

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 2009 г.

*ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ*

*6–8 апреля 2010 г.*

Санкт-Петербург  
2010



## ИЗМЕНЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ПАТОГЕНОВ И ВЕКТОРНОЙ СПОСОБНОСТИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ КАК ФУНКЦИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ ИХ ОБИТАНИЯ

А.Н. Алексеев<sup>1</sup>, И.В. Головлева<sup>2</sup>, А.А. Мовила<sup>3</sup>,  
Е.В. Дубинина<sup>1</sup>, Г.А. Ефремова<sup>4</sup>, А. Лундквист<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

<sup>2</sup>Институт вирусологии, Таллин, Эстония

<sup>3</sup>Институт зоологии АН РМ, Кишинэу, Молдова

<sup>4</sup>Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Беларусь

<sup>5</sup>Шведский институт борьбы с инфекционными заболеваниями, Солна, Швеция

Мониторинг состояния двух аллопатрических популяций иксодовых клещей (*Ixodes persulcatus* и *Ixodes ricinus*) на территории России дополнен в течение последних 3 лет наблюдениями за этими 2 видами на территории Эстонии и за *I. ricinus* в Беларуси и Швеции. Молекулярные исследования [ПЦР, сиквенирование, сравнение полученных изолятов с базой данных Всемирного генобанка (MBL/DDBJ/ GenBank) и ПЦР в реальном времени (Realtime PCR)] проводили в лаборатории молекулярной систематики ЗИН РАН, Вирусологическом институте Эстонии и Шведском институте исследования инфекционных болезней.

Выявлены новые для регионов виды патогенов как экстрацеллюлярных (*Borrelia lusitaniae*), так и интрацеллюлярных (*Babesia divergens* и *Babesia* sp. EU1). Обнаружение *B. lusitaniae* выявило наличие одновременного заражения клеща 4 видами боррелий (и даже 5) с учетом условно патогенного вида *Borrelia valaisiana*. К этому набору обнаруженных новых видов следует добавить 2 вида риккетсий (*Rickettsia helvetica* и *Rickettsia japonica*) в клещах с птиц на Куршской косе.

Мониторинг популяций клещей *Ixodes* выявил корреляции между загрязнением среды и ростом доли аномальных клещей. В районе Минска соотношение концентраций кадмия (Cd) в паре «почва–клещи *I. ricinus*» равно 1:4, в Эстонии – 1:7, на одном из шведских островов – 1:10 (0.05 мг/кг в почве, 0.55 – в клещах). В окрестностях Санкт-Петербурга (очаг с переносчиком *I. persulcatus*) соотношение Cd в почве и клещах достигает 1:14, а в Череповце – даже 1:50. Величина корреляции ( $r$  по Pearson) между рядами содержания Cd в почве и клещах равна 0.965 ( $p < 0.001$ ). Анализ материала по разным районам Эстонии выявил, что при росте концентрации Cd в почвах с 0.03 до 0.19 мг/кг встречаемость *I. ricinus* с аномалиями экзоскелета увеличилась с 20.8 до 39.1% (корреляция по Pearson = 0.983; по Spearman = 0.9).

Множественное заражение Санкт-Петербургской популяции *I. persulcatus* от 2 до 5 видов группы *Borrelia burgdorferi* s.l. в нормальных клещах обнаружено в 13 случаях, а в аномальных – в 16. Доля зараженных аномальных клещей *I. persulcatus* из Череповца была выше, чем нормальных (18.6 к 16%,  $p = 0.007$ ). В Беларуси, где доля аномальных клещей составила 30%, оценку зараженности производили в основном по внутриклеточным паразитам. Встречаемость инфицированных аномальных клещей превышала долю зараженных нормальных особей (25.7 к 18.9%,  $t\text{-test} = 0.03$ ). Рост векторной способности аномальных клещей, ранее оцениваемый визуально методом темнопольной микроскопии только по числу живых спирохет, впервые был оценен по концентрации возбудителя *Anaplasma phagocytophilum* в отдельных особях с помощью ПЦР реального времени по фактору GT. Доля клещей *I. ricinus*, интенсивно зараженных *A. phagocytophilum*, в Беларуси составила в 2007 г. 3.7%, в 2008 г. – 9.8%. В эти же годы концентрация Cd в почве в тех же районах (окрестности Минска) возросла. В Эстонии аномальных клещей с GT  $\geq 36$  (т.е. слабо зараженных) вообще не обнаружили. Клещи с более выраженными изменениями экзоскелета содержали больше Cd и были более часто заражены внутриклеточными паразитами рода *Babesia*.

Таким образом, за период 2000–2009 гг. произошло, с одной стороны, обогащение фауны паразитов в клещах *I. ricinus* (в том числе снимаемых с птиц), с другой, – отмечен существенный сдвиг в сторону увеличения доли внутриклеточных паразитов, что совпало с ростом встречаемости аномальных клещей в популяции, более чувствительной к таким паразитам. Следствие этого феномена – увеличение риска заболеваний более тяжелыми клещевыми инфекциями. Если в 2000 г. доля внутриклеточных паразитов группы Rickettsiales составляла 12.3% (7/57), то в 2008–2009 гг. – 86.5% (45/52). В 2000 г. фауна патогенов была представлена 3 видами боррелий и 2 представителями группы Rickettsiales (*Ehrlichia muris* и *A. phagocytophilum*), тогда как в 2008–2009 гг. число видов внеклеточных патогенов сократилось до 2, а внутриклеточных увеличилось до 7. В эти же годы в клещах с птиц выделили вирус клещевого энцефалита, патогенных для человека риккетсий и (впервые в мировой практике) простейших рода *Babesia* – *Babesia* sp. EU1.

