (Вайоц-Дзор, Армения) на склонах того же Зангезурского хребта, в долине р. Арпа (39°50'33.53"N, 45°40'14.84"E; 39°50'46.33"N, 45°40'34.25"E) и в родниках Айоцдзорского хребта близ монастыря Нораванк, также в бассейне р. Арпа (39°40'55.69"N, 45°14'6.26"E).

5. *Niphargus* cf. *abricossovi* Birstein, 1932. Несмотря на то, что *N. abricossovi* был описан из Центральной Армении – бассейна р. Раздан, обнаружить популяции *Niphargus*, совершенно сходные с описанием А.Н. Державина (1938), в этом районе нам до сих пор не удалось. Значительные скопления *Niphargus* были зарегистрированы нами в гипорее водотоков в окрестностях монастыря Гегарт (40° 8'8.25"N, 44°48'55.20"E) и ряда безымянных ручьев Хосровского заповедника (40°6'9.30"N, 44°48'19.31"E; 40° 6'22.92"N, 44°48'36.25"E). По ряду признаков демонстрируя очевидную близость к типичному *N. abricossovi*, они все же заметно отличаются от него соотношением длин 1 и 2 члена экзоподита 3-го уропода самца (1-й членник существенно длиннее второго), прямым, а не «выгнутым в дугу» эндоподитом 1-го уропода самца (при сохранении дифференцированности 1-го уропода), а также многими количественными характеристиками. Очевидно, эти популяции в дальнейшем должны быть описаны в качестве нового вида.

Помимо описанных находок, были найдены также неполовозрелые самки *Niphargus* sp., обитающие в гипорее малых притоков р. Агстев (бассейн Куры) в провинции Лори, в Армении (40°42'47.95"N, 44°39'14.72"E). Достоверно определить их видовую принадлежность не удалось (в силу возраста и пола).

6. *Niphargus glontii* Borutzky, 1940. Обнаружен только в типовом местообитании–гипорее ручья на перевале Цхра-Цхаро, в альпийской зоне Тriaлетского хребта на территории грузинской провинции Самцхе-Джавахети (41°41'51.66"N, 43°30'58.52"E).

III. Тальшские горы и прилегающие участки Ленкоранской низменности.

1. *Lyurella hyrcana* Derzhavin, 1939. Преимущественно кренобионтная форма, обладающая выраженными органами зрения и пигментацией. Обнаружена только в типовых местообитаниях – трех родниках Муганской равнины в непосредственной близости от Тальшских гор на территории пос. Аркиван (Масаллинский р-н, Азербайджан) (39°0'19.75"N, 48°39'17.08"E; 39°0'20.68"N, 48°39'17.51"E; 39°0'24.42"N, 48°37'5.20"E). На основании этого материала выполнено переописание вида (Sidorov, 2015).

2. *Niphargus galenae* Derzhavin, 1939. Эндемик низкогорного Тальша, описанный из родников бассейна р. Виляж-чай (Масаллинский р-н, Азербайджан). Помимо типового местообитания, обнаружен также в ряде гелокренов, расположенных вдоль подножья Тальшского хребта, в окр. пос. Тельман (Ленкоранский р-н) (38°39'10.57"N, 48°47'49.95"E; 38°38'19.06"N, 48°47'40.77"E) и долине р. Ленкорань-чай у д. Азербайджан (Лерикский р-н)

(38°47'57.60"N, 48°27'25.70"E). Всего 50 экземпляров. Очевидно, имеется необходимость переописания этого малоизученного вида.

Таким образом, в водотоках Малого Кавказа и Армянского нагорья мы обнаружили 12 видов стигобионтов, часть из которых предстоит описать. Не были отмечены ранее известные из региона *N. kurdus* Derzhavin, 1945, *N. lori* Derzhavin, 1945 и подвид *N. abricossovi inornatus* Derzhavin, 1945, в действительности являющийся, вероятно, отдельным видом. По всей видимости, стоит ожидать обнаружения в регионе еще некоторого количества новых видов, особенно это относится к карстовым районам Нагорного Карабаха и Армении, а также совершенно неизученным горным областям западного Азербайджана, находящимся в пределах Дашкесанского и Кедабекского районов.

