

**УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН**

**Программы Президиума РАН:
«Биоразнообразие и динамика генофондов»,
«Проблемы зарождения биосферы Земли и ее эволюции»**

**Программа фундаментальных исследований ОБН РАН
«Биологические ресурсы России: фундаментальные основы
рационального использования»**

**ОТЧЁТНАЯ
НАУЧНАЯ СЕССИЯ
ПО ИТОГАМ РАБОТ 2008 г.**

ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ



**Санкт-Петербург
2009**

УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН

Программы Президиума РАН:
«Биоразнообразие и динамика генофондов»,
«Проблемы зарождения биосферы Земли и ее эволюции»

Программа фундаментальных исследований ОБН РАН
«Биологические ресурсы России: фундаментальные основы
рационального использования»

ОТЧЁТНАЯ
НАУЧНАЯ СЕССИЯ
ПО ИТОГАМ РАБОТ 2008 г.

ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ

7–9 апреля 2009 г.

Санкт-Петербург
2009

НОВЫЕ НАХОДКИ ГРЫЗУНОВ И ВОЗМОЖНОСТИ ДНК-ШТРИХКОДА

Н.И. Абрамсон¹, А.В. Абрамов¹,
Г.А. Баранова¹, А.В. Борисенко²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Институт биоразнообразия, Гуэ尔夫, Канада

Во время проведения исследований по сравнительной филогеографии ряда широкоареальных видов полевоцых (*Arvicolinae*) на основании изменчивости митохондриального гена цитохрома *b* (цит *b*) обнаружено: 1) новый для фауны России вид рыжих полевок – *Myodes rex*; 2) находки видов далеко за пределами известной границы ареала (*Microtus middendorffi*); 3) ошибки в первоначальном определении полевого материала. Данные примеры показывают возможность и эффективность ДНК-штрихкодирования.

Род лесных полевок (*Myodes*=*Clethrionomys*) широко распространен в Северном полушарии и насчитывает 12 видов (Musser and Carleton, 2005). До сих пор считалось, что на территории России присутствуют 3 из них: европейская рыжая *M. glareolus*, красная *M. rutilus* и красно-серая *M. rufocanus* полевки. Долгое время российские зоологи признавали в качестве самостоятельного еще один вид рыжих полевок – *M. sikotanensis* (Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 1995; Фрисман и др., 2002; Костенко и др., 2004), обитающего на островах Сахалин, Шикотан и Зеленый (Шибутцу). Таксономический статус этой формы оставался, однако, спорным, а недавно Мотокава (Moto-kawa, 2008), проанализировав типовую серию *M. sikotanensis*, показал, что шикотанская полевка – младший синоним *M. rufocanus*. В течение полевого сезона 2008 г. были собраны коллекции лесных полевок в нескольких точках южной части о. Сахалин и на о. Кунашир. Среди полевок, пойманных на южной оконечности о. Сахалин (Долинский р-н), в ходе анализа изменчивости цит *b* и сравнения с базой данных Генбанка был обнаружен новый для фауны России вид рыжих полевок – *Myodes rex*. Позднее достоверность определения этого вида была подтверждена и при анализе морфологических признаков. Несомненно, этот вид имеет более широкое распространение на островах Дальнего Востока. Часть находок, относимых ранее к *M. sikotanensis* с о. Сахалин, включая и т.н. форму «*microtinus*», должна быть переопределена как *M. rex*. Полевки со сложным строением

зубов с о.Шикотан и, вероятно, с о.Зеленый (=Шиботцу) также должны быть отнесены к *M. rex*.

Среди серых полевков (р. *Microtus*), пойманных нами в юго-западной Якутии (Олекминский р-н, окр.Торго, 58° 14' с.ш., 119° 30' в.д.), по результатам анализа митохондриальных генов цитохром оксидазы 1 (COI) и цит *b* была обнаружена полевка Миддендорфа (*M. middendorffi*). Данное определение позднее также было подтверждено морфологически. Эта находка на тысячи километров южнее и западнее ближайших известных находок этого вида: 71° 45' с.ш. 124° 55' в.д. и 59° 24' с.ш. 154° 47' в.д. (Shenbrot, Krasnov, 2005).

Широкомасштабное сканирование тканей млекопитающих, поступивших в коллекцию ЗИН РАН по стандартизированному участку COI (ДНК-штрихкод), проведенное в рамках проекта iVOL, выявило и ряд ошибок в первоначальных определениях видов.

Работа поддерживалась грантами РФФИ №№ 07–04–91202, 06–04–49294–а, 07–04–10172–к и 08–04–10079–к и программами фундаментальных исследований РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и «Происхождение и эволюция биосферы».

ШЕСТАКОВО – УНИКАЛЬНОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ РАННЕГО МЕЛА В СИБИРИ

А.О. Аверьянов¹, С.В. Лещинский², П.П. Скучас³, А.В. Лопатин⁴

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Томский государственный университет

³Санкт-Петербургский государственный университет

⁴Палеонтологический институт РАН, Москва

Богатейший в России комплекс раннемеловых позвоночных обнаружен в отложениях илекской свиты, вскрытой несколькими естественными обнажениями в районе с. Шестаково на северо-востоке Кемеровской области. Илекская свита широко распространена в Западной Сибири и формировалась в течение длительного интервала времени (валанжин-апт?). Шестаковский комплекс позвоночных приурочен к верхней части свиты и датируется приблизительно баррем-аптом, ~ 112–130 млн. лет. Комплекс включает пресноводных рыб (палеониски и амиевые), редких хвостатых амфибий и хористодед, черепах, разнообразных ящериц (гекконы, сцинкоморфы и ангиморфы), небольших примитивных крокодилов из группы *Protosuchia*, птерозавров, динозавров (2–3 семейства теропод, завроподы, стего-

завры, примитивные орнитоподы, пситтакозавры), зверообразные «рептилии» трилодонтиды и 6–7 видов млекопитающих (трикодонты, докодонты, «симметродонты» и перамуры). В Шестаково-1 в 1995 г. было найдено первое для России мезозойское млекопитающее, сейчас отсюда известно несколько сотен остатков Mammalia.

Фауна млекопитающих характеризуется «архаичным» обликом, обусловленным тем, что в ней доминируют группы, расцвет которых пришелся на юрское время. Другим реликтом является трилодонтид *Xenocretosuchus*; ранее эта группа считалась вымершей в поздней юре. В 1997 г. в Шестаково-3 была найдена хорошо сохранившаяся небольшая цевка, предварительно определенная как птичья. В 2008 г. найден второй, более крупный экземпляр. Эти остатки могут принадлежать новой группе хищных динозавров с птицеподобными чертами. Среди динозавров в комплексе доминируют растительноядные и, видимо, амфибиотические, пситтакозавры (эндемичный вид *Psittacosaurus sibiricus*), остатки которых представлены как целыми скелетами, так и многочисленными фрагментами.

В 2007 г. в Шестаково-3 было найдено яйцо динозавра – первая находка для России. Практически все позвоночные комплекса были водными или околоводными. Рыбы, амфибии, черепахи и хористодеры жили непосредственно в водоемах, а крокодилы, птерозавры, ящеры, динозавры и млекопитающие – в непосредственной близости от крупной реки, протекавшей здесь в илекское время. Среди млекопитающих докодонты *Sibirotherium* могли быть амфибиотическими, подобно современной выхухоли. Местность в районе местонахождения в раннем мелу представляла собой приморскую низменность – в это время значительная часть территории Западной Сибири была покрыта мелководным морем, однако собственно морских организмов в комплексе не обнаружено, что свидетельствует о достаточной удаленности от моря. По палеоботаническим данным приморская низменность представляла собой низменную полупустынную равнину с редким растительным покровом. Климат был субтропический с выраженной сезонностью, заключавшейся в чередовании семиаридных и аридных условий. Шестаково является одним из редких «окон в прошлое», позволяющим реконструировать биоту и природную обстановку столь далекого прошлого с уникальной полнотой.

Работа выполнена при поддержке грантов Президента России МК–726.2004.04, МД–255.2003.04, МД–3050.2007.4, НШ–1840.2003.4, РФФИ 04–04–49637, 04–05–64805, 04–04–49113 и 07–04–00393 и National Geographic 8268–07.

ФИЛОГЕНИЯ ТАРАКАНОВ ПОДСЕМЕЙСТВА EUTHYRRHAPHINAE (DICTYOPTERA, POLYPHAGIDAE)

Л.Н. Анисюткин

Подсемейство Euthyrrhaphinae Handlirsch, 1925 включает относительно мелких, морфологически разнообразных тараканов, распространенных циркумтропически. В состав подсемейства обычно включаются трибы Euthyrrhaphinae Handlirsch, 1925, Tiviinae J.W.H. Rehn, 1951 и Holocompsinae J.W.H. Rehn, 1951. Ранее эутиррафин рассматривали в ранге семейства (в составе надсемейства Polyphagoidea), при этом трибам придавались ранги подсемейств (Princis, 1960, 1963).

Включение эутиррафин в семейство Polyphagidae Walker, 1868 в настоящее время не вызывает сомнений, но филогенетические взаимоотношения триб подсемейства ранее практически не разрабатывались. Автором настоящего доклада на основании оригинальных исследований и литературных данных была выдвинута гипотеза о филогении подсемейства, включающая все трибы и все на сегодняшний день известные ископаемые кайнозойские роды. Докайнозойские ископаемые не включены в анализ по причине фрагментарности и недоказанности их принадлежности к рассматриваемому подсемейству. О результатах исследования частично было доложено в 2007 г. на IV Международном палеоэнтомологическом конгрессе, и они были опубликованы (Anisyutkin, 2008). Кладограмма была построена без использования средств программного обеспечения, «ментально» (*sensu Zompro*, 2005).

Подсемейство Euthyrrhaphinae характеризуется единственной не уникальной аутапоморфией в строении надкрылий. Tiviini является сестринской группой по отношению к прочим представителям подсемейства. Эта триба характеризуется максимально выраженным половым диморфизмом при сохранении у самцов примитивного жилкования. Остальные группы подсемейства характеризуются модифицированным жилкованием надкрылий и наличием птеростигмы на крыльях. Эоценовый род *Proholocompsa* Gogochoy, 2007 является сестринской группой по отношению к (*Paraeuthyrrhapha* + *Holocompsini* + *Euthyrrhaphini*). Последняя группа характеризуется дальнейшей специализацией в строении надкрылий и крыльев. Эоценовый род *Paraeuthyrrhapha* Anisyutkin, 2008 близок к *Holocompsini*,

но не может быть включен в трибу без изменения ее диагноза. Триба Euthyrhaphini занимает положение сестринской группы по отношению к (*Paraeuthyrhapha* + Holocompsini). Для Euthyrhaphini и Holocompsini характерно наличие сильно специализированных органов полета.

Данное исследование нельзя считать завершенным и кладограмма должна рассматриваться в качестве провизорной по причине недостаточной изученности представителей Euthyrhaphinae. Достаточно указать, что признаки строения генитального комплекса самцов только недавно начали изучать (Anisyutkin, 2008), и они не использовались при построении кладограммы. Изучение морфологии рецентных представителей подсемейства и близких групп, особенно плохо представленных в коллекциях экзотов, необходимо для уточнения систематического положения и дальнейшей разработки гипотез о филогении подсемейства Euthyrhaphinae.

МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ГИДР РОДА *PELMATOHYDRA* (CNIDARIA, HYDROZOA) И ИХ БАКТЕРИАЛЬНОЙ ФАУНЫ

Б.А. Анохин¹, Т.С.Г. Бош²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Zoological Institute, Christian-Albrechts-University, Kiel

Долгое время всех гидр относили к единственному роду *Hydra* L., 1758. Позже были выделены роды *Pelmatohydra* Schulze, 1914 и *Chlorohydra* Schulze, 1914. В настоящее время, однако, подавляющее большинство специалистов признают единственный род *Hydra* (Campbell, 1983, 1987, 1989; Holstein, 1995; Percell et al., 2003 и др.), иногда разделяя гидр на группы видов (Campbell, 1987).