Применение более совершенных молекулярных методов исследования патогенов позволило выявить и доказать ранее скрытую цепочку причин и следствий, а именно: накопление в среде ионов Cd → рост встречаемости патогенов в клещах с более выраженными изменениями экзоскелета (результат аккумуляции Cd) → рост концентрации внутриклеточных патогенов в аномальных особях → появление тенденции

смены паразитофауны с внеклеточных паразитов на внутриклеточные, связанное с ослаблением иммунитета клещей–хозяев, → рост риска заболеваний, вызываемых ранее редко встречавшимися возбудителями, сконцентрированными до надпороговых доз в аномальных особях клещей–переносчиков.

Работа выполнена при финансовой поддержке «Visby Programme at the Swedish Institute for Infectious Diseases Control» и программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

## **ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЖИВОТНЫХ ПРИ ЭВТРОФИРОВАНИИ И ЗАГРЯЗНЕНИИ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

**А.Ф. Алимов**

Сообщества организмов и экосистемы имеют внутреннюю структуру, которая может быть охарактеризована составом и числом входящих в них видов, их численностью, биомассой, степенью доминирования, различного вида взаимоотношениями.

Для оценки сложности структуры сообществ животных используют различные индексы разнообразия, среди которых широкое применение получил информационный индекс Шеннона ( $H$ ):

$$H = -\sum N_i/N \cdot \lg_2(N_i/N),$$

где  $N_i$  – численность  $i$ -го вида,  $N$  – численность всех видов в сообществе.

По литературным материалам и собственным данным (озера северной Карелии (Онежское, Кривое, Круглое) и Кольского п-ва (Зеленецкое), реки (Ижора, Преголя, Лава, Москва, Тюп, Виллой), Невская губа Финского залива) были количественно оценены изменения сложности структуры сообществ водных животных при загрязнении и эвтрофировании водоемов и водотоков.

При загрязнении и эвтрофировании водоемов в сообществах гидробионтов снижается разнообразие видов, доминирование переходит к эврибионтным видам, уменьшается количество видов хищных животных, животных-фильтраторов, т.е. происходит упрощение структуры сообществ.

Структура сообществ зоопланктона и зообентоса ( $H$ ) как двух важнейших подсистем водных экосистем упрощается по мере возрастания биологического потребления кислорода в воде ( $БПК_5$ ) – одного из показателей загрязнения водоемов. Увеличение первичной продукции в во-

доемах приводит к структурным перестройкам сообществ зоопланктона и зообентоса в экосистемах, что выражается в том числе в изменении сложности структур сообществ.

По мере усложнения структуры сообществ возрастает доля энергии, рассеиваемой в виде тепловой, по отношению к энергии, заключенной в продукции этих биологических систем. Более сложно организованные системы характеризуются меньшей продуктивностью, большей долей диссипируемой энергии по отношению к продуцируемой. Сложность структуры сообществ «оплачивается» рассеянием энергии.

Из сказанного следуют два важных вывода. Во-первых, структура сообществ организмов и экосистем сохраняется за счет постоянных затрат энергии на поддержание упорядоченности и воспроизводства элементов системы, их структур. При этом затраты энергии на поддержание структуры в тех экосистемах, которые существуют главным образом за счет притока внешней энергии антропогенного происхождения, значительно выше, чем в слабо затронутых человеком. Искусственно упрощая структуру сообществ и экосистем для получения высокой продуктивности или урожая, необходимо учитывать, что поддержание их в таком состоянии возможно лишь при условии затрат энергии, внешних по отношению к вновь организованной системе. Нет оснований рассчитывать на высокую продуктивность в поликультурных системах, на что в ряде случаев уповают.

Во-вторых, связи между структурными и функциональными характеристиками биологических систем дают основание надеяться на получение количественных соотношений между потоками энергии и информации в экосистемах.

## **ВЛИЯНИЕ МОЛЛЮСКОВ НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ПЕРИФИТОНА**

**Е.С. Аракелова, Л.П. Умнова**

Влияние моллюсков на продуктивность водорослей сказывается положительно до определенного предела, и связано это в основном с биомассой пищи и потребителя, сезонной температурой, освещенностью. Прирост биомассы водорослей при их потреблении может быть откликом на ряд факторов, основные из которых – выедание моллюсками форм, предпочтительных по размеру и занимающих определенный ярус на субстрате, и биогенные добавки в среду в виде экскретированных продуктов жизнедеятельности животных. Пресс потребителя дол-

жен быть связан со способностью ресурсов регенерировать. Биогены, поступающие в среду на литорали озер главным образом с отмиранием макрофитов и с экскрецией животных, в значительной степени способствуют этому балансу. Поскольку на продукции эпифитов в сообществе обрастаний отражается не только концентрация хлорофилла (хл-*a*), но и эффект воздействия ассоциированных с обрастаниями животных, по динамике хлорофилла в эксперименте и по скорости потребления (*C*) водорослей животными можно сделать определенные выводы относительно роли естественных добавок в виде экскретов. Цель работы – определить скорость экскреции фосфора некоторыми озерными представителями донной фауны, ассоциированной с зарослями макрофитов, и оценить в первом приближении вклад моллюсков в регенерацию фосфора в среде их обитания.