Характерно, что многие реликтовые стигобионты Малого Кавказа обитают в альпийской зоне, выше 2000 м н.у.м., тогда как на отрогах Большого Кавказа экологически схожие виды редко поднимаются выше 1000 м н.у.м. По всей видимости, это связано с геологической историей обсуждаемого горного массива, в течение четвертичного периода испытавшего значительное поднятие и не подвергавшегося покровным оледенениям, свойственным Большому Кавказу.

Список литературы

Алиев Р.А., 2000. Фауна бокоплавов (Crustacea, Amphipoda) пресных водоемов Азербайджана. Баку: Элм. 516 с.

Бенинг А.Л., 1940. О некоторых ракообразных окрестностей Бакуриани (Груз. ССР) // Труды биологических станций Наркомпроса Грузинской ССР. Т. 1. С. 11–58.

Бенинг А.Л., Попова А.Н., 1947. Материалы по гидробиологии реки Занги, от истока до города Еревана // Труды Севанской гидробиологической станции. № 8. С. 5–76.

Бириштейн Я.А., 1932. Malacostraca Армении // Труды Севанской озерной станции. Т. 4. № 1–2. С. 139–160.

Бириштейн Я.А., 1941. Пещерные бокоплавы Абхазии с замечаниями о закавказских представителях рода *Niphargus* // Сборник трудов государственного Зоологического музея МГУ. Т. 6. С. 259–272.

Гиляров М.С., Лагидзе О.И., Лёвушкин С.И., Таликадзе Д.А., 1974. Новый вид обитающего в почве бокоплава рода *Niphargus* (Amphipoda, Crustacea) // Доклады Академии наук СССР. Т. 217. № 6. С. 1449–1452.

Державин А.Н., 1938. Бокоплавы Нахичеванской АССР // Труды Зоологического Института Азербайджанского филиала АН ССР. Баку. Т. 8. С. 163–184.

Державин А.Н., 1939. Пресноводные перакариды Талыша // Труды Зоологического Института Азербайджанского филиала АН ССР. Баку. Т. 10. С. 43–58.

Державин А.Н., 1945. Подземные бокоплавы Закавказья // Известия Академии наук Азербайджанской ССР. № 8. С. 27–43.

Lindholm W.A., 1913. Beschreibung neuer Arten und Formen aus dem Kaukasus-Gebiete. Nachrichtenblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. V. 45. № 17–23. P. 62–69.

Sidorov D.A., 2015. The spring-dwelling amphipod genus *Lyurella* (Peracarida, Amphipoda): Systematics, distribution, and affinity, with description of the second representative from the Black Sea coast region // *Crustaceana*. V. 88. № 1. P. 27–50.

A.M. Sokolova¹, D.M. Palatov²

¹ *Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Moscow*

² *Lomonosov Moscow State University, Moscow*

e-mail: triops@yandex.ru

New data on the stygobiont fauna of the Caucasus Minor and Armenian Upland

Summary. The stygo- and crenobiont faunas of the Caucasus Minor (= Lesser Caucasus) are reviewed, based on original data. New findings of already known and some potentially new species are discussed. A total of 12 stygobiontic species found in watercourses of Georgia, Armenia and Azerbaijan are yielded.

Некоторые данные о видовом составе пауков (Aranei) пещер Западного Кавказа

Резюме. В работе представлены новые данные о находках некоторых троглофильных и троглоксенных пауков в пещерах Западного Кавказа.

Видовой состав пауков Кавказа изучен недостаточно. Западная часть региона изучена лучше остальных. Имеется ряд работ, в которых для Западного Кавказа отмечено 16 видов троглофильных пауков (Зайцев, 1940, 1948; Коваль, 2004а, б; Пичка, 1965; Спасский, 1936; Харитонов, 1939, 1941а, б, 1946, 1947; Barjadze et al. 2015; Kovblyuk et al., 2011; Sendra, Reboleira, 2012; Spassky, 1932, 1934; Tanasevitch, 1986). Троглобионтные виды пауков на Кавказе не отмечены. Эти данные обобщены в Каталоге пауков Кавказа (Otto, 2015).