Ранее на основании данных внешней морфологии, и цитогенетики мы высказались за признание самостоятельности родов *Hydra*, *Pelmatohydra* и *Chlorohydra* (Stepanjants et al., 1997; Анохин, 2002, 2004). Молекулярные исследования ряда видов гидр (Hemmrich, Anokhin et al., 2006) не противоречат этой точке зрения.

Молекулярно-филогенетические исследования рода *Pelmatohydra* («группа oligactis» по Campbell, 1987) были продолжены нами на лабораторных культурах гидр, а также на материале, собранном в 2006–2007 гг. в оз. Байкал, в Ленинградской области и в окрестностях г. Киль (Германия). Исследованы ядерные (*28S rDNA*, *Minicollagen-15*

и *ITS-1–5.8S–ITS-2*) и митохондриальные (*COI* и *16S rRNA*) гены. Филогенетические деревья, построенные по этим пяти генам, имеют сходную структуру: *P. robusta* (вид, описанный из Японии), *P. baikalensis* (Swarzewsky, 1923) (эндемик Байкала) и *P. oligactis* (Pallas, 1766) (водосборный бассейн Байкала) образуют кластер, отличный от *P. oligactis* из европейской части материка (Ленинградская область и Германия).

Недавно было показано (Fraune and Bosch, 2007), что ряд видов бактерий живет в тесной взаимосвязи с различными видами гидр, а *P. oligactis* имеет также эндосимбиотические бактерии в эпителиальных клетках.

Чтобы проверить, существует ли корреляция между дивергенцией гидр рода *Pelmatohydra* (*P. robusta*, *P. baikalensis*, *P. oligactis*) и их бактериальной флоры, нами был осуществлен RFLP анализ с последующим секвенированием 16S rRNA фрагментов бактериальной ДНК. Данные секвенирования послужили для определения видовой принадлежности ассоциированных с гидрами бактерий. Было показано, что четкой закономерности в распределении бактерий изученных видов гидр не существует: черты сходства и различия бактериальной фауны гидр выявлены между *P. baikalensis* из Байкала и популяциями *P. oligactis* из Германии, европейской части России и водосборного бассейна Байкала.

Молекулярные исследования проводили в отделении кариосистематики ЗИН РАН и в лаборатории Зоологического института Университета г. Киль (Германия) при поддержке DAAD (грант № A/08/ 08574), РФФИ (грант № 07–04–10129), программ Президиума РАН «Генофонды и генетическое разнообразие» и «Происхождение и эволюция биосферы».

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПЛАСТИНЧАТОУСЫХ ЖУКОВ ТРИБЫ ARHODIINI (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE, ARHODIINAE) РОССИИ

Л.А. Ахметова

Триба Arhodiini является наиболее крупной трибой подсемейства, к которой относятся до 30 родов в мировой фауне. В России представлены 3 рода трибы – Arhodius, Oxyotus и Snemismus. Род *Arhodius* является самым крупным родом афодиин и представлен 56 подродами и 165 видами. Род *Oxyotus* представлен одним видом, *Snemismus* – двумя. На основании изучения коллекции ЗИН РАН, а также большо-

го объема литературных данных можно заключить, что группа распространена по всей территории России, за исключением крайнего севера. Максимальное видовое разнообразие наблюдается в южных регионах, а именно: в Нижнем Поволжье, Южном Приморье и на Северном Кавказе.

В 2006–2008 гг. нами проведены экспедиционные выезды в Нижнее Поволжье (Астраханскую и Волгоградскую области), а также на Дальний Восток (Приморье). В Нижнем Поволжье (в основном в окрестностях пос. Досанг) были собраны 49 видов Aphodiini, в том числе 47 видов *Aphodius*. Четыре вида были впервые найдены на территории России, а один (*A. dosangi* Akhmetova et Frolov) оказался новым для науки. Видовое разнообразие этого региона высоко отчасти за счет видов, имеющих более широкое распространение в Средней Азии и Казахстане. Вероятно, в результате последующих сборов, в особенности в поздне-осеннее время года, будут найдены другие, еще не отмеченные для фауны России виды. Не исключены также находки новых для науки видов. В результате полевых работ в Нижнем Поволжье был впервые прослежен жизненный цикл ряда видов, и, в частности, выяснено, что личинки нескольких видов *Aphodius* развиваются среди корней злаковых растений, предположительно питаясь ими, а не пометом млекопитающих, как имаго.

Южное Приморье является еще одним центром видового разнообразия Aphodiini в России. К настоящему времени из этого региона известны 45 видов трибы. Все они относятся к роду *Aphodius*. Ряд видов, однако, лишь краями своих ареалов заходит на территорию России, имея значительно большее распространение в Китае и Японии. В результате экспедиции в Приморский край летом 2008 г. нами были собраны значительные серии 20 видов *Aphodius*, шесть из которых редки и ранее были представлены в коллекции ЗИН лишь единичными экземплярами. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в прибрежных районах, в то время как в горных местностях фауна афодиусов представлена в основном широко распространенными видами, имеющими транспалеарктические ареалы.

Северный Кавказ является крупнейшим в России центром видового разнообразия афодиин. К настоящему времени из этого региона известно 79 видов Aphodiini, 78 из которых относятся к роду *Aphodius* и 1 – к роду *Oxyotus*.

В целом наибольшее количество видов трибы сосредоточено на юге страны. По направлению на север оно постепенно уменьшается. Фауна афодиин России достаточно богата, но своеобразие ее невысо-

ко. Основные центры видовой разнообразия группы, а также центры видообразования и эндемизма находятся за пределами нашей страны. Несколько номинальных видов *Aphodius* были описаны (в основном в первой половине прошлого века) с территории России, но не были подтверждены последующими находками. Изучение сохранившегося типового материала и сравнение его с обширным материалом коллекции ЗИН позволило установить синонимию 9 названий, однако таксономический статус 5 видов по-прежнему вызывает сомнения. Вероятно, часть этих описаний основана на аберрантных экземплярах известных видов, а другая – на ошибочно этикетированных экземплярах, однако отсутствие типового материала (по-видимому, утраченного) затрудняет установление синонимии названий. Несколько видов *Aphodius*, описанных в последние годы из России, можно назвать условно эндемичными, но они известны лишь по единичным экземплярам из пограничных районов страны, и их ареал, как и таксономический статус, требует дальнейшего уточнения.

ПОНТО-КАСПИЙСКИЙ БОКОПЛАВ *PONTOGAMMARUS ROBUSTOIDES* В ЭСТУАРИИ Р. НЕВА: БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ЗНАЧЕНИЕ В ЗООЦЕНОЗАХ

Н.А. Березина

Восточная часть Финского залива, включающая эстуарий р. Нева, – это область особого риска для проникновения новых видов, поскольку лежит на пути из бассейнов многих морей, крупнейших озер и рек восточной и центральной Европы, соединяя южную и северную Россию, Западную Европу и Америку. Анализ фауны за период 1998–2008 гг. показал, что общее число видов-вселенцев достигло 50, причем ракообразные лидируют среди них. Начиная с 1996 г., в российской части залива были обнаружены 5 видов отряда Amphipoda, включая *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894), который был изначально описан из Каспийского моря. До 1960-х гг. его ареал был ограничен нижними участками крупных рек Каспийского и Черного моря и малых солоноватых и пресных озер их побережья. В 1960–70-х гг. *P. robustoides* был вселен в водоемы Украины, Кавказа, Литвы. В Балтийский регион (Каунасское водохранилище) этот вид был завезен из Днепровского и Симферопольского водохранилищ. С 1999 г. *P. robustoides* стал постоянным компонентом донных сообществ Невской губы и Финского залива, в настоящее время

достигая 2000 экз./м² и 30 гм² и лидируя по обилию в донных сообществах (30–60% от общей биомассы). Вторжение новых видов в бентосное сообщество может изменять потоки энергии внутри сообщества из-за того, что амфиподы, относясь к всеядным организмам, способны потреблять значительную долю водорослей или животных организмов (хирономид, олигохет, ракообразных). Целью работы было раскрыть особенности биологии (жизненный цикл, количество генераций, плодовитость) этого недавнего вселенца в Финском заливе Балтийского моря и сравнить с данными по другим регионам. Также в результате изучения спектра и рационов питания, структуры популяции этих амфипод и динамики биологических характеристик литоральных сообществ в различных частях эстуария р. Нева было оценено их потенциальное влияние на биомассы макрофитов и мелких беспозвоночных.

Изучение динамики структуры популяции *P. robustoides* в различных частях эстуария р. Нева свидетельствует о поливольтийном жизненном цикле с 2 или 3 генерациями в год (в зависимости от температурных условий года). Индивидуальная плодовитость самок в диапазоне длины тела от 8.5 до 15.5 мм (11.8±0.1 мм в среднем) варьирует от 14 до 128 яиц (42.5±1.4 яиц), достигая максимальных величин в первых пометах (58±5, май–июнь). Зависимость между длиной, мм (сырой массой, мг) тела самок и количеством яиц в кладке аппроксимируется степенной зависимостью $E = 0.088 L^{2.47}$, $R^2 = 0.61$, $n=205$ ($E = 3.08 WW^{0.81}$). Полученные величины в целом ниже отмеченных для популяций *P. robustoides* в южных местообитаниях (бассейнах рек Дон и Днепр).

Метод для оценки хищного воздействия *P. robustoides* на беспозвоночных основан на сравнении рационов хищников и продукции их потенциальных жертв: $IP=C/P$, если $0 < IP < 0.5$, то возможное воздействие на биомассу беспозвоночных слабое, $0.5 < IP < 1$ – среднее, а при $IP > 1$ – сильное. Наибольшее влияние амфипод сообщества мелких беспозвоночных испытывают в начале лета и осенью в южной части Невской губы (IP от 2 до 7 в 2005 г.), где *P. robustoides* обилиен. В целом с 2002 по 2008 гг. индекс варьировал от 0.9 до 2.2 (1.4±0.2) и свидетельствовал о снижении пресса в последние годы. Выяснено, что, хотя нитчатые водоросли (*Cladophora glomerata*), интенсивно развивающиеся в Финском заливе в летний период, активно потребляются *P. robustoides*, рачки не оказывают существенного влияния на биомассы водорослей. Так, при интенсивности питания *P. robustoides* кладофорой $C/W = 6.39 W^{-0.43}$, популяция амфипод с биомассой 30 гм² может потре-

бить до 2 г сухой массы водорослей (или 1 гС) за 1 сут на 1 м², что в 4 раза ниже продукции этих водорослей (4.1 гС за 1 сут на 1 м² в 2005 г.).

О ПРИЧИНАХ И СЛЕДСТВИЯХ ЯЙЦЕЖИВОРОЖДЕНИЯ У ГЕМИПТЕРОИДНЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA: PARANEOPTERA)

И.А. Гаврилов

Различные формы яйцеживорождения, аденотрофного, гемоцельного и псевдоплацентарного живорождения встречаются во всех крупных отрядах насекомых. Среди Paraneoptera живородящие и яйцеживородящие виды известны у сеноедов (Psocoptera) в семействах Archipsocidae и Trogiidae (Fernando, 1934; Jentsch, 1936); у клопов (Heteroptera) в семействах Polycetenidae, Cimicidae, Anthocoridae, Plokiophilidae, Microphysidae, Aradidae и Lygaeidae (Hagan, 1951; Sarayon, 1960 и др. авторы); в большинстве семейств кокцид (Homoptera: Coccinea) (Hagan, 1951; Трапезникова, Гаврилов, 2008 и неопубл. данные) и тлей (Homoptera: Aphidinea) (Uichanco, 1924; Hille Ris Lambers, 1950 и мн. др.).