Биогены как конечные продукты метаболизма выделяются в среду в количествах, пропорциональных размерам популяции. Как и всякий другой физиологический процесс, экскреция зависит от массы на индивидуальном уровне, а в целом – от размеров популяции и средней массы особи в ней. Эти связи во многих случаях еще не определены для видов, играющих ключевую роль в литоральных сообществах. Как следует из обзора литературы, попытка аппроксимировать связь между скоростью экскреции фосфора (*P*) и массой животных (*W*) показывает часто либо слабую, либо недостоверную зависимость, что говорит о трудности достижения результата и сильной зависимости от опытных условий. Тем не менее именно индивидуальные регрессии, связывающие метаболизм, скорость потребления пищи и скорость экскреции, являются основой для оценки вклада животных в продуктивность сообщества, равно как и в деструкцию органического вещества.

На гастроподах проведена серия экспериментов по питанию для определения скорости потребления перифитона и влияния моллюсков на первичную продукцию перифитона, показателем которой является количество хл-*a* в водорослях обрастаний. Предметные стекла, экспонированные в озере в июне, использовались как субстраты для водорослей перифитона и дальнейшего применения их для определения в смыве обрастаний содержания хл-*a* на единицу площади. Видовой состав водорослей не определялся, хотя среди видов были замечены водоросли *Fragilaria*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Diatoma*, *Epithemia*. Рацион определялся по разнице между начальным и конечным перифитоном, смытым со стекла и осажженным на фильтры, в сухом весе.

Опыты по влиянию моллюсков на количество хл-*a* в остатке перифитона после кормления отличались между собой длительностью,

температурой и плотностью посадки животных в опытный стакан. Полученные результаты опытов позволили аппроксимировать уравнениями функциональные связи ( $C = f(W)$  и  $F = f(W)$ , где  $F$  – неусвоенная часть пищи) и рассчитать эффективность ассимиляции перифитона моллюсками. В ходе эксперимента было отмечено трехкратное повышение биомассы хл-а в перифитоне при возрастании температуры от 11 до 22 °С. Выедание водорослей неоднозначно отражалось на динамике хл-а. Несмотря на низкую температуру, присутствие моллюсков сказывалось на росте водорослей положительно, но усиление пресса потребителей приводило к его снижению.

Обсуждается влияние фосфатов, доставляемых в среду с экскрецией моллюсков, на продуктивность перифитона. Определена скорость экскреции моллюсками минерального фосфора для некоторых видов из оз. Кривое (Карелия), что позволило рассчитать и оценить вклад двух популяций близкородственных видов брюхоногих моллюсков *Anisus* в регенерацию фосфора на литорали в среде обитания.

**МОРФОЛОГИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ КАРПОВЫХ РЫБ  
(TELEOSTEI: CYPRINIFORMES: CYPRINIDAE):  
СТРОЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ  
КАНАЛОВ СЕЙСМОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ  
И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ  
И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ**

**Н.Г. Богуцкая**

Семейство Cyprinidae (Teleostei: Cypriniformes) (карповые) является самым большим семейством позвоночных животных, включая около 3000 видов 300 родов. Эти рыбы распространены в пресных водах Северного полушария, будучи представлены практически во всех биотопах водоемов Евразии, большей части Восточно-Индийских островов (Филиппины, Суматра, Ява, Борнео – до так называемой «линии Уоллеса»), в Африке (без Мадагаскара) и Северной Америке (до центральной Мексики). Несмотря на большое число таксонов и широкое распространение карповые рыбы морфологически сравнительно мало разнообразны, и поиск таксономически и филогенетически значимых признаков остается исключительно важным для разработки классификации семейства, отдельных подсемейств и родов.

В докладе будут представлены данные по строению каналов сейсмодатчика у рыб семейства Cyprinidae и результаты исполь-



зования этих данных для таксономических исследований и построения филогении семейства. Всего исследовано более 500 видов карповых и 24 вида внешних групп, в том числе Cypriniformes, Characiformes и Salmoniformes.

Изучены следующие системы признаков: общая топография системы каналов, расположение и длина каждого из четырех выделяемых отдельных каналов (надглазничного, подглазничного, предкрышечно-нижнечелюстного и надвисочного), взаимоотношения окостенения канала и подлежащей кости, количество сегментов и пор в каналах и отдельных костях. Матрица для кладистического анализа (MP) семейства на родовом уровне включала 126 типовых видов родов карповых рыб 5 подсемейств в качестве терминальных таксонов и 62 морфологических признака; матрица для анализа подсемейства Leuciscinae состояла из 155 терминальных таксонов и 56 признаков.

Был проведен анализ трансформационных рядов отдельных признаков на полученных деревьях, а также изучение эволюции отдельных признаков и систем признаков на основе неформализованного выявления поляризации состояний признаков с использованием нескольких критериев (в том числе критерия внешней группы), данных по онтогенетическому развитию и палеонтологических данных.