Ниже приводятся данные об авторских сборах (сборщик И.С. Турбанов), сборах А.Г. Коваля и К.Н. Горбуновой, выполненные в пещерах Западного Кавказа в период 2011–2014 годов. Также, приводятся краткие замечания о распространении обсуждаемых видов на основании анализа литературных данных. Все пауки хранятся в коллекции Таврической академии Крымского федерального университета (TNU), Симферополь, Республика Крым.

AGELENIDAE

Tegenaria abchasica Charitonov, 1941

РОССИЯ: 1♂ (TNU-10207/1), Краснодарский край, Большой Сочи, окр. г. Хоста, пещ. Белоскальская, 20–50 м от входа, 27.09.2013, А.Г. Коваль leg.

Замечание. Троглофил. Описан из пещеры Келасурская (Абхазия) (Харитонов, 1941). Впервые указывается для пещер на территории России.

Tegenaria sp.

АБХАЗИЯ: 2♀♀ (TNU-10218/1), Очамчёрский р-н, окр. с. Отап, пещ. Дзыхайская-1, 07.09.2014, И.С. Турбанов leg.

Замечание. Вероятно, троглофил. Определение видовой принадлежности по самкам проблематично, без наличия самцов.

DYSDERIDAE

Dysderidae gen. sp.

АБХАЗИЯ: 2 juv. (TNU-10220/1), Гульрыпшский р-н, окр. с. Нижний Кяласур (нежилое), пещ. Келасурская, 03.09.2014, И.С. Турбанов leg.

Замечания. Судя по всему, данный вид является троглоксеном.

PHOLCIDAE

Hoplopholcus longipes (Spassky, 1934)

АБХАЗИЯ: Гульрыпшский р-н: 3♂♂ (TNU-10219/1), окр. с. Амткел, ущелье Холодной речки, пещ. Большая Медведица, 17.09.2014, И.С. Турбанов leg.; 4♂♂ (TNU-10204), окр. ущелья р. Келасур, пещ. Келасурская, 10–40 м от входа, 04.09.2013, А.Г. Коваль leg.; 3♂♂ 1♀ 2juv. (TNU-10220/3), окр. с. Нижний Кяласур (нежилое), пещ. Келасурская, 03.09.2014, И.С. Турбанов leg.; 1♀ (TNU-10221/1), окр. с. Амткел, пещ. Нижняя Шакурская, 06.09.2014, И.С. Турбанов leg. РОССИЯ: Краснодарский край, Большой Сочи, окр. г. Хоста: 1♀ (TNU-10205), пещ. Белоскальская, 15–20 м от входа, 27.09.2013, А.Г. Коваль leg.; 1♀ (TNU-10206), пещ. БС-2, 10–40 м от входа, 27.09.2013, А.Г. Коваль leg.

Замечание. Троглофил. Описан из винного погреба в Хосте (Краснодарский край, Большой Сочи) (Spassky, 1934). Обнаружен в пещерах в окр. Цхалтубо, Цхалцителы и в пещере Сатаплиа близ Кутаиси (Грузия), а также в пещерах Агумва и Лыхны в Абхазии; пещерах Большая Казачебродская (= Верхне-Мзымтинская, Ахштырская) и Широкопокосская в Краснодарском крае (Харитонов, 1941б, 1946; Зайцев, 1948).

LINYPHIIDAE

Troglohyphantes birsteini Charitonov, 1947

АБХАЗИЯ: 1♀ (TNU-10209), Гудаутский р-н, хребет Бзыбь, окр. г. Чыпшира, 2200 м, пещ. ЛСС, глубина 10–15 м, 15.08.2012, К.Н. Горбунова leg.; 1♂ (TNU-10213), Гагрский р-н, массив Арабика, урочище Ласточкино крыло, пещ. СП-06-01, 27.08.2014, И.С. Турбанов leg. РОССИЯ: 1♀ (TNU-10212), Краснодарский край, Большой Сочи, хребет Западный Ахцу, пещ. Аметист, 22.09.2014, И.С. Турбанов leg.