В докладе рассматриваются различные взгляды на причины возникновения яйцеживорождения (живорождения) и его эволюционное значение. Автор в своих рассуждениях исходит из того, что переход к живорождению сам по себе невыгоден с эволюционной точки зрения, так как всегда сопровождается резким снижением числа потомков, а, следовательно, и сокращением возможностей для естественного отбора. Живородящие группы (рода, семейства и, значительно реже, таксоны более высоких рангов) как среди насекомых, так и среди животных в целом характеризуются относительно небольшим числом видов и (за исключением плацентарных млекопитающих) морфо-анатомическим однообразием. Автор рассматривает живорождение как некий запасной путь развития, реализуемый в тех случаях, когда по разным причинам откладка яиц становится невозможной или плохо совместимой с новоприобретенными в ходе эволюции морфо-анатомическими особенностями. Наиболее распространенными причинами перехода к живорождению автор считает педогенез и неотению, а также простую утрату отдельных, так или иначе связанных с размножением имагинальных структур. Важными и, по-видимому, весьма распространенными передпосылками к закреплению живорождения являются также партеногенез или изменение места оплодотворения – с эктодермаль-

ных частей половой системы на глубинные, мезодермальные, вплоть до внутривителлярного оплодотворения, на что ранее указывали некоторые ученые (см., например, Carayon, 1960).

Для кокцид вводится понятие о первичном и вторичном яйцеживорождении. *Первичное* яйцеживорождение (и псевдоплацентарное живорождение) характеризуется облигатным и полным прохождением всего эмбрионального развития личинки первого возраста внутри тела матери, характеризует целые семейства или целиком рода и трибы внутри древних семейств кокцид, связано с неотеническим происхождением кокцид в целом от общего с тлями предкового таксона. *Вторичное* яйцеживорождение носит во многом факультативный характер, демонстрирует варьирование стадии развития эмбриона на момент откладки яйца, характеризует лишь отдельные виды и небольшие рода внутри вторично яйцекладущих групп и связано со случайными микроэволюционными событиями, чаще всего с утратой воскоотделяющих структур, ответственных за построение воскового яйцевого мешка.

Работа поддержана грантами РФФИ № 08-04-00787 и № 09-04-91229-Ста.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОНА ВДОЛЬ ГРАДИЕНТА СОЛЕННОСТИ

М.С. Голубков

Данное исследование имело целью оценить и сравнить уровень первичной продукции планктона и выявить основные факторы, влияющие на её величину в водоемах с различной соленостью воды. Работы выполнялись на мелководных озерах (с глубиной до 1.5 м) Крымского п-ва с соленостью воды от 24 до 340 г/кг и эстуарии р. Нева, где соленость увеличивается с 0.06 до 5 г/кг. На Крымском п-ве исследовались озера двух типов. Первый тип – прибрежные озера, представляют собой отшнуровавшиеся лиманы, отделенные от Черного моря узкими косами. Второй тип – континентальные озера, удаленные от берега моря.

Проведенное исследование показало, что соленые озера Крымского п-ва более продуктивны, чем эстуарий р. Нева. Кроме того, в континентальных озерах интенсивность фотосинтеза планктона была в 6 раз выше, чем в прибрежных озерах. Величины интегральной первичной продукция планктона в столбе воды различались в 4 раза, но все равно континентальные озера были более продуктивны. Во всех

исследованных водоемах первичная продукция планктона была положительно связана с концентрацией хлорофилла *a* и общим фосфором. По полученным данным рассчитаны положительные зависимости концентрации общего фосфора от концентраций органической и минеральной фракций взвешенного вещества.

Выявлено влияние погодных условий на формирование основного типа первичных продуцентов в озерах Крымского п-ва. В прибрежных озерах из-за постоянной инфильтрации морской воды через косу в озеро и испарению с поверхности озера концентрация солей была наиболее высокая. В таких озерах с увеличением солености воды в засушливые года в сообществе зоопланктона доминировал крупный фильтратор *Artemia* sp. На основе полученных данных рассчитана отрицательная взаимосвязь между биомассой *Artemia* sp. и первичной продукцией фитопланктона. Показано, что если в самом начале вегетационного сезона мала доля ветреных дней и концентрация взвеси незначительна, прозрачность воды может превысить глубину водоема. В результате сочетания этих факторов на дне в массовых количествах развивается нитчатая водоросль *Cladophora* sp., которая при значительной биомассе может выделять в воду вещества, ингибирующие развитие фитопланктона. Основными первичными продуцентами становятся донные водоросли, а роль фитопланктона в суммарной первичной продукции становится незначительной.

В континентальных водоемах интенсивность фотосинтеза была отрицательно связана с глубиной озера. Из-за того, что эти озера удалены от моря и не имеют постоянного подтока воды, в засушливый период уровень воды сильно падает, и водоросли сгущаются в оставшемся объеме воды. В результате первичная продукция в столбе воды была не намного выше в континентальных, более продуктивных озерах, чем в прибрежных, т.е. происходило самозатенение водорослей.

В эстуарии р. Нева наибольшая интенсивность фотосинтеза и концентрация хлорофилла *a* была приурочена к зоне геохимического барьера, возникающего при резком увеличении солености от 0.06 до 2 г/кг и замедлении стокового течения. В этой части эстуария из-за специфических геохимических условий оседает основная масса взвешенного вещества, резко увеличивается прозрачность воды. В этой зоне эстуария концентрируются биогенные элементы, в частности общий фосфор, поступающий с речными водами и из вышележащих частей эстуария.

ДИНАМИКА ТРОФИЧЕСКОГО КАСКАДА И ПРОДУКТИВНОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

С.М. Голубков, А.А. Максимов,
М.С. Голубков, Л.Ф. Литвинчук

Функционирование экосистемы восточной части Финского залива в последние десятилетия претерпело значительные изменения, приведшие к уменьшению передачи энергии по пищевым цепям и многократному уменьшению продуктивности популяций консументов, в том числе рыб и местной популяции тюленей. Пусковым механизмом этих изменений послужили процессы эвтрофирования вод: повышение первичной продукции фитопланктона и усиление доминирования в летнем и осеннем фитопланктоне цианобактерий. При этом к основной группе факторов, ответственных за эвтрофирование акватории, относятся факторы, связанные с потеплением климата: более быстрый прогрев вод в летнее время, способствующий развитию цианобактерий, и обусловленное изменениями климата учащение заток обедненных кислородом вод из западной части Финского залива.

Усиление доминирования цианобактерий уменьшает долю фитопланктона, доступного в пищу зоопланктону, уменьшает эффективность передачи энергии от фитопланктона к зоопланктону и способствует падению продуктивности сообществ зоопланктона. Снижение количественных показателей зоопланктона и зообентоса в 2000 г. сопровождается снижением эффективности передачи энергии от этих сообществ к рыбе, которое понизилось в 2 раза по сравнению с 1980 г. Кроме этого, в последнее десятилетие произошли неблагоприятные изменения в структуре сообществ зоопланктона и зообентоса: уменьшилась роль «кормовых» видов беспозвоночных за счет развития популяций чужеродных видов вселенцев. В 1980 г. и ранее основными объектами питания балтийской сельди (салаки – наиболее продуктивного вида рыб Финского залива) в весенние и летние месяцы были планктонные ракообразные *Limnocalanus grimaldi* и *Eurytemora hirundoides*, а зимой – бентосные бокоплавы *Monoporeia affinis*, которые доминировали в планктоне и бентосе восточной части Финского залива. В настоящее время они относятся лишь к субдоминантам, уступив место чужеродным видам: рачкам *Cercopagis pengoi* и малощетинковым и многощетинковым червям *Tubificoides pseudogaster* и *Marenzelleria neglecta*. Из этих трех видов лишь *C. pengoi* может по-

требляться салакой, однако его пищевая ценность уступает аборигенным *L. grimaldi* и *E. hirundooides*.

Вызванные изменениями климата затоки обедненных кислородом вод из западной части Финского залива в её восточную часть увеличивают внутреннюю биогенную нагрузку на экосистему, повышая первичную продукцию планктона, и оказывают катастрофическое воздействие на зообентос, уничтожая животных на значительной площади дна залива. Изменения в структуре сообществ фитопланктона, зоопланктона и зообентоса и многократное уменьшение продуктивности донных биоценозов отрицательно сказалось на эффективности передачи энергии от первичных продуцентов к рыбе, которое уменьшилось более чем на порядок величин. Это явилось главной причиной многократного уменьшения продукции рыб этого высокопродуктивного района Балтийского моря, что, в свою очередь, оказало отрицательное воздействие на популяцию балтийской кольчатой нерпы, численность которой уменьшилась более чем на порядок величин. Другой причиной уменьшения численности этого вида является учащение в последние десятилетия мягких зим с малой площадью ледяного покрова, что отрицательно влияет на размножение этого вида тюленей (Веревкин и др., 2008). В настоящее время эта ситуация усугубляется активной деятельностью ледоколов в зимнее время, вызванной строительством на побережье Финского залива двух крупных нефтеналивных терминалов.

Работа выполнена при поддержке ФЦП «Мировой океан» и программы БОНУС (гранты РФФИ №№08–04–92421-БОНУС_а и 08–04–92423-БОНУС_а).

ВОЗМОЖНОСТИ СИНХРОТРОНА: НОВОЕ ОКНО В ДРЕВНИЙ МИР НАСЕКОМЫХ

А.Г. Кирейчук¹, Д. Азар²

¹*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург*

²*Ливанский университет, Бейрут*

В последние годы в разных научных центрах разрабатываются методы изучения палеонтологических объектов с помощью рентгеновских лучей. В Европейском центре радиологического синхротронного обслуживания (European Synchrotron Radiation Facility, Grenoble) установлен синхротрон мощностью 6 гигаэлектронвольт, генерирующий лучи в 10^{15} ярче, чем на стандартном медицинском оборудова-

нии. Это дает возможность рассматривать структуру вещества даже на молекулярном и атомном уровнях.

В рамках изучения насекомых из нижнемелового ливанского янтаря в конце прошлого года были сканированы рентгеновскими лучами представители разных отрядов, в том числе и некоторые жуки. Последующая обработка отцифрованных результатов сканирования позволяет получать трехмерное изображение изученных объектов, а также выявлять в трехмерном виде и внутренние структуры. Большая трудоемкость такого рода обработки на настоящем этапе развития компьютерных технологий ограничивает широкое использование этого метода в палеонтологии. Обработка результатов сканирования всего одного насекомого занимает сейчас от 1 до 30 дней и требует (при одновременной работе 90 мощных компьютеров) при участии специалистов как по оборудованию, так и по изучаемой систематической группе. Однако дальнейшее совершенствование компьютерной базы и соответствующего программного обеспечения должно привести к упрощению и удешевлению этого метода.

К настоящему времени сделаны сканограммы покровов двух жуков из семейств Scydmaenidae и Monotomidae, один из которых недавно описан нами по признакам внешней морфологии (Monotomidae: *Rhizophthoma elateroides* Kirejtshuk & Azar, 2009). В дальнейшем на основе уже имеющейся серии сканирований предполагается получить также сканограммы внутренних структур, в том числе сохранившихся мембран и гениталий. По своему виду и уровню разрешения сканограммы покровов весьма сходны с фотографиями, полученными на растровом электронном микроскопе, однако необходимо отметить, что объекты, сканированные при помощи синхротрона, просто невозможно было бы изучить с использованием стандартного электронного микроскопа, не нанеся им существенных повреждений.

Помимо результатов наших исследований, к настоящему времени известны первые сканограммы насекомых из непрозрачного нижнемелового французского янтаря (Ронский университет, Франция), а также компрессионных ископаемых насекомых из эоцен/олигоценых глин о. Уайт (Империял колледж, Лондон, Великобритания). Разработано оборудование, которое по полученным трехмерным изображениям изготавливает в многократно увеличенном виде пластиковые модели или лазерные изображения в стеклянном бруске, что облегчает дальнейшее исследование.

**ПРОЦЕССЫ ПОДВИДО- И ФОРМООБРАЗОВАНИЯ В
ПРЕДЕЛАХ ЕВРАЗИЙСКОГО ВИДА *ZOOTOCA VIVIPARA*
(JACQUIN, 1787): СОВРЕМЕННЫЕ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ
И МОЛЕКУЛЯРНО-ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ**

Л.А. Куприянова

Кариотип, структура и молекулярный состав ДНК хромосом рептилий остаются слабо изученными. Вместе с тем эта группа животных вызывает большой интерес, поскольку рептилии стоят у истоков развития высших позвоночных животных.