Полученные результаты обосновывают базальное положение Leuciscinae по отношению к другим изученным подсемействам, обособленность Tincinae, сестринские отношения Leuciscinae и Xenocyprininae+Cultrinae, обособленность Schizothoracinae от Cyprininae (включая Barbinae). В семействе Leuciscinae выделено 9 клад, подтверждающих некоторые из описанных ранее триб. Приводятся примеры успешного применения особенностей строения каналов сейсмочувствительной системы для таксономических решений на уровне видов и родов.

## **КОФИЛОГЕНИЯ КЛЕЩЕЙ-НАКОЖНИКОВ (PSOROPTIDAE) И УЗКОНОСЫХ ПРИМАТОВ (STREPSIRRHINI) ИЛИ ЗАЧЕМ ВСЕ- ТАКИ НУЖНЫ МОРФОЛОГИ ...**

**А.В. Бочков<sup>1</sup>, П.Б. Климов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург*

<sup>2</sup>*Мичиганский университет, США*

Известно, что паразитологические данные могут служить косвенными аргументами, помогающими сделать выбор среди конкурирующих гипотез о филогении хозяев (Klassen, 1991), при этом, однако, фи-

логения самих паразитов должна быть достаточно глубоко разработана и формализована. Мы использовали паразитологические данные при реконструкции филогенеза узконосых приматов (*Strepsirrhini*), поскольку кладограммы этих хозяев, основанные на морфологических и молекулярных данных, противоречат друг другу. В качестве тест-группы для оценки филогенетических гипотез были выбраны клещи-накожники подсем. *Makialginae* (6 родов и 11 видов), которые являются высокоспецифичными эктопаразитами и известны с представителей большинства семейств узконосых приматов, кроме лори (*Lorisidae*).

Филогения клещей-накожников, связанных с узконосыми приматами, впервые реконструирована методом максимальной парсимонии. В анализ были включены все виды подсемейства и 50 признаков их внешней морфологии. Получено единственное и полностью разрешенное дерево (CI 67, RI 76).

При реконструкции истории связей клещей и узконосых приматов кладограмму клещей сравнивали с двумя различными гипотезами о филогении хозяев: с «классической» гипотезой Groves (2005) (i), доминирующей среди морфологов, и с «молекулярной» гипотезой Horvath et al. (2008) (ii), основанной на данных по многим генам и отражающей результаты большинства молекулярных исследований в этой области. Соответствие филогений паразитов и хозяев тестировали новейшими версиями программ TreeFitter 1.3 и TreeMap 3, специально разработанными для реконструкции паразито-хозяинных связей методом максимальной экономии (Page and Charleston, 1998; Ronquist, 2003).

Согласно данным, полученным в обеих программах, филогения клещей с высокой степенью вероятности ( $P < 0.01$ ) соответствует «морфологической» филогении хозяев, тогда как уровень соответствия между филогенией клещей и «молекулярной» филогенией хозяев не отличим от случайного. Таким образом, гипотеза Groves (2005) прошла независимый тест и является предпочтительной с «паразитологической» точки зрения. Полученные результаты еще раз подчеркивают опасность искажения итоговой топологии, возникающего в результате конфликта между деревьями отдельных генов, даже в филогениях, основанных на большом числе генов. Сами же молекулярные филогении нуждаются в проверке внешними данными (Delcús et al., 2005), а значит, и в обосновании с позиций морфологии (*vice versa*).

**ОЦЕНКА АДЕКВАТНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕТОДОВ  
ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ  
(TPS-АНАЛИЗ, ПРОКРУСТОВ АНАЛИЗ)  
ПРИ РЕШЕНИИ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ЗАДАЧ**

**Л.Л. Войта, Ф.Н. Голенищев**

В последнее десятилетие в зоологических исследованиях широко применяются методы геометрической морфометрии (ГМ), которые позволяют проводить детальное сравнение объектов по их форме и размерам. Создано значительное число пакетов прикладных программ по автоматизации ввода данных, по первичному анализу изображений объектов (в двух- и трехмерном пространстве), по статистическому анализу данных и по визуализации результатов.

Обзор вышеперечисленных методов сделан И.Я. Павлиновым (2000, 2002). Практическое применение методов для решения разнообразных задач изложено в целом ряде работ (Janzekovic, Krystufek, 2004; Monteiro, Reis, 2005 и др.), с учетом влияния на форму морфологических структур возраста и половой принадлежности (Cardini, Tongiorgi, 2003 и др.).

Однако при детальном рассмотрении алгоритмов статистического анализа, заложенных в прикладных программах (пакеты TPS, APS, Morphologica), а также алгоритмов дальнейшей интерпретации результатов сравнения формы объектов (с использованием пакета Statistica) было выявлено их логическое несоответствие специфическим таксономическим задачам и характеру обрабатываемых данных.