Замечание. Троглофил. Описан из пещер Большая Казачебродская (= Верхне-Мзымтинская, Ахштырская) и Малая Казачебродская (= Нижне-Мзымтинская, Малая Ахштырская) на территории городского округа Сочи (Краснодарский край, Россия) (Харитонов, 1947). Имеются указания на находку в пещерах Чёртова Нора, Большая Казачебродская, Лабиринтовая, Воронцовская и пещеры на р. Каменка в том же районе (Коваль, 2004б; Пичка, 1965). Вид впервые обнаружен в Абхазии.

NESTICIDAE

Aituaria pontica (Spassky, 1932)

РОССИЯ: 2♂♂ 1♀ (TNU-10211), Краснодарский край, Большой Сочи, хребет Западный Ахцу, пещ. Аметист, 22.09.2014, И.С. Турбанов leg.

Замечания. Троглофил. Описан из винного погреба в Хосте (Spassky, 1932). Впоследствии был обнаружен в пещерах Большая Казачебродская (= Верхне-Мзымтинская, Ахштырская), Чёртова Нора и в пещере в середине ущелья р. Псахо, карстовой шахте на р. Агура (Краснодарский край, Россия) (Коваль, 2004б; Пичка, 1965; Харитонов, 1947а); пещере Таркил (= Таркиладзе) в Абхазии (Зайцев, 1948); а также, за пределами Кавказа в

искусственной полости (водовод) в урочище Максимова дача в Крыму (Россия) (Nadolny, Turbanov, 2014).

Carpathonesticus birsteini (Charitonov, 1947)

РОССИЯ: 3♀♀ (TNU-10207/3), Краснодарский край, Большой Сочи, окр. г. Хоста, пещ. Белоскальская, 20–50 м от входа, 27.09.2013, А.Г. Коваль leg.

Замечания. Троглофил. Описан из пещеры Подземная Хоста (= Мокрая Хостинская, Шумная) в Большом Сочи (Краснодарский край, Россия) (Харитонов, 1947). Впоследствии обнаружен в пещерах Ахунская, Белоскальская, Воронцовская, Долгая, и в пещере на р. Агура в том же районе (Пичка, 1965; Коваль, 2004а, б).

Carpathonesticus zaitzevi (Charitonov, 1939)

АБХАЗИЯ: Гульрыпшский р-н: 1♀ (TNU-10214), окр. с. Амткел, ущелье Холодной речки, пещ. Пахучая, 18.09.2014, И.С. Турбанов leg.; 2♂♂ 10♀♀ (TNU-10219/2), окр. с. Амткел, ущелье Холодной речки, пещ. Большая Медведица, 17.09.2014, И.С. Турбанов leg.; 3♀♀ (TNU-10220/2), окр. с. Нижний Кяласур (нежилое), пещ. Келасурская, 3.09.2014, И.С. Турбанов leg. Очамчырский р-н: 1♂ 3♀♀ (TNU-10208), с. Отап, пещ. Абрскила, 50–250 м от входа, 08.09.2013, А.Г. Коваль leg.; 12♀♀ (TNU-10215), окр. с. Тхина, Джальское плато, пещ. Тхинская, 10.09.2014, И.С. Турбанов leg.; 1♀ (TNU-10216), окр. с. Отап, пещ. Маршания-1, 12.09.2014, И.С. Турбанов leg.; 3♀♀ (TNU-10217), окр. с. Отап, пещ. Абрскила, 09.09.2014, И.С. Турбанов leg.; 1♂ 3♀♀ (TNU-10218/2), окр. с. Отап, пещ. Дзыхайская-1, 07.09.2014, И.С. Турбанов leg. Сухумский р-н: 2♂♂ (TNU-10201), окр. ущелья р. Келасур, пещ. Келасурская, 50–60 м от входа, 04.09.2013, А.Г. Коваль leg.; 1♂ 5♀♀ (TNU-10210), окр. с. Верхние Эшеры, пещ. Адзаба, 14.09.2014, И.С. Турбанов leg. РОССИЯ, Краснодарский край, Большой Сочи: 1♀ (TNU-10200), хребет Алек, пещ. Барибана, 09.09.2011, А.Г. Коваль leg.