В докладе обсуждаются результаты исследований кариотипов, а также структурной и молекулярной дискретности хромосом живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) из нескольких яйцекладущих и яйцеживородящих популяций центральной и восточной Европы и южных районов российской части Азии.

С помощью метода рутинного окрашивания хромосом изучены маркерные признаки кариотипов, позволяющие диагностировать внешне морфологически слабо дифференцированных живородящих ящериц, а именно: характеристики их кариотипов и количество и морфологию половых хромосом. Для установления детальной структуры хромосом и генома/кариотипа в целом применены современные цитогенетические и молекулярно-цитогенетические методы комплексного дифференциального окрашивания метафазных хромосом: на G-диски, на C-диски с последующим флуорохромным ДНК-специфичным СМА₃ и ДАПИ-окрашиванием, а также специализированные методы окрашивания хромосом: обработка хромосом AluI рестриктазой. Для получения информации о локализации в хромосомах *Z. vivipara* определенных последовательностей ДНК впервые применили флуоресцентную *in situ* гибридизацию (FISH): использовали теломерные последовательности, а также Bkm последовательности сателлитной ДНК половой W-хромосомы змей.

Полученные данные позволили надежно идентифицировать ящериц из разных районов Европы и Азии и показали высокое кариотипическое разнообразие вида. Наряду с уже описанными подвидами и хромосомными формами, в центральной Европе обнаружена новая, ранее неизвестная хромосомная форма в пределах номинативного подвида *Z. v. vivipara*. Анализ маркерных признаков хромосом предковой и производных хромосомных форм *Z. vivipara* позволил уточнить шаги и последовательность эволюционных преобразований половой W-хромосомы при подвидо- и формообразовании в пределах рассматриваемого вида.

Все полученные данные сопоставлены с имеющимися и реконструированным филогенетическим древом *Z. vivipara* (Surget-Groba et al., 2006; Mayer et al., 2009), построенным на основании анализа последовательностей митохондриальной ДНК. Сравнительный анализ показал хорошее соответствие только с одним из них. Анализ новых, впервые полученных структурных и молекулярных маркеров хромосом свидетельствует о том, что в пределах *Z. vivipara* активное подвидо- и формообразование сопровождается более сложными, чем полагали ранее, преобразованиями хромосом и реорганизацией генома/кариотипа, что сохраняется отбором.

Полученные оригинальные данные подтверждают высказанное ранее автором мнение о том, что выявленные дивергировавшие формы, вероятно, сформировались в центре Европы в течение четвертичного периода, которые переживали в рефугиумах глобальные климатические изменения этого времени. Дальнейшее их расселение происходило в послеледниковый период. Вся совокупность результатов проведенных исследований дает основания к пересмотру таксономического статуса описанных хромосомных форм с повышением их систематического ранга.

Работа поддержана Президиумом СПб Научного центра РАН и научным фондом Неаполитанского университета.

СЕНСОРНЫЕ АСПЕКТЫ ПОЛОСТНОГО ПАРАЗИТИЗМА ГАМАЗОВЫХ КЛЕЩЕЙ (PARASITIFORMES, GAMASINA)

С.А. Леонович, М.К. Станюкович

Переход к полостному паразитизму наблюдается в разных таксономических группировках гамазовых клещей, в частности в семействах Laelaptidae, Halarachnidae и Rhinonyssidae. Обитание во внутренних полостях организма позвоночных (слуховой проход, носовая полость, трахеи, легкие, воздушные мешки и др.) сопровождается перестройкой рецепторного аппарата, связанной с изменением среды обитания.

В данном сообщении рассмотрено строение сенсорных систем *Pneumonyssus* sp. (семейство Halarachnidae), паразитов легких наземных млекопитающих; *Raillietia auris* (семейство Laelaptidae), паразита слухового прохода полорогих (Bovinae); *Ptilonyssus reguli*, *Pt. motacillae* (Rhinonyssidae), паразитов носовой полости воробьиных птиц; *Sternostoma tracheocolum*, *St. turdi* (Rhinonyssidae), пара-

зитов легких, воздушных мешков и трахей воробьиных птиц (*Passeriformes*). Используются также литературные данные по *Halarachne* sp. (*Halarachnidae*), паразитов респираторного тракта морских котиков (*Pinnipedia*) (Pugh, 1996). Строение основных рецепторных органов перечисленных видов клещей исследовали в растровом электронном микроскопе.

Среди исследованных клещей строение основных органов чувств паразитов наружного слухового прохода полорогих *R. auris* наиболее близко к таковому исследованных свободноживущих и эктопаразитических видов, однако наблюдается редукция части обонятельных сенсилл. Вместе с тем сильное развитие терморцепторной системы, видимо, обеспечивает постоянное нахождение в слуховом проходе, где температура несколько выше, чем на поверхности ушной раковины.

У паразитов носовой полости воробьиных птиц происходит частичная редукция контактных хеморецепторов, обонятельных и терморцепторных сенсилл в составе тарзального комплекса, а также части сенсилл пальпального органа.

Наиболее сильная степень редукции органов чувств наблюдается у легочных паразитов млекопитающих (*Pneumonyssus*) и паразитов воздушных мешков, легких и дыхательных путей птиц (*S. tracheocolum*). При этом почти полная редукция контактных хеморецепторов в составе пальпального органа сопровождается гипертрофированным развитием одной или двух тактильных механорецепторных сенсилл. У всех изученных полостных паразитов в составе тарзального комплекса редуцируются контактные хеморецепторы, а дистальная сенсилла SW-WP, напротив, сильно развита, превосходя размерами последние.

Таким образом, адаптация гамазовых клещей к обитанию в полостях тела птиц и млекопитающих сопровождается перестройкой основных органов чувств, включающей редукцию контактных хеморецепторных сенсилл пальпального органа тем более полную, чем более снижается необходимость в поиске места для кровососания, определение которого может быть осуществлено исключительно по механическим параметрам среды. Развитие системы терморцепторов в составе тарзального комплекса наблюдается у видов, обитающих ближе к границе между полостью тела и внешней средой (наружный слуховой проход, носовая полость), в сравнении с видами, обитающими в более удаленных от среды полостях (легкие, дыхательные мешки), обеспечивая пребывание паразита в данном «биотопе». При этом особенности строения сенсорной системы позволяют судить о

неизученных сторонах биологии эндопаразитов, в частности о постоянном или непостоянном пребывании паразита в полостях тела на продолжении отдельной фазы развития или жизненного цикла.

**ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
СЛАВКИ-ЗАВИРУШКИ (*SYLVIA CURRUCA* L.)
И ГОРНОЙ СЛАВКИ (*SYLVIA ALTHAEA* HUME)
И ЕЁ ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА**

В.М. Лоскот

Среди представителей палеарктического рода *Sylvia* наиболее дискуссионно систематическое положение славки надвида *S. curruca* – *S. althaea*. Описаны 13 таксонов, и среди систематиков сохраняются существенные разногласия относительно числа выделяемых видов (1–4), подвидов (5–10) и особенно их распространения. Авторы монографического описания рода *Sylvia* (Schirihai et al., 2001) выделяют 4 алловида: 3 монотипических (*S. althaea*, *S. minula*, *S. margelanica*) и политипический вид *S. curruca* с подвидами *S. c. curruca* и *S. c. halimodendri*.

Мной выполнена ревизия группы, основанная на результатах изучения обширных коллекционных материалов (главным образом ЗИН РАН), включая типовые серии 8 таксонов. У 1030 экз., собранных в пределах всего ареала надвида, изучена географическая изменчивость 12 признаков окраски оперения. Для 622 экз. 10 таксонов проанализирована изменчивость 7 основных размерных признаков и формы вершины крыла. Используются также новые сведения о сроках и путях пролёта птиц, их стационном распределении и гнездовом поведении, включая пение.

Результаты ревизии подтвердили валидность 8 подвидов *S. curruca* (*S. c. curruca*, *S. c. blythi*, *S. c. caucasica*, *S. c. halimodendri*, *S. c. snigirewskii*, *S. c. minula*, *S. c. telengitica*, *S. c. margelanica*) и 2 подвидов *S. althaea* (*S. a. althaea* и *S. a. monticola*). Для первых трёх мезофильных подвидов *S. curruca* характерна средняя величина, тёмный верх с незначительными отличиями в окраске «шапочки» и спины, относительно острое крыло. Морфологические отличия европейско-малоазиатской *S. c. curruca* и сибирской *S. c. blythi* невелики; *S. c. caucasica* – четко обособленный, тёмный сверху горный изолят. Южные азиатские формы (*S. c. snigirewskii*, *S. c. minula*, *S. c. telengitica*) отличаются друг от друга величиной, но для всех характерны самый

светлый верх, пепельно-серая «шапочка», резко контрастирующая с буровато- или охристо-серой спиной, закруглённое крыло. Промежуточное положение по упомянутым признакам между группами тёмных и светлых подвидов занимают *S. c. halimodendri* (Казахстан и Джунгария) и алтайская *S. c. telengitica*. У близкого парапатричного вида *S. althaea* светлые сверху *S. a. monticola* (преимущественно горы Средней Азии) хорошо отличаются от более тёмных гималайских *S. a. althaea*.

Большинство *S. c. curruca* достигает африканских зимовок, огибая Средиземное море с востока; часть птиц из Восточной Европы летит через Кавказский перешеек в Южную Аравию. К массовым мигрантам Западной Монголии, Кашгарии, Казахстана и Средней Азии относится сибирская *S. c. blythi*, зимующая от Аравии до Индии. Кашгарская *S. c. minula* и алашанская *S. c. margelanica* на пути в Пакистан и Индию преодолевают высокогорные перевалы Тянь-Шаня и Памиро-Алая, попадая в Ферганскую долину и Южный Таджикистан. Такое сходство путей пролёта отражает историю их расселения в Центральной Азии.

Территориальная песня изучена у 4 подвидов *S. curruca* и 2 подвидов *S. althaea* (Martens, Steil, 1997; наши данные). Три тёмных формы *S. curruca* объединяет присутствие очень характерной концевой «деревянной» трели, которой нет в песне *S. althaea*. Вывод Мартенса и Штайля о видовом уровне отличий между *S. curruca* и *S. minula* связан с их ошибкой в определении *S. c. halimodendri* как *S. minula*. Отличия в песне *S. c. blythi* и *S. c. halimodendri* существенны, но они не препятствуют интерградации этих форм в Северном Казахстане.

Подвид остаётся важной таксономической категорией, которая с эволюционной точки зрения отражает дифференциацию популяций на промежуточных этапах географического видообразования, и биологическая концепция вида позволяет описать эти этапы у птиц с достаточной полнотой.

CALANUS GLACIALIS В БЕЛОМ МОРЕ – НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА СТРАТЕГИЮ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

**Д.М. Мартынова¹, Н.В. Усов¹, И.П. Кутчева¹,
С.А. Мурзина², Н.А. Казусь³, Н.Д. Мингазов⁴**

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Институт биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск

³Атлантическое отделение Института океанологии РАН, Калининград

⁴Санкт-Петербургский государственный университет

Calanus glacialis – один из наиболее важных представителей реликтовой фауны арктического зоопланктона в Белом море (Перцова, Пантюлин, 2005). Его ключевая роль в пелагических экосистемах несомненна (Martynova et al., 2008). Жизненный цикл этого вида был описан Р.В. Прыгунковой (1974) и дополнен К.Н. Кособоковой (Kosobokova, 1999). Однако многие особенности биологии (сезонная динамика питания и липидного статуса, репродуктивный цикл и температурные оптимумы) до сих пор остаются не описанными для беломорской популяции этого вида, и большинство исследователей использует схемы, предложенные для популяций, населяющих моря высокой Арктики.