По нашему мнению нецелесообразность использования стандартных алгоритмов анализа формы методами ГМ обусловлена тем, что метрическая дискретность по комплексу признаков с пределами их изменчивости не может выявляться линейными зависимостями, а именно – коэффициентом корреляции, который используется в качестве меры подобия в параметрических методах. Отсюда необходимы непараметрические аналоги, в частности метод многомерного шкалирования с возможностью подбора «мерности» пространства переменных, которая бы наиболее полно описывала изменчивость (Пузаченко, 2004). Применение многомерного непараметрического шкалирования позволяет более объективно оценить, является ли данный признак дискриминирующим или нет. Использование в традиционной статистике априорного разделения выборок по какому-либо предполагаемому принципу (по географии, по популяционной принадлежности и пр.) не всегда позволяет адекватно оценить применимость тех или иных признаков именно в

связи с линейностью алгоритмов стандартных статистических методов. Однако, как показали работы последних лет (Куприянова и др., 2003; Пузаченко, 2000, 2001, 2003, 2006; Боескоров, Пузаченко, 2001; Абрамов, Пузаченко, 2006; Пузаченко, Загребельный, 2008 и др.), использование однородной выборки дает преимущество именно в оценке «работоспособности» системы признаков.

Используя модельные группы (*Sorex*, *Microtus*), мы провели серию логических экспериментов, призванных оценить адекватность применения методов ГМ в таксономии. Проведено сравнение результатов классификации объектов с использованием классической и геометрической морфометрии. Отработаны алгоритмы анализа формы и размеров морфологических структур.

## **МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА SCOPHTHALMIDAE**

**Е.П. Воронина**

Проведено сравнительно-морфологическое исследование представителей семейства Scophthalmidae, включающего 8 видов 5 родов. Изучена топография сенсорных каналов головы, уточнены некоторые остеологические особенности и данные о числе пилорических придатков, описано наличие выроста радужной оболочки – operculum pupillare.

Обнаруженные различия имеют разный уровень таксономической значимости. Развитие operculum pupillare у ряда представителей семейства носит характер межвидовых отличий, а таксономический вес различий надвидового ранга в строении пилорических придатков и чешуи боковой линии требует подтверждения другими признаками. Наиболее информативным является строение сейсмодатчика, в особенностях которой прослеживается вектор редуцирующего направления эволюционных преобразований, выражающийся в уменьшении разветвленности кожных канальцев и редукации каналов. В целом строение ССС согласуется с имеющимися представлениями о филогении группы.

Род *Scophthalmus* характеризуется наибольшим числом плезиоморфий. При этом большое сходство проявляют *S. rhombus* и *S. maximus*, включая как атлантических, так и черноморских представителей последнего вида. *Lophopsetta aquosa* существенно обособлен редукацией подглазничного канала глазной стороны, и наравне с глубоким разветвлением лучей спинного плавника это является серьезным аргументом в пользу восстановления рода *Lophopsetta*, несомненно, близкого

к роду *Scophthalmus*. *P. norvegicus* характеризуется рядом апоморфий, что обеспечивает данному таксону наиболее продвинутое положение в семействе. Сходство обоих видов рода *Zeugopterus* и их отличие от *Phrynorhombus norvegicus* по топографии сенсорных каналов головы и строению чешуи боковой линии подтверждает отнесение *Z. regius* к роду *Zeugopterus*.

### СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОСТЕОЛОГИЯ И РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ РЫБ РОДА *ZOARCES* (*ZOARCIDAE*, *PERCIFORMES*)

**О.С. Воскобойникова, Е.А. Чегодаева, М.В. Назаркин**

До последнего времени в роде *Zoarces* насчитывалось 4 вида, ареалы которых в основном далеко отнесены друг от друга в северном полушарии: *Z. elongatus*, *Z. viviparus*, *Z. americanus* и *Z. gillii*. Недавно из северной части Охотского моря были описаны еще 2 вида бельдюг – *Z. andriashevi* и *Z. fedorovi*. Эти находки позволяют по-новому взглянуть на проблемы происхождения, родственных отношений и расселения видов рода *Zoarces*.

Целью нашего исследования было изучение строения скелета всех 6 видов рода *Zoarces* и реконструкция их родственных отношений в связи с систематическим положением. Для изучения строения скелета бельдюговидных рыб использованы материалы из коллекции ЗИН РАН, а также материалы из Охотского моря, собранные вторым и третьим авторами. Помимо 6 видов *Zoarces*, строение скелета было изучено также у 3 видов из подотряда *Zoarcoidei*: наиболее генерализованных в своих семействах *Lyczoarces regani* (*Zoarcidae*) и *Sticheus punctatus* (*Stichaeidae*), а также *Bathymaster signatus* из генерализованного семейства *Bathymasteridae*.

В результате сравнительно-osteологического исследования обнаружены различия между видами *Zoarces* по 59 остеологическим и внешнеморфологическим признакам. К ним относятся строение *mesethmoideum*, *ethmoidale laterale*, *vomer*, *parasphenoideum*, *frontale*, *parietale* и *supraoccipitale*, определяющее ширину неврочраниума на уровне латеральных краев *ethmoidalia lateralia*, межглазничного промежутка и черепной коробки и его высоту (неврочраниум); озубление, строение *praemaxillare*, *quadratum*, головки *palatinum*, *mesopterygoideum*, *metapterygoideum*, *praeoperculum*, *operculum*, *ceratohyale*, *basibranchiale 3* и *hypobranchiale 3* (спланхнокраниум); строение *scapula*, радиалий и их соотношение, число плавниковых лучей (скелет грудного плавника);

число позвонков, число птеригофоров первого спинного плавника, заходящих между неврокраниумом и 1 невральная дугой, число птеригофоров анального плавника перед 1 гемальной дугой, число плавниковых лучей в непарных плавниках (осевой скелет).