Замечание. Троглофил. Описан по серии синтипов из пещер Адзаба, Келасурская и Михайловская (Абхазия) (Харитонов, 1939); впоследствии указывался из ряда других пещер там же – у Венецианского моста, Псырцха, Голова Отапа, Верхне-Андреевская, Цебельдинская, Верхняя Шакурская (Зайцев, 1940; Пичка, 1965; Харитонов, 1941, 1947). Впервые приводится для пещер на территории России.

Carpathonesticus sp.

РОССИЯ: 1♀ (TNU-10207/2), Краснодарский край, Большой Сочи, окр. г. Хоста, пещ. Белоскальская, 20–50 м от входа, 27.09.2013, А.Г. Коваль leg.

Замечание. Вероятно, троглофил. Для определения видовой принадлежности необходимы дополнительные экземпляры.

TETRAGNATHIDAE

Metellina merianae (Scopoli, 1763)

АБХАЗИЯ: 1♀ (TNU-10221/2), Гульрыпшский р-н, окр. с. Амткел, пещ. Нижняя Шакурская, 06.09.2014, И.С. Турбанов leg.

Замечание. Обнаружен в пещерах Адзаба, Келасурская и Таркил (= Таркиладзе) в Абхазии; пещерах Фаногорийская и Широкопокосская в Краснодарском крае (Зайцев, 1940, 1948; Харитонов, 1939, 1941, 1947).

Благодарности. Авторы искренне признательны А.Г. Ковалю (Всероссийский НИИ защиты растений (ВИЗР), СПб) и К.Н. Горбуновой (СПб, спелеокоманда «Пещерные Гризли») за предоставление в их распоряжение материала по паукам из пещер Западного Кавказа. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ, гранты № 16-34-00275 мол_a и № 15-54-40011 Абх_a.

Список литературы

Зайцев Ф.А., 1940. К фауне пещер Абхазии // Сообщения Грузинского филиала АН СССР. Т. 1. № 1. С. 63–70.

Зайцев Ф.А., 1948. Обзор пещерной фауны Грузии // Труды Зоологического института Грузинской ССР. Т. 8. С. 151–173.

Коваль А.Г., 2004а. К изучению фауны Ахунской пещеры (Северо-Западный Кавказ) // Пещеры: Межвузовский сборник научных трудов. Пермский университет. Вып. 29–30. С. 150–155.

Коваль А.Г., 2004б. К изучению на Северо-Западном Кавказе фауны пещеры Чертова Нора // Материалы научной конференции по зоологии беспозвоночных, посвященной 100-летию со дня рождения С.М. Яблокова-Хнозоряна, Ереван, Армения, 6–8 сентября 2004 года. Ереван: Институт зоологии. С. 75–80.

Пичка В.Е., 1965. О фауне пауков пещер Западного Закавказья // Зоологический журнал. Т. 44. Вып. 8. С. 1190–1196.

Спасский С.А., 1936. Новые для СССР виды и роды пауков // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 3. С. 533–536.

Харитонов Д.Е., 1939. О пещерных пауках Абхазии // Материалы к фауне Абхазии. Тбилиси: Изд-во Грузинского филиала АН СССР. С. 197–211.

Харитонов Д.Е., 1941а. Новые данные по фауне Arachnoidea пещер Абхазии // Труды Зоологического института АН Грузинской ССР. Т. 4. С. 165–176.

Харитонов Д.Е., 1941б. К фауне пещер Кавказа // Известия Биологического НИИ при Пермском университете. Т. 12. Вып. 2. С. 67–72.

Харитонов Д.Е., 1946. Arachnoidea из пещеры Сатапле (Кутаиси) // Сообщения АН Грузинской ССР. Т. 7. Вып. 3. С. 145–147.