Междисциплинарные исследования особенностей биологии *C. glacialis* в Белом море проводили в 2004–2008 гг. Изучали особенности сезонного вертикального распределения возрастных стадий, динамику липидного состава, экспериментально – основные характеристики питания и репродуктивный цикл у половозрелых самок. Расчёт оптимальных температур производили с использованием многолетних данных (с 1967 г. по настоящее время), полученных на декадной станции Д-1 (Беломорская биостанция ЗИН РАН).

Температурные предпочтения копеподитов разных возрастных стадий *Calanus glacialis* существенно отличаются как в пределах вида, так и в сравнении с популяциями, обитающими в высокой Арктике. Копеподиты старших возрастных стадий (CIV–CVI) предпочитают более узкий диапазон низких температур (ниже +4 °С), в то время как рачки младших стадий обладают широким диапазоном (до +7 °С). Для популяций этого вида в морях высокой Арктики указывается узкий диапазон от –1.2 °С до +2 °С (Hirche and Mumm, 1992). Сезонная динамика питания и липидного статуса этого вида хорошо выражены. Наиболее активно животные питаются в период размножения и на младших возрастных стадиях, когда относительный рацион может достигать более 50% от массы тела (рассчитанного по органическому

углероду). К осени (зимней диапаузе) активность питания резко падает, и в октябре животные перестают питаться.

Пищевой спектр калянуса достаточно разнообразен и включает в себя как фитопланктон (преимущественно диатомовые), так и животную составляющую (до 30% от общего количества потреблённого углерода). Избирательность некоторых видов диатомовых (виды родов *Pseudonitzschia*, *Chaetoceros*, *Thalassionema* и *Thalassiosira* с диаметром клеток менее 50 мкм) остаётся высокой даже при низких концентрациях пищи. Представители динофитовых, а также виды родов *Ceratium* и *Protoperdinium* избегаются всеми возрастными стадиями. Сезонная динамика липидного статуса хорошо соотносится с чередованием активной и пассивной (диапаузы) фаз. Зимующие особи и рачки, находящиеся ниже термоклина в продуктивный период, характеризуются высоким содержанием запасующих липидов (триацилглицеролов и эфиров восков), в то время как маркеры активного состояния (фосфолипиды) доминируют по массе от общего количества липидов у особей, находящихся в верхних слоях воды и активно питающихся (размножающихся). Достоверные морфологические различия наблюдались у копеподитов старших стадий (CV) и самок, обитающих весной на разных горизонтах. Самки достоверно различаются по количеству хроматофор и размеру просомы. Более крупные и ярко окрашенные особи быстрее формируют зрелые гонады. Созревание гонад напрямую зависит от количества пищи. После одной недели голодания самки перестают формировать гонады.

Таким образом, *Calanus glacialis* в Белом море обнаруживает более широкий оптимальный температурный диапазон и выраженную зависимость репродуктивного цикла от наличия пищи, а также некоторые другие отличия по сравнению с представителями этого же рода из морей высокой Арктики. Эволюция реликтовой популяции калянуса в Белом море в течение последних 6 тыс. лет привела к выраженным приспособительным особенностям на видовом уровне, позволяющим относить беломорскую популяцию калянуса к локальной.

**ФИЛОГЕНИЯ И ПАРАЗИТО-ХОЗЯИННЫЕ СВЯЗИ
ПЕРЬЕВЫХ КЛЕЩЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА PTERODECTINAE
(ASTIGMATA: PROCTOPHYLLODIDAE) С ВОРОБЬИНЫМИ
(PASSERIFORMES)**

С.В. Миронов

Подсемейство Pterodectinae Part et Atyeo, 1971 (около 130 видов, 17 родов) – второе по численности в семействе Proctophylloidaе Trouessart et Megnin, 1884. В оперении птиц клещи этого подсемейства обитают на вентральной поверхности опахал маховых и рулевых перьев. Подсемейство Pterodectinae распространено преимущественно на воробьиных (Passeriformes), 4 рода специфичны колибри (Apodiformes: Trochilidae), и отдельные виды известны с других отрядов птиц, в основном высших неворобьиных (Piciformes, Coraciiformes, Apodiformes). Филогенетические исследования в семействе Proctophylloidaе и отдельных его таксонах никогда ранее не проводили.

Основные задачи исследования – предварительный анализ филогенетических отношений внутри подсемейства Pterodectinae (около 130 видов, 17 родов) на родовом уровне родов и с соседними подсемействами (Proctophylloidaе, Ramphosaulinae) и анализ паразито-хозяйинных связей и географического распространения клещей из данных подсемейств. Реконструкция филогении осуществлялась методом максимальной парсимонии (программа PAUP 4.0). В ходе анализа морфологических признаков были изучены представители всех выделяемых в настоящее время родов и около 50% известных видов. Анализируемая матрица включала 35 операциональных единиц (видов) и 45 морфологических признаков.

Анализ подтвердил, что роды, относимые к Pterodectinae и Ramphosaulinae, образуют монофилетический ствол, сестринский подсемейству Proctophylloidaе, но вместе с тем опроверг самостоятельность Ramphosaulinae, поскольку относимые к нему роды формируют терминальный кластер внутри одной из ветвей Pterodectinae. Ствол «Pterodectinae – Ramphosaulinae» распадается на две ветви (I, II). Ветвь I включает 9 родов Pterodectinae, причем только те, которые преимущественно характерны для воробьиных. Ветвь II включает 4 рода Pterodectinae (в традиционном понимании – Park, Atyeo, 1971) и все роды Ramphosaulinae, т. е. все роды проктофиллоид специфичных колибри.

В базальной части ветви I ответвляются три линии морфологически примитивных родов (группа *Proterothrix*), сохранивших немало примитивных черт. Вершину ветви I составляют два кластера морфологически продвинутых родов (группа *Pterodectes*). Наиболее сильно модифицированными среди них является кластер *Montesauria* (5 родов). В базальной части ветви II отделяются 4 рода (группа *Trochilodectes* в традиционном понимании), морфологически весьма сходных с архаичными родами ветви I, а вершину формируют роды, относимые к «*Rhamphosaulinae*». Следуя результатам анализа важнейшим таксономическим преобразованием в изученной группе клещей должно быть включение представителей «*Ramphosaulinae*» в состав подсемейства *Pterodectinae*.

На основании сопоставления данной филогении и биогеографии воробьиных (Ericson et al, 2002) и анализа паразито-хозяинных связей предложена предварительная гипотеза о формировании и распространении подсемейства *Pterodectinae*. Подсемейство сформировалось на предках воробьиных, обитавших еще в Гондване. Примитивные роды ветви I распространялись вместе низшими воробьиными (*Suboscines*) двумя потоками – в Южную Америку и Австралийскую и Индо-Малайскую области. Продвинутые роды ветви I сформировались на предках инфраотряда *Passerida* и «core *Corvoidea*» (инфраотряд *Corvida*) в Индо-Малайской области. Роды комплекса *Montesauria* формировались на этих группах воробьиных в Старом свете, а роды комплекса *Pterodectes* сформировались на этих же группах воробьиных, распространявшихся в Новый Свет через Берингию. Обитание представителей комплекса *Pterodectes* на примитивных воробьиных (*Suboscines*) в Южной Америке, несомненно, имеет вторичный характер в результате переселения с высших. Эволюция ветви II происходила в рамках семейства колибри, на которых *Pterodectinae*, по видимому, также вторичны.

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМЫ И ЕЕ ИННЕРВАЦИЯ У НЕМЕРТИН

А.А. Петров, О.В. Зайцева, Т.П. Маркосова

Особенности организации мускулатуры играют важную роль в систематике немертин. К сожалению, большая часть данных о мышечной системе немертин получена при помощи стандартных гистологических методик, причем значительная часть работ, на которых осно-

вываются современные представления о морфологии немертин, датируется концом XIX–XX века. Целью настоящей работы явилось сравнительное изучение мышечной системы и ее иннервации у нескольких видов немертин, включая представителей Hetero-, Bdello- и Noplonemertini с привлечением целого комплекса современных гисто- и иммуноцитохимических методов, конфокального лазерного сканирующего микроскопа Leica TCS SP5, а также классической электронной микроскопии. Впервые была выявлена полная архитектура мускулатуры у 3 видов немертин: *Poseidon (=Lineus) ruber*, *Emplectonema gracile* и *Tetrastemma candidum*. Целые свежезафиксированные небольшие экземпляры этих видов окрашивали флуоресцентным фаллоидином (олигопептидом, специфически связывающимся с фибриллярным актином) и изучали на конфокальном лазерном сканирующем микроскопе.

Проведенные исследования позволяют существенно дополнить представления о строении мускулатуры стенки тела, ринхоцеля, хобота, головной лопасти, ротового отверстия, кишечника, сосудов и ЦНС немертин. Впервые выявлено присутствие в латеральных нервных стволах и головных ганглиях вооруженных немертин не только отдельных мышечных элементов (так называемых *нейромиофибрилл*), как предполагалось ранее, а целой хорошо развитой системы мышечных волокон. Внутри нервных стволов присутствует одно (*Emplectonema*) или два (*Tetrastemma*) крупных мышечных волокна, которые начинаются в головных ганглиях и идут вдоль нервных стволов до самого их конца. Еще одна группа продольных мышечных волокон следует по периферии нервных стволов, а затем поворачивает к их центру, разветвляясь на несколько отростков. К третьей группе относятся мышечные волокна, ориентированные перпендикулярно нервным стволам. Эти волокна в виде полукольца обхватывают стволы на всем их протяжении. У *L. ruber* впервые выявлена равномерно распределенная по всей поверхности тела система интраэпидермальных мышечных волокон, начинающихся во внутреннем слое мышц стенки тела, пересекающих базальную мембрану и заканчивающихся в пространствах между эпидермальными клетками.

Сходные интраэпидермальные мышечные волокна были описаны на ультраструктурном уровне также и у другого представителя семейства Lineidae (Turbeville, 1991), и поэтому нельзя исключать, что данная особенность является синапоморфией для этой группы. Наши электронно-микроскопические исследования выявили присутствие значительного количества эпителиально-мышечных клеток в пищева-

рительном тракте *P. ruber*, *Amphiporus lactifloreus* и *Malacobdella grossa*. От базальной части этих клеток отходит несколько отростков, содержащих пучки миофибрилл. Отростки распределяются в различных направлениях, образуя тонкую мышечную сеть на уровне интра-эпителиального нервного сплетения пищеварительного тракта. Наблюдаются нейромышечные контакты, содержащие скопления как крупных (180–400 нм) электронноплотных гранул, так и мелких (50–80 нм) светлых округлых или овальных гранул. Иммуоцитохимические исследования на сериях срезов тела немертин показали, что в иннервации их мускулатуры принимают участие пептидергические (нейротензин- и FMRFамидергические), моноамин-, холин- и нитроксидергические элементы. Тела нейронов располагаются в ЦНС, в периферических плексусах стенки тела, ринхоцеля, головных лопастей, а также по ходу основных мускулов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 09–04–00611).

МЕЙОБЕНТОС КАК ЭЛЕМЕНТ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ В ВОДОЕМАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

В.А. Петухов, А.А. Максимов, Н.А. Березина

К мейобентосу относят донных животных размерами тела в среднем от 0.3 до 2–3 мм, включая большинство нематод, низших червей, ювенильных олигохет, личинок водных насекомых на первых стадиях развития и мелких донных ракообразных (остракод, гарпактицид, кладоцер и копепод). Популяции мейобентосных животных играют существенную роль в процессах, протекающих в донных биоценозах, а численность, биомасса и продукция зачастую превышают эти показатели, характерные для макробентоса. Животные мейобентоса значимы и в питании разных беспозвоночных и молоди рыб.

Целью данной работы стало изучение структуры и оценка продуктивности мейобентоса в прибрежных и глубоководных районах водных экосистем, а также определение относительной роли этой группировки в донных зооценозах при разной антропогенной нагрузке. Исследование базируется на структурных показателях зообентоса озер северной Карелии (Кривое и Старушечье в 2002–2008 гг.), Невской губы и глубоководной части Финского залива 2004–2008 гг. и литературных данных о мейобентосе в разнотипных озерах северо-запада России (с 1980-х по 2000-е гг.).