В анализ включены сведения о наличии чешуи и зубов на сошнике и небных костях, характере прикрепления жаберной перепонки, максимальной длине тела, длине грудного плавника, о наличии или отсутствии черного пятна в начале первого спинного плавника, о живорождении и распространении. В скелете гиоидной дуги бельдюг, *L. regani* и нескольких видов рода *Lycodes* обнаружены 2 рагуогуалиа. У других костистых рыб аналогичные костные структуры имеются лишь у представителей Siluroidei и рассматриваются как синапоморфия этого подотряда. По-видимому, наличие рагуогуалиа у генерализованных и продвинутых бельдюговых рыб также может быть оценено как синапоморфия Zoarcidae.

Для выявления родственных отношений *Zoarces* проведен кладистический анализ с использованием пакета компьютерных программ Nona и Winclada. *L. regani*, *S. punctatus* и *B. signatus* приняты в качестве внешних групп. В результате кладистического анализа получено 1 дерево со следующими показателями: длина 140, Ci 0.59, Ri 0.52. Среди изученных представителей Zoarcidae роды *Lycozoarces* и *Zoarces* существенно различаются между собой, и *Zoarces* представляет собой более продвинутый таксон. Кладограмма демонстрирует последовательное ответвление видов бельдюг в ряду *Z. fedorovi* – *Z. andriashevi* – *Z. elongatus* – *Z. viviparus* – *Z. gillii* – *Z. americanus*. Вывод о генерализованном положении *Z. fedorovi* подтверждается и данными онтогенетического анализа. Продвинутое положение в кладограмме *Z. gillii* и *Z. americanus* не позволяет обособить их в самостоятельные роды, как предполагалось ранее рядом авторов, поскольку это приведет к парафилии рода *Zoarces*.

## **ПРОБЛЕМЫ ОЦЕНКИ ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ВАЛЬДШНЕПА (*SCOLOPAX USTICOLA*) В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА**

**В.Г. Высоцкий**

Вальдшнеп является важным биоресурсным видом из-за высокой популярности у охотников многих европейских стран. Основная часть гнездового ареала вальдшнепа находится в России, а места зимовок – преимущественно в Западной Европе. На зимовках в разных странах

Западной Европы в конце прошлого века ежегодно добывали 3–4 млн. птиц (Ferrand, Gossmann, 2001). В начале нынешнего века в странах Европейского Союза отстреливают, как минимум, 2.7 млн. вальдшнепов в год (Hirschfeld, Heyd, 2005). По количеству легально добываемых птиц в Западной Европе (Hirschfeld, Heyd, 2005) вальдшнеп находится на пятом месте после фазана, вяхиря, кеклика и кряквы. В России вальдшнеп является традиционным объектом весенней охоты, но объем добычи незначителен по сравнению с отстрелом на зимовках. Оценки общей численности (т.е. запасов) вида из разных авторитетных источников заметно отличаются и не могут считаться реалистичными после сопоставления с количеством добываемых птиц.

Из-за скрытного образа жизни вальдшнепа затруднительно получение надежных показателей, отражающих численность и репродуктивный успех. До последнего времени вообще не существовало надежных методик определения численности этого вида. Определение численности для значительных частей ареала остается серьезной проблемой. Существенный вопрос состоит в том: происходит ли общее снижение численности вальдшнепа?

Проанализирован ряд многолетних наборов данных, так или иначе отражающих численность и продуктивность вальдшнепа в северо-западной части ареала. Используются архивные и опубликованные охотничьи статистики, результаты кольцевания и данные различных учетов численности, методически обоснованных на разном уровне строгости.

В качестве региональных показателей численности вальдшнепа в послегнездовой период использовано абсолютное или относительное количество птиц, добытых в Норвегии, Швеции, Финляндии и разных областях северо-запада России. Объем добычи в области массовой зимовки (Великобритания) и на местах массового пролета (Дания, Германия) трактуется как показатель, отражающий численность вида для значительной части ареала. Процент первогодков в основной области зимовки (Франция, Италия) и в районе массового пролета (Дания) использован в качестве индекса продуктивности вальдшнепа для большей части ареала. Данные учетов в летнее время в национальном масштабе (Голландия, Швеция, Финляндия) использованы как показатели численности в период размножения. Все упомянутые показатели по своей сути являются индексами. В соответствии с теорией учетов предполагается, что индексы изменяются пропорционально абсолютной численности и продуктивности и позволяют правильно установить соответствующие изменения во времени.

На материалах кольцевания показано, что молодые вальдшнепы из популяций северо-запада России летят на зимовки достоверно дальше взрослых птиц. Соответственно соотношение взрослых и молодых птиц в выборках из разных частей зимовочного ареала не дает правильного представления о успешности размножения. Анализ данных кольцевания по стохастическим моделям Брауни показал, что доля молодых птиц в добыче охотников значительно выше, чем в природе. Соответственно охотничьи статистики дают искаженное представление о возрастной структуре популяций. Показано, что в северо-западной части ареала происходит снижение численности и продуктивности вальдшнепа. Аргументировано, что некоторые охотничьи статистики являются плохим показателем численности. Обсуждается пригодность различных индексов для мониторинга численности вальдшнепа.