Харитонов Д.Е., 1947. Пауки и сенокосцы из пещер Черноморского побережья Кавказа // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Т. 52. Вып. 1. С. 15–28.

Barjadze Sh., Murvanidze M., Arabuli T., Mumladze L., Pkhakadze V., Djanashvili R., Salakaia M., 2015. Annotated List of Invertebrates of the Georgian Karst Caves. Tbilisi: Georgian Academic Book, 2015. 120 p.

Otto S., 2015. Caucasian Spiders. A faunistic database on the spiders of the Caucasus. Version 1.4.3 Internet: <http://caucasus-spiders.info/>

Kovblyuk M.M., Marusik Y.M., Ponomarev A.V., Gnelitsa V.A., Nadolny A.A., 2011. Spiders (Arachnida: Aranei) of Abkhazia // *Arthropoda Selecta*. V. 20. № 1. P. 21–56.

Nadolny A.A., Turbanov I.S., 2014. The First Record of *Aituaria pontica* (Aranei, Nesticidae) in the Crimea // *Вестник зоологии*. Т. 48. Вып. 6. С. 569–570.

Sendra A., Reboleira S., 2012. The world's deepest subterranean community – Krubera-Voronja Cave (Western Caucasus) // *International Journal of Speleology*. V. 41. № 2. P. 221–230.

Spassky S.A., 1932. Araneorum species novae, II // *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris. Série 2. T. 4. P. 972–979.

Spassky S.A., 1934. Araneae Palaearticae novae. Fam. Pholcidae 1 // *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris. Série 2. T. 6. P. 361–372.

Tanasevitch A.V., 1986. Two new *Troglohyphantes* from the Caucasus // *Spixiana*. V. 9. No 3. P. 239–243.

I.S. Turbanov¹, A.A. Nadolny²

¹ Papanin Institute of Biology of Inland Waters of RAS, Borok, Yaroslavl Region

² Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol
e-mail: turba13@mail.ru, nadolnyanton@mail.ru

Some data on the species composition of spiders (Aranei) in caves of the western Caucasus

Summary. New faunistic data are presented on some findings of troglophilic and troglonexic spiders in caves of the western Caucasus.

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Научное издание

БИОСПЕЛЕОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ГОСУДАРСТВАХ

Материалы II Всероссийской молодежной конференции

Верстка: И.С. Турбанов (ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН, Борок)

ФОТО НА ОБЛОЖКЕ (СЛЕВА НАПРАВО)

1–5 – И.С. Турбанов, 6 – И.Н. Марин, И.С. Турбанов:

1. *Archileucogeorgia* sp. (Diplopoda: Julida: Julidae), пещера Уатапахы (Западный Кавказ, Абхазия; Очамчирский р-н);

2. *Seracamaurops komarovi* Hlaváč, Kodada et Koval, 1999 (Insecta: Coleoptera: Pselaphidae), пещера Гигантов (Западный Кавказ, Россия, Большой Сочи);

3. *Neobisium (Blothrus)* sp. (Arachnida: Pseudoscorpiones: Neobisiidae), пещера Акуя (= Абхазских Спелеологов) (Западный Кавказ, Абхазия, окр. Нового Афона);

4. *Tauroligidium stygium* Borutzky, 1950 (Crustacea: Isopoda: Ligiidae), пещера Скельская (Крым, Байдарская долина);

5. *Caucasophaenops cf. molchanovi* Belousov, 1999 (Insecta: Coleoptera: Carabidae), пещера Гигантов (Западный Кавказ, Россия, Большой Сочи);

6. *Troglocaris jusbaschjani* Birstein, 1948 (Crustacea: Decapoda: Atyidae), карстовый (сероводородный) источник на р. Агура (Западный Кавказ, Россия, Большой Сочи).

Подписано в печать 25.09.17. Формат 60x90 1/16.

Усл. печ. л. 7,50. Тираж 80 экз. Заказ № 17166.

Отпечатано в ООО «Филигрань» с оригинал-макета.

150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91.

pechataet@bk.ru