Проведенный анализ выявил, что животные мейобентоса составляют до 30% биомассы бентоса в озерах с низкой трофностью, и их значение снижается по мере увеличения эвтрофирования водоемов. Отношения биомасс и продукции мейо- и макробентоса в озерах севера России, характеризующихся низкой трофностью (олиготрофных и дистрофных), составляли 0.1–0.3 и 0.4–0.5 соответственно; в мезо- и эвтрофных водоемах северо-запада России – 0.02–0.05 и 0.02–0.05. Как правило, наибольшей биомассы и численности мейобентос достигает в прибрежье водоемов, где формируется свыше 80% общей биомассы мейобентосных животных. Эстуарий р. Нева в последние десятилетия подвержен значительному антропогенному стрессу (дноуглубление, загрязнение, эвтрофирование и др.) и характеризуется уменьшением стока Невы и увеличением притока обедненных кислородом соленых вод из Балтийского моря. Мейобентос имеет разное значение в донных биоценозах на разных участках эстуария. Отношение биомасс мейо- и макробентоса в прибрежье Невской губы лежит в пределах (0.02–0.05), характерных для эвтрофных водоемов, в то время как в ее открытой части оно составило около 0.4.

В прибрежье (0–2 м) Невской губы за последнюю четверть века отмечено незначительное изменение биомасс мейобентоса (с 0.6–2 г/м² в 1980-е годы до 0.1–1 г/м² в 2004–2008 гг.). В литорали восточной части Финского залива биомассы мейобентоса составили от 0.1 до 2.2 г/м² в 2004 г. и от 0.1 до 6.4 г/м² в 2008 г. Богатый мейобентос отмечен в 2008 г. в открытой части Невской губы (глубины 2–4 м) и мелководном районе Финского залива, где биомасса животных на отдельных станциях достигала 4 г/м². На глубинах более 25 м она не превышала 0.2 г/м² вследствие гипоксично-аноксичных явлений, эпизодически возникающих в придонных слоях воды. В пределах зоны оптимальных глубин наблюдалась тенденция к снижению количественных показателей мейобентоса в местах массового развития макрофауны, что проявляется в отрицательной корреляции между биомассами макро- и мейобентоса ($r = -0.75$, $n = 17$, $P = 0.001$). При рассмотрении многолетней динамики разных размерных подразделений бентоса отмечена сходная тенденция: если биомасса макробентоса в глубоководных районах Невской губы к настоящему времени по сравнению с 1980-ми годами снизилась, то в отношении животных мейобентоса она заметно возросла.

ПОЛОЖЕНИЕ ЗОН БАРЬЕРНЫХ СОЛЕНОСТЕЙ В СОЛОНОВАТОВОДНЫХ МОРЯХ И СОЛЕННЫХ ОЗЕРАХ

И.С. Плотников, Н.В. Аладин

В настоящем исследовании рассматриваются солонатоводные моря (Балтийское, Черное и Азовское) и соленые озера (Аральское и Каспийское). Анализируя акватории Балтийского, Черного и Азовского морей с позиций солонатоводной гидробиологии, их можно разделить на 4 основные зоны (пресноводную, солонатоводную, морскую и гипергалинную) и 3 переходные – промежуточные между ними. С позиции ранее высказанной концепции относительности и множественности зон барьерных соленостей определены границы этих зон.

Мы предлагаем выделять в океанических водах указанных морей следующие 4 барьерные солености: альфа-хорогалиникум – для солонатовых вод (от 5‰ до 8‰); бета-хорогалиникум – для полигалинных вод (от 22‰ до 26‰); гамма-хорогалиникум – для гипергалинных вод (от 45‰ до 50‰); дельта-хорогалиникум – для пресных вод (от 0.5‰ до 2‰).

На Балтике эти 4 зоны барьерных соленостей занимают значительные площади. Так, зона альфа-хорогалиникума занимает порядка 62% от всей площади данного моря. Зона бета-хорогалиникума занимает около 4%. Гамма-хорогалиникум здесь практически незаметен: он лежит за пределами границ моря – в наскальных ваннах и на засоленных мелководьях. Зона дельта-хорогалиникума занимает около 6% – это небольшие участки, где происходит смешивание пресных речных вод с осолоненными морскими.

В Черном море площади зон барьерных соленостей незначительны. Зона альфа-хорогалиникума занимает лишь 0.02%. Зоны бета- и гамма-хорогалиникумов хорошо выражены в осолоненных черноморских лиманах. Зона дельта-хорогалиникума занимает около 0.2% площади моря.

На Азовском море зона альфа-хорогалиникума занимает порядка 7%. Зоны бета- и гамма-хорогалиникумов хорошо выражены в Сиваше и в сумме занимают порядка 2% общей площади моря. Зона дельта-хорогалиникума занимает до 2% площади моря.

Акватории современных Арала и Каспия также можно разделить так же, как и в случае рассмотренных морей: 4 основные и 3 промежуточные зоны, однако из-за отличия химического состава вод данных соленых озер от океанического положение зон барьерных соленостей будет другим.

Мы предлагаем выделять в Арале следующие барьерные солёности: альфа-хорогалиникум – для солоноватых вод (от 8‰ до 13‰); бета-хорогалиникум – для полигалинных вод (от 27‰ до 30‰); гамма-хорогалиникум – для гипергалинных вод (от 47‰ до 52‰); дельта-хорогалиникум – для пресных вод (от 0.5‰ до 3‰).

В Арале до начала его современной регрессии зона альфа-хорогалиникума занимала около 88% площади. Зоны бета- и гамма-хорогалиникумов существовали в осолоненных култуках Акпеткинского архипелага и в сумме занимали менее 0.01% площади. Зона дельта-хорогалиникума занимала не более 1% от общей площади моря. В настоящее время, в результате осолонения Арала и его распада на остаточные водоемы, из четырех барьерных солёностей (и только в Малом (северном) Арале) представлены только две: альфа-хорогалиникум, занимающий около 1% площади, и дельта-хорогалиникум, занимающий менее 0.1% площади этой части прежде единого водоема.

Мы предлагаем выделять следующие барьерные солёности в Каспии: альфа-хорогалиникум – для солоноватых вод (от 7‰ до 11‰); бета-хорогалиникум – для полигалинных вод (от 26‰ до 28‰); гамма-хорогалиникум – для гипергалинных вод (от 46‰ до 51‰); дельта-хорогалиникум – для пресных вод (от 0.5‰ до 2.5‰).

В Каспии зона альфа-хорогалиникума занимает около 13% всей площади водоема. Зоны бета- и гамма-хорогалиникумов расположены в осолоненных заливах (Кара-Бугаз, Мертвый Култук и др.) и в сумме занимают доли процента общей площади. Зона дельта-хорогалиникума занимает до 5% от общей площади моря.

ИННЕРВАЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ У НИЗШИХ BILATERIA И PLATHELMINTHES

О.И. Райкова

Для прояснения путей эволюции нейроэндокринной и пищеварительной систем огромный интерес представляет изучение низших групп Bilateria, по свидетельству молекулярных данных отделившихся от общего ствола еще до того, как Bilateria подразделились на Protostomia и Deuterostomia. Иммуноцитохимическое исследование Acoela и Nemertodermatida, а также группы Xenoturbellida, которая либо относится к наиболее примитивным Deuterostomia (Bourlat et al., 2006), либо родственна Acoelomorpha (Dunn et al., 2008), позво-

ляет также дать заключение о возможном происхождении этих групп.

Методами непрямой иммунофлуоресценции и конфокальной микроскопии исследован материал по *Xenoturbella westbladi*, 2 видам Nemertodermatida и нескольким видам Acoela. Для сравнения изучена иннервация кишечника и глотки плоских червей из групп Catenulida, Macrostomida и Rhabdocoela. У изученных представителей плоских червей выявлена прекрасно развитая стоматогастрическая FMRF-амид иммунореактивная нервная система. Тонкая сеть нервных волокон оплетает весь кишечник, а глотка окружена кольцом и иннервирована парными, симметрично расположенными нейронами. Представители Nemertodermatida и Xenoturbellida имеют развитую кишку с постоянным просветом, а у примитивной бескишечной турбеллярии *Diopisthopus longitubus* на заднем конце тела имеется огромная глотка, ведущая в пищеварительную паренхиму. Тем не менее у низших Bilateria не выявлено собственно стоматогастрической нервной системы или специфической иннервации глотки, подобной таковой плоских червей и большинства остальных Bilateria. У *Xenoturbella* эпидермис отделен от стенки тела толстой базальной мембраной, и серотонинергических или пептидергических волокон во внутренней части животного нам обнаружить не удалось.

Интересно отметить, что классические работы, выполненные традиционными гистохимическими методами (Westblad, 1937, 1949; Reisinger, 1960) на тех же видах низших Bilateria, также не отметили иннервации кишечника. В то же время все Plathelminthes в классическом понимании, но за исключением Acoela и Nemertodermatida (т.е. группы Catenulida и Rhabditophora), характеризуются прекрасно развитой пептидергической стоматогастрической нервной системой. Отсутствие пептидергической иннервации кишки Nemertodermatida и Xenoturbellida подтверждает данные молекулярной филогении и может служить аргументом против происхождения этих групп от животных с развитым иннервированным кишечником. Иначе очень трудно объяснить, почему эти свободноживущие Bilateria утратили иннервацию кишечника, не утратив самого кишечника. Гораздо вероятнее, что отсутствие пептидергической стоматогастрической системы – плезиоморфный признак низших Bilateria. Полученные данные позволяют предположить, что оформленный кишечник возник независимо в разных линиях Bilateria.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 06-04-49096).

**ГЕОКЛИМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ АРЕАЛОВ
АМБРОЗИЕВОГО ЛИСТОЕДА (*ZYGOGRAMMA
SUTURALIS* F.) И ПОЛЫННОЛИСТНОЙ АМБРОЗИИ
(*AMBROSIA ARTEMISIFOLIA* L.): ИСТОРИЯ И
ПЕРСПЕКТИВЫ ДВУХ «СОПРЯЖЕННЫХ ИНВАЗИЙ»**

С.Я. Резник

Биологические инвазии – одна из наиболее актуальных проблем современной фундаментальной и прикладной экологии. Расселение животных и растений за пределы их естественных ареалов в значительной степени лимитируется климатом, поэтому геоклиматический анализ – важнейший компонент прогноза потенциальных границ внеареального расселения.

Полыннолистная амброзия – наиболее вредоносный из отмеченных в России инвазивных сорняков. В 1950-х – 1980-х годах расселение амброзии носило характер «биологического взрыва»: общая площадь засоренных территорий увеличилась от 2 до 60 тыс. км², но с 1990 г. ситуация остается практически стабильной. В 2005–2007 гг. в европейской части РФ были проведены выборочные обследования. Анализ результатов показал, что границы территории, сильно засоренной амброзией (Краснодарский и Ставропольский края, Ростовская область и ряд республик Северного Кавказа), определяются средней температурой сентября не ниже + 15°C и суммой осадков теплого периода (апрель – октябрь) не менее 250 мм. За пределами этой территории обнаружены лишь отдельные очаги амброзии, приуроченные к наиболее прогреваемым (на севере) или орошаемым (на востоке и северо-востоке) биотопам. Использование этих климатических критериев показало, что, вопреки ряду недавних публикаций, дальнейший рост зоны сильной засоренности полыннолистной амброзией весьма маловероятен, хотя вегетация (но не плодоношение) отдельных экземпляров, выросших из случайно занесенных семян, возможны практически по всей территории России.