Исследование частично поддержано программой Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

## **СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ПРИБРЕЖНЫХ АЛЬГОЦЕНОЗОВ ЭСТУАРИЯ РЕКИ НЕВЫ**

**Ю.И. Губелит**

Восточная часть Финского залива (урбанизированный эстуарий р. Невы), имеет большое значение для Санкт-Петербурга как эстетическая и рекреационная зона. Интенсивное развитие нитчатых водорослей на литорали влияет не только на потерю пляжей как зоны отдыха, но и на всю прибрежную экосистему залива.

Несмотря на широкие исследования, проводящиеся с 70-х годов XX века в эстуарии р. Невы, экологическое значение прибрежных альгоценозов практически не изучалось. Только начиная с 1998 г. стали проводить наблюдения за видовым составом, количественным развитием и скоростью продуцирования органического вещества водорослями, развивающимися в литоральной зоне восточной части Финского залива. Материал собирали ежемесячно с мая по сентябрь в Курортном районе (2003–2009) и в г. Петродворец (2004–2009), а в июле каждого года проводили объезд по северному побережью до порта Приморск и по южному от Петродворца до Лужской губы.

В прибрежной зоне эстуария на глубинах от 0.1 до 3 м доминирует пресноводная эвригалинная нитчатая водоросль *Cladophora glomerata* (литературные и собственные данные). Сезонную динамику водорослей изучали на глубине 0.5 м. Рост кладофоры начинался во второй поло-



вине мая, когда температура воды достигала 10°C. В течение периода наблюдений динамика биомассы кладофоры характеризовалась одним пиком в июле. В августе и сентябре биомасса водорослей снижалась вплоть до нулевых значений. Исключением был 2003 г., когда в динамике наблюдался второй пик в сентябре, что, вероятно, было связано с благоприятными погодными условиями. Среднесезонная биомасса за весь период исследования составила  $66.8 \pm 26.3$  г сух. массы/м<sup>2</sup> дна, что соответствует средним значениям биомассы, известным (из литературы) для северной Балтики. В июле средняя биомасса в прибрежной зоне за все годы исследования составила  $160 \pm 73.2$  г сух. массы/м<sup>2</sup> или в углероде –  $82.2 \pm 36.6$  г/м<sup>2</sup>. Следствием массового развития нитчатых водорослей является образование плавающих и погруженных водорослевых матов. Было показано, что в прибрежной зоне эстуария р. Невы водорослевые маты могут быть до 30 см толщиной и протяженностью до 20–40 м от уреза воды. Как правило, под матами создаются условия гипоксии, что, в свою очередь, негативно влияет на динамику численности бентосных беспозвоночных.

Как показали наши исследования, максимальная биомасса нитчатых водорослей в прибрежной зоне эстуария может достигать 2 кг сухой массы на 1 м<sup>2</sup> площади дна.

В 2003 г., кроме нитчатых водорослей, изучали микроводоросли, развивающиеся на каменистом субстрате и самих нитчатках, – водоросли перифитона. В их составе было выявлено 68 видов водорослей из 5 отделов. Пресноводные виды составили 76.5% от общего числа видов, солоноватоводные – 23.5%. В сезонной динамике перифитона наблюдалось 2 пика. Первый пик в начале июня был обусловлен массовым развитием диатомовых водорослей на каменистом субстрате, тогда же была отмечена максимальная биомасса перифитона, которая составила 16.7 г/м<sup>2</sup> субстрата. Второй пик перифитона наблюдался в августе на кладофоре и был образован зелеными и синезелеными водорослями.

Была определена первичная продукция и *P/B*-коэффициенты для кладофоры, перифитона и фитопланктона. Исходя из полученных данных и средней биомассы водорослей, было рассчитано, что продуктивность альгоценоза прибрежной зоны в июле на глубине 0.5 м может достигать 20.17 гС/м<sup>2</sup> сут, превышая продукцию фитопланктона в открытых водах эстуария р. Невы в 20–30 раз. Доля кладофоры составила более 90% от общей продукции водорослей литоральной зоны.

## УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ПРИЗНАКИ ЦЕНТРИОЛОГЕНЕЗА У ТУРБЕЛЛЯРИЙ (PLATHELMINTHES) И ИХ ВОЗМОЖНОЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

И.М. Дробышева

Многоресничность покровов при отсутствии дополнительной центриоли у базального тельца реснички рассматривается как одна из главных аутапоморфий филума Plathelminthes, однако сам процесс умножения базальных телец и ресничек в эпидермисе у турбеллярий на электронно-микроскопическом уровне исследован крайне слабо. Важность ультраструктурных признаков для внутренней филогении плоских червей не вызывает сомнения, но можно ли рассматривать морфологические аспекты центриоло- и цилиогенеза у Plathelminthes как таксономически значимые? Сравнение собственных данных по морфогенезу ресничек у Prolecithophora и Lecithoepitheliata с имеющимися в литературе свидетельствами по цилиогенезу у Acoela, Catenulida, Macrostomida и Rhabdocoela будет, по-видимому, первой попыткой затронуть этот вопрос.