В европейской России севернее Воронежа, в Поволжье, на Южном Урале и в южной Сибири не исключено появление лишь небольших очагов полыннолистной амброзии, имеющих некоторое значение как локальный источник аллергии, но не представляющих проблемы для естественного биоразнообразия и сельского хозяйства. На севере Западной Европы в условиях мягкого атлантического климата потенциальная зона инвазии полыннолистной амброзии, судя по метеоданным последних лет, включает Англию, Нидерланды, почти всю Гер-

манию, юг Дании, и, возможно, даже юго-запад Швеции. Важно отметить, что современная северная граница ареала *A. artemisiifolia* определяется короткодневной фотопериодической реакцией (цветение начинается осенью при сокращении светового дня до 14–15 ч), поэтому результирующий естественный отбор в сторону роста пороговой длины дня позволил бы сорняку продвинуться далеко на север.

Амброзиевый листоед был интродуцирован О.В. Ковалевым в 1978 г. для биологической борьбы с полыннолистной амброзией. Первые годы рост численности листоеда также носил характер «взрыва», сопровождавшегося практически полным локальным уничтожением сорняка. К концу 1980-х гг. амброзиевый листоед расселился на десятки километров от мест первоначального выпуска, но при этом плотность его популяций резко снизилась. Современный ареал амброзиевого листоеда меньше, чем зона инвазии полыннолистной амброзии, хотя температурные характеристики развития *Z. suturalis* близки к таковым колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say, ареал которого доходит до северо-западной России. По нашим данным влияние климата на распространение амброзиевого листоеда опосредовано обилием кормового растения: хотя к настоящему времени *Z. suturalis* заселил практически всю территорию России, сильно засоренную полыннолистной амброзией, фитофаг отсутствует в «пограничных» районах, характеризующихся низкой средней плотностью популяций амброзии. Дальнейшее расселение амброзиевого листоеда, рост средней плотности его популяций и оказание существенного влияния на очаги амброзии в ближайшее время маловероятны.

ЭКСПОЗИЦИЯ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ В ГОДЫ СОВЕТСКОЙ ВЛАСТИ

Н.В. Слепкова

Вопрос об истории экспозиции Зоологического музея АН в советское время крайне мало изучен: нет ни одной специальной публикации, характеризующей этот период. Первые архивные материалы были подобраны мною к юбилейной выставке, приуроченной к 170-летию Зоологического института (2002 г.). В настоящей работе использованы материалы ПФА РАН и архива ЗИН. Экспозиция, выставленная в музее в первые годы советской власти, была создана в 1901 г. и за 30 лет не претерпела существенных изменений. В явном виде распространенных в среде биологов эволюционных взглядов она

не отражала. Перемены начались с реформой АН в конце 1920-х гг. Музей подвергся критике со стороны комиссии Ю.П. Фигатнера.

В 1930 г. было начато составление плана реэкспозиции, проходившего под контролем властей. В 1931–33 гг. музей проверяли две комиссии Ленсовета. Разработка плана и концепции реорганизации была продолжена в 1931–32 гг. Музей должен был стать орудием в борьбе за выработку материалистического мировоззрения, отразить достижения соцстроительства. Был составлен пятилетний план (1932–37) реорганизации музея. 7 марта 1932 г. датирован документ, озаглавленный «Выставочный отдел. Зоологический музей Зоологического института Академии наук, его задачи и переустройство». По этому плану музей предполагалось подразделить на 6 секторов: сектор общей биологии, эволюционно-систематический, сектор экологии и зоогеографии, методики собирания и исследования, работ по содействию развития природных богатств СССР (охрана природы), сектор сезонных и периодических выставок. 17 ноября 1932 г. пятилетний план был утвержден на заседании ОМЕН. В декабре 1932 г. он обсуждался на музейном совещании в АН.

Было решено первый зал выделить исключительно под общую зоологию (понятие о системе, эволюция, дарвинизм, менделизм, паразитизм и т.п.). Из систематической коллекции оставить в нем только китообразных. Предполагалось коллекции 2-го и 3-го залов настолько сократить, чтобы получить место в начале 2-го зала для помещения систематических коллекций беспозвоночных из 1-го зала. Из технических соображений было решено оставить Березовского мамонта на старом месте во 2-м зале, а у приматов (3-й зал) включить экспонаты эволюции человека до палеолита и по расам (подвидам) современного человека. На хорах предлагалось выделить место для коллекции вредителей и методов борьбы с ними. Выполнение этого грандиозного плана столкнулось с трудностями материального характера и растянулось на долгие годы. Быстро (к 1933 г.) была выполнена только перестановка материалов в эволюционно-систематической части и создание (за счет перестановок) зоогеографического раздела. Лишь в 1937 г. обсуждался подробный план И.Д. Стрельникова по реорганизации первого зала.

Следующие широкомасштабные реформы в музее начались в 1947 г. В течение нескольких лет силами сотрудников института были переопределены все экспонаты, составлены новые этикетки. Предпринято создание отдела по зоогеографии Палеарктики. В 1948 г. после сессии ВАСХНИЛ Зоологический институт получает директиву об

очищении учреждения от сторонников антимичуринского направления. Был отчислен экскурсовод Л.А. Чудновский. В первом зале музея был развернут отдел «Основ мичуринского учения», смонтировано панно «Великие стройки коммунизма» и др. Памятник Бэру был отправлен в «северную ссылку»: он помещался возле экспозиции полярных животных, у границы 2-го и 3-го залов музея. На его месте при входе в музей был установлен скульптурный портрет И.В. Сталина.

Одиозная экспозиция по мичуринской биологии была демонтирована вскоре после 1964 г. В 1969 г. С.Я. Цалолихиным был составлен новый план экспозиции 1-го зала, включивший достижения генетики, воплощение которого заняло несколько лет. Изучение экспозиции показывает, сколь значительно в XX веке было влияние на Зоологический музей со стороны властей. План, составленный в 1930-е гг., составляет основу современной структуры музея.

КУТИКУЛЯРНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА PLANORBIDAE (GASTROPODA: PULMONATA), ИХ РАЗНООБРАЗИЕ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Е.В. Солдатенко

Различные кутикулярные образования как производные эктодермального эпителия широко представлены у моллюсков и имеют несомненное значение в систематике и диагностике этих животных. Тем не менее на особенности строения кутикулярных образований полового аппарата моллюсков семейства обратили внимание только в середине прошлого века (Baker, 1945; Hubendick, 1955, 1957; Odhner, 1956; Старобогатов, 1967).

Первые попытки объяснить формирование стилета предпринял Hubendick (1957, 1958) на основе изучения 2 видов (*Armiger crista* и *Gyraulus trapezoides*). Им же были выделены 3 типа пениальной аппаратуры. Позднее Meier-Vrook (1964, 1983) привел некоторые дополнения, уточняющие формирование стилета у разных форм. Исследования стилетов с помощью СЭМ были осуществлены только для единичного числа видов.

Проведенные мной исследования позволили проследить формирование стилетов у 3 родов семейства (*Anisus*, *Choanomphalus* и *Gyraulus*). С помощью СЭМ были изучены стилеты и другие кутикулярные образования у представителей 42 видов, принадлежащих 17 под родам

12 родов семейства Planorbidae. Выявлена внутривидовая изменчивость стилетов у 6 видов. Эти исследования позволили выявить разнообразие кутикулярных структур копулятивного аппарата, а также установить важные закономерности их формирования в онтогенезе и филогенезе:

1. Структуры закладываются в постэмбриональный период, и их формирование обусловлено особыми морфогенетическими процессами, различными у каждого рода.

2. Форма и размеры структур, а также расположение отверстий относительно друг друга у стилетов определяются на стадии дифференциации внутренней полости копулятивного аппарата и впоследствии остаются неизменными у всех исследованных видов.

3. Хитинизация структур происходит только в дистальной части мешка пениса.

4. Процесс хитинизации стилета начинается от его дистального конца и осуществляется по направлению к проксимальному.

5. Выделены 4 типа кутикулярных образований (каркасный, пластинчатый, конусный, покровный).

6. Внутривидовая изменчивость статистически недостоверна. Таксономический статус признаков в системе, по-видимому, характерен для подродового и родового уровней.

7. Развитие кутикулярных структур значительно сказывается на морфологии всего копулятивного аппарата и, следовательно, может определять способы копуляции у разных представителей семейства.

8. В разных подсемействах развитие определенного типа кутикулярных структур возникает независимо, но во всех случаях в филогенезе наблюдается усложнение строения и (в большинстве случаев) увеличение размеров этих образований.

9. Развитие кутикулярных элементов мало подвержено влиянию внешней среды, поэтому отклонения от морфогенетической программы развития проявляются в меньшей степени, чем у других кутикулярных структур (раковина, радулярные зубы, челюсть).

Подробное исследование морфологии кутикулярных образований полового аппарата моллюсков семейства Planorbidae может способствовать уточнению диагнозов таксонов, а также прояснению филогенетических связей между группами в пределах семейства. Кроме того, изучение развития этих элементов в онтогенезе будет являться важным вкладом в определение закономерностей развития кутикулярных структур не только у моллюсков, но и в различных филогенетических стволах беспозвоночных.

ФИЛОГЕНИЯ ЧЕРЕПАХ НАДСЕМЕЙСТВА ADOCOIDEA

Е.В. Сыромятникова, И.Г. Данилов

Надсемейство Adocoidea Cope, 1870 соответствует по объему недавно выделенной кладе Adocusia Danilov et Parham, 2006 и объединяет два семейства скрытошейных черепаха – Adocidae и Nanhsiungchelyidae. Существующие филогенетические гипотезы были разработаны отдельно для каждого из этих семейств, а общий филогенетический анализ всей клады до сих пор не проводился. Наша филогенетическая гипотеза основана на анализе 58 остеологических признаков для 22 таксонов. Она позволяет существенно дополнить характеристики рассматриваемых групп и уточнить пути их эволюции.

Адокоида отличаются от более примитивных групп (Xinjiangchelyidae) формулой передних невральных пластинок $6 > 4 < 6$, шовной связью пластрона с карапаксом, широким энтопластроном, сильно извилистой срединной бороздой пластрона, а также признаками строения черепа и непанцирного посткrania. Появление адокоида и их разделение на две группы произошло, по-видимому, в средней – поздней юре Азии. Адоциды – пресноводные черепахи с длинной пигальной пластинкой, длинной задней долей пластрона, короткими мостами и скульптурой панциря в виде мелких правильно расположенных ямок или «точек». Самый ранний представитель семейства – *Yehguia tatsuensis* из поздней юры Китая, выделяется захождением маргинальных щитков на реберные пластинки только в средней части панциря, как у Xinjiangchelyidae. Остальные адоциды характеризуются редукцией реберных валиков и слабыми головками ребер.

Разделение семейства на две ветви (Adocinae и Shachemydinae) произошло в раннем мелу. Адоцины (род *Adocus*) известны из мела и палеогена Азии и Северной Америки и характеризуются отгибом свободных краев краевых пластинок и захождением маргинальных щитков на реберные пластинки в средней и задней частях панциря. Шахемидины (роды *Ferganemys* и *Shachemys*) известны только в мелу Азии и характеризуются контактом небных костей по средней линии, укороченным спереди энтопластроном и расположением маргинальных щитков в пределах краевых пластинок. У *Ferganemys* имеется пара смещенных медиально инфрамаргинальных щитков, а у *Shachemys* происходит редукция невральных пластинок и формируется эпи-энтогиопластральный шарнир в пластроне. Наньсюнгхелиды – это, по-видимому, сухопутные черепахи, известные из мела Азии и Северной Америки. Они характеризуются короткой пигальной

пластинкой, короткой задней долей пластрона, длинными мостами, отсутствием контакта пекторальных щитков с подмышечной вырезкой, расположением маргинальных щитков в пределах краевых пластинок, вентромедиально расширенным VI маргинальным щитком, значительным захождением пластральных щитков на дорзальную поверхность пластрона, скульптурой панциря в виде крупных, хаотично расположенных ямок, а также сокращением числа и укорочением фаланг пальцев. Базальный представитель семейства – *Kharakhutulia kalandadzei* из сеномана–раннего турона Монголии характеризуется, помимо примитивных признаков, наличием небольших гулярной и анальной вырезок пластрона.