Ультраструктурное исследование развития ресничек в эпидермальных клетках у половозрелых турбеллярий *Friedmaniella* sp. (Prolecithophora), *Geocentrophora wagini* и *Geocentrophora interstitialis* (Lecithoepitheliata) показало, что образование множества центриолей – будущих базальных телец ресничек – происходит у всех исследованных видов классическим ацентриолярным путем. При этом предшественники центриолей у пролецитофоры и лецитозпителиат различались. У *Friedmaniella* sp. каждая центриоль формировалась внутри индивидуального филаментозного скопления – не ограниченной мембраной структуры из спрессованных филаментов с диаметром 200–300 нм. У *G. wagini* центриоли возникали в кластерах фиброзных гранул (размером 50–80 нм), свободно лежавших в цитоплазме. Крупные кластеры состояли из десятков фиброзных гранул, в некоторых кластерах наблюдались процентириоли. Кластер из не менее 70 фиброзных гранул был обнаружен у *G. interstitialis*. Разрозненные фиброзные гранулы встречались поблизости от центриолей у обеих геоцентрофор.

Электронно-микроскопические наблюдения по цилиогенезу в других таксонах плоских червей предполагают заметное разнообразие в способах производства центриолей среди таксонов. У *Archaphanostoma* sp. (Acoela, Acoelomorpha) центриологенез следует как классическому, так и aberrantному (для Bilateria) центриолярному пути (Tyler, 1984): процентириоли возникают не только на центриолях и базальных тельцах,

но и на корешках уже установленных ресничек. Никаких центриолярных предшественников не обнаружено во время развития ресничек у *Macrostomum histricinum* (Macrostomida), где процентриоли производятся «de novo» и центриолярным путем (Tyler, 1981). Ранний генезис центриолей – будущих базальных телец – был показан у *Rhynchoscolex simplex* (Catenulida) (Ehlers, 1992). У этого вида мультипликация центриолей начинается в М-фазе во время митоза интраэпидермальных стволовых клеток. Обе диплосомальные центриоли окружаются множеством процентриолей, сосредоточенных в облачке центросомального материала, из которого тянутся астральные и полярные микротрубочки веретена деления (Ehlers, 1992).

Все представленные свидетельства наводят на мысль о том, что способ умножения центриолей и ультраструктура центриолярных предшественников могли бы помочь в реконструкции филогенетических связей внутри Plathelminthes. Фиброзные гранулы *G. wagini* и *G. interstitialis* морфологически идентичны плотным гранулам в дифференцирующихся эпидермальных клетках *Syndesmis echinorum* и *Paravortex cardii* (Rhabdocoela) (Cifrian et al., 1992). Эта общая черта в морфогенезе ресничек (возможная синапоморфия для Lecithoepitheliata и Rhabdocoela) могла бы поддержать объединение Lecithoepitheliata и Rhabdocoela в единую монофилетическую группу. Другой аргумент рассматривать характеристики цилиогенеза как филогенетически значимые – ацентриолярный способ центриологенеза, наблюдаемый в неофорных таксонах Lecithoepitheliata, Rhabdocoela и Prolecithophora и, вероятно, отсутствующий в архаичных группах Acoela, Catenulida и Macrostomida.

## **ПРИЖИЗНЕННЫЕ И ГИСТОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ У БЕЛОМОРСКИХ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЛИЧИНОК НЕМЕРТИН И МОЛЛЮСКОВ**

**О.В. Зайцева, Л.П. Флячинская**

Впервые с помощью послышной микрофотосъемки с последующей компьютерной объемной реконструкцией проведено исследование развития основных функциональных систем у живых, не деформированных в результате фиксации пелагических личинок немертин (тип *pilidium pyramidale*) и морских моллюсков *Macoma balthica*, *Mya arenaria* и *Dendronotus frondosus*. Показаны особенности структурной организации пищеварительной, нервной и мышечных систем у пилидия со стадии следующих

за гастролой до предметаморфозной стадии и у велигеров моллюсков. Полученные данные важны для понимания особенностей развития и эволюции немертин, брюхоногих и двустворчатых моллюсков. Большой интерес в этом плане представляют немертины – малоизученные животные с неясным систематическим положением и таксономическими связями. Их личинка (пилидий) имеет необычное развитие и уникальный способ метаморфоза, при котором центром формирования будущего червя является средняя кишка; остальные части личинки в значительной степени подвергаются распаду.

Личиночное развитие немертин и моллюсков изучается с середины XIX века. Однако большая часть этих исследований посвящена изучению общего плана строения личинок и формированию червя из имагинальных дисков в ходе метаморфоза личинок немертин. Только в единичных исследованиях приведены краткие сведения о тонкой структуре цилиарных клеток апикального органа, эпидермиса и сенсорных циллиусов, а также о локализации моноаминов и FMRFамид–иммунореактивных регуляторных элементов у личинок пресноводных моллюсков и некоторых Heteronemertea и Hoplonemertea.

В настоящей работе показано, что мышечная система пилидия представлена центральным мускулом, несколькими мышцами фиксаторами, мышечным кольцом вокруг ротового отверстия, а также сетью мышечных волокон в кожных покровах купола, лопастях и в стенке пищеварительной системы. Раньше всего формируется центральный мускул и ротовое мышечное кольцо. В ходе развития личинки неупорядоченно расположенные и слабо развитые мышечные волокна постепенно формируют в лопастях веерообразную, а в стенке купола – упорядоченную сетчатую структуру. Пищеварительная система состоит из объемной воронковидной глотки, переходящей в слепозамкнутый желудок. Впервые обнаружено, что даже у еще не полностью