Остальные наньсюнгхелииды (роды *Zangerlia*, *Hanbogdemys*, *Nanhsiungchelys*, *Anomalochelys* и *Basilemys*) образуют кладу, характеризующуюся полным рядом невральных пластинок, узким спереди I центральным щитком, длинной передней долей и сильным захождением гулярных щитков на дорзальную поверхность пластрона. *Zangerlia* (кампан Монголии и Китая) отличается выступом в супрапигальной области карапакса и сильно укороченной задней долей пластрона; *Hanbogdemys* (сеноман–сантон Монголии) – наличием хорошо развитых реброобразных отростков загривковой пластинки; *Nanhsiungchelys* (маастрихт Китая) и *Anomalochelys* (сеноман Японии) объединяются по наличию глубокой нухальной вырезки, крупной и расширенной спереди загривковой пластинки и сильно суженного спереди I центрального щитка; *Basilemys* (сантон–маастрихт Северной Америки) характеризуется низкими маргинальными щитками, широким V центральным щитком и наличием только двух пар инфрамаргинальных щитков.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 08–05–00557-а и НШ-119.2008.4.

ЛИЧИНОЧНОЕ РАЗВИТИЕ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *CRENELLA DECUSSATA* В БЕЛОМ МОРЕ

Л.П. Флячинская, П.А. Лезин

Одним из обычных представителей фауны двустворчатых моллюсков в Белом море является *Crenella decussata* (Brown, 1827). Литературные данные о размножении и личиночном развитии этого вида крайне немногочисленны. В данной работе мы приводим описание основных стадий личиночного и постметаморфозного развития *Crenella decussata*.

Основным материалом для исследования послужили водолазные сборы наилка с глубины 10–15 м в районе Беломорской биологической станции ЗИН РАН. Ранние стадии развития получали с помощью планктонной сети в поверхностных слоях воды. Личинок кренеллы выбирали из проб под бинокулярной лупой. Прижизненную съемку и обработку животных проводили по методике, разработанной авторами (Flyachinskaya, Lesin, 2006).

Вопреки сложившемуся мнению раннее развитие *Crenella* происходит не в придонных слоях, а около поверхности. В планктонных пробах нами были встречены личинки кренеллы размером от 200 до 350 мкм. Более поздние стадии встречаются в придонных пробах на глубине от 10 м. Ранние и средние стадии встречаются в продолжение мая–июля, поздние – до конца сентября. Таким образом, размножение происходит в течение весны и всего лета. Этот факт противоречит литературным данным, согласно которым в Белом море кренелла размножается в июне.

Личинки *Crenella* хорошо отличимы в планктоне от личинок других двустворчатых моллюсков благодаря характерной форме раковины и сочетанию концентрической и радиальной исчерченности. Метаморфоз наступает при размере порядка 600 мкм. На поверхности диссоконха практически сразу начинается формироваться характерная для взрослого животного скульптура раковины. Отдельного внимания заслуживает морфология ноги личинок и ювенильных особей *Crenella*, резко отличающаяся от строения ноги у других представителей группы. Необычно длинная нога животного имеет на конце хорошо выраженное расширение. Расширенная лопасть состоит из двух частей разграниченных ресничной бороздой. У живой кренеллы в ноге заметны крупные железы и протоки (по всей вероятности, относящиеся к биссусному комплексу).

Авторы выражают свою признательность группе водолазов под руководством М.В. Федюка за помощь при отборе проб грунта с сублиторали.

ОРФНИНЫ (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE, ORPHNINAE): ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДААННЫЕ О ФИЛОГЕНИИ ГРУППЫ

А.В. Фролов

Orphninae – достаточно крупное подсемейство пластинчатоусых жесткокрылых, распространенное преимущественно в Южном полушарии. Группа включает 13 родов и 186 номинальных видов, из кото-

рых более 100 относят к роду *Orphnus* Macleay. Орфнины обитают в следующих географических регионах: тропическая Африка (*Orphnus*, *Craniorphnus* Kolbe, *Goniorphnus* Arrow, *Hybaloides* Quedenfeldt), Мадагаскар (*Pseudorphnus* Benderitter, *Madecorphnus* Paulian, *Triodontus* Westwood и неописанный род с единственным видом *Orphnus clementi*), Средиземноморье (*Hybalus* Brulle, *Chaetonyx* Schaum), Южная и Центральная Америка (*Aegidium* Westwood, *Aegidiellus* Paulian, *Aegidinus* Arrow, *Paraegidium* Vulcano, Pereira & Martinez, *Stenosternus* Karsch). Из Юго-Восточной Азии известны только 6 видов типового рода. Орфнины не найдены в Австралии и Новой Зеландии.

Основной проблемой в систематике подсемейства является устаревшая система надвидовых таксонов, а также неподтвержденная монофилия группы. Фактически общепринятый диагноз подсемейства (удлинено-овальное тело, 10-сегментные усики с 3-сегментной булавой, треугольный открытый щиток, верхние челюсти и верхняя губа не прикрыты наличником и заметны сверху, пигидий не полностью прикрыт надкрыльями, места прикрепления вершинных шпор задних голеней широко разделены первым сегментом лапки) включает набор признаков, каждый из которых (либо разные их сочетания) известны в других группах пластинчатоусых.

Мною проведен предварительный филогенетический анализ 25 терминальных таксонов, представляющих все номинальные роды орфнин, *Orphnus clementi* (как представителя неописанного мадагаскарского рода), а также все номинальные подроды рода *Orphnus*. В анализ также включено монотипическое подсемейство *Allidiostomatinae*, так как по некоторым данным оно может являться сестринской группой орфнин. Для поляризации состояний признаков в качестве внешней группы использованы представители 2 родов семейства *Hybosoridae*. Филогенетическая матрица включает более 50 признаков внешней и внутренней морфологии, в том числе ряд не описанных ранее. Анализ этого массива данных позволяет сделать следующие предварительные выводы. Подсемейство *Orphninae* в принятом объеме является естественной группой, монофилия которой подтверждается следующими предположительно синапоморфиями: 1) 2–4 зубцами на внутреннем крае мандибул, 2) модифицированной вершиной галеи, несущей ряд шипообразных щетинок наряду с более тонкими, 3) лацинией, имеющей более или менее удлиненную хитинизированную вершину и несколько шипообразных щетинок наряду с более тонкими, 4) уплощенным или немного вогнутым в месте прилегания к переднеспинке основанием надкрылий, 5) отсутствием у самцов

вершинной шпоры на передних голених, 6) функционально замещающим шпору передней голени выростом либо несколькими утолщенными щетинками на месте шпоры, 7) наличием продольной углубленной бороздки на тазиках передних ног, 8) треугольным или округлым на вершине «плектрумом» на обеих сторонах первого абдоминального стернита, 9) стридуляционным «файлом» на дорсальной стороне задних тазиков.

Хорошо обособленной является клада, включающая 5 родов, известных из тропиков Нового Света, которые имеют расширенные сзади метэпистерны (образующие дополнительный «замок» для сложенных надкрылий) и ряд других общих признаков. Кроме того, первые 4 рода имеют уникальный признак – отверстие, соединяющее тазиковые впадины средних ног. Малоизученный монотипический род *Stenosternus*, известный по единственному типовому экземпляру с о. Сент-Томас (Виргинские острова), без сомнения, относится к орфнинам, так как имеет общее для орфнин строение стридуляционного аппарата и продольную выемку на передних тазиках.

Содержание

<i>Н.И. Абрамсон, А.В. Абрамов, Г.А. Баранова, А.В. Борисенко.</i> Новые находки грызунов и возможности ДНК-штрихкода.....	3
<i>А.О. Аверьянов, С.В. Лецинский, П.П. Скучас, А.В. Лопатин.</i> Шестаково – уникальное местонахождение позвоночных раннего мела в сибире	4
<i>Л.Н. Анисюткин.</i> Филогения тараканов подсемейства Euthyrhaphinae (Dictyoptera, Polyphagidae)	6
<i>Б.А. Анохин, Т.С.Г. Бош.</i> Молекулярно-филогенетические исследования гидр рода <i>Pelmatohydra</i> (Cnidaria, Hydrozoa) и их бактериальной фауны	7
<i>Л.А. Ахметова.</i> Видовое разнообразие пластинчатоусых жуков трибы Arhodiini (Coleoptera, Scarabaeidae, Arhodiinae) России	8
<i>Н.А. Березина.</i> Понто-Каспийский бокоплав <i>Pontogammarus robustoides</i> в эстуарии р. Нева: биологические особенности и значение в зооценозах	10
<i>И.А. Гаврилов.</i> О причинах и следствиях яйцеживорождения у гемиптероидных насекомых (Insecta: Paraneoptera).....	12
<i>М.С. Голубков.</i> Первичная продукция планктона вдоль градиента солености	13
<i>С.М. Голубков, А.А. Максимов, М.С. Голубков, Л.Ф. Литвинчук.</i> Динамика трофического каскада и продуктивности экосистемы восточной части Финского залива	15
<i>А.Г. Кирейчук, Д. Азар.</i> Возможности синхротрона: новое окно в древний мир насекомых	16
<i>Л.А. Курьянова.</i> Процессы подвидо- и формообразования в пределах евразийского вида <i>Zootoca vivipara</i> (Jacquin, 1787): современные цитогенетические и молекулярно-цитогенетические подходы	18
<i>С.А. Леонович, М.К. Станюкович.</i> Сенсорные аспекты полостного паразитизма гамазовых клещей (Parasitiformes, Gamasina).....	19
<i>В.М. Лоскот.</i> Географическая изменчивость славки-завирушки (<i>Sylvia curruca</i> L.) и горной славки (<i>Sylvia althaea</i> Hume) и её таксономическая оценка.....	21
<i>Д.М. Мартынова, Н.В. Усов, И.П. Кутчева, С.А. Мурзина, Н.А. Казусь, Н.Д. Мингазов.</i> <i>Calanus glacialis</i> в Белом море – новый взгляд на стратегию жизненного цикла.....	23
<i>С.В. Миронов.</i> Филогения и паразито-хозяйинные связи перьевых клещей подсемейства Pterodectinae (Astigmata: Proctophylloidae) с воробьиными (Passeriformes).....	25
<i>А.А. Петров, О.В. Зайцева, Т.П. Маркосова.</i> Особенности организации мышечной системы и ее иннервация у немертин.....	26

<i>В.А. Петухов, А.А. Максимов, Н.А. Березина.</i> Мейобентос как элемент донных сообществ в водоемах северо-запада России.....	28
<i>И.С. Плотников, Н.В. Аладин.</i> Положение зон барьерных соленостей в солонатоводных морях и соленых озерах.....	30
<i>О.И. Райкова.</i> Иннервация пищеварительной системы у низших Bilateria и Plathelminthes.....	31
<i>С.Я. Резник.</i> Геоклиматический анализ ареалов амброзиевого листоеда (<i>Zygogramma suturalis</i> F.) и полыннолистной амброзии (<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.): история и перспективы двух «сопряженных инвазий».....	33
<i>Н.В. Слепкова.</i> Экспозиция Зоологического музея в годы советской власти.....	34
<i>Е.В. Солдатенко.</i> Кутикулярные образования полового аппарата моллюсков семейства Planorbidae (Gastropoda: Pulmonata), их разнообразие и систематическое значение.....	36
<i>Е.В. Сыромятникова, И.Г. Данилов.</i> Филогения черепах надсемейства Adosoidea.....	38
<i>Л.П. Флячинская, П.А. Лезин.</i> Личиночное развитие двустворчатого моллюска <i>Crenella decussata</i> в Белом море.....	39
<i>А.В. Фролов.</i> Орфнины (Coleoptera, Scarabaeidae, Orphninae): таксономический состав и предварительные данные о филогении группы.....	40

Составитель *М.К. Станюкович*
Редактор *Т.А. Асанович*
Компьютерная верстка *Т.В. Дольник*

Подписано в печать 31.03.09. Формат 60×84 ¹/₁₆.
Объем 2.75 п. л. Тираж 100 экз.

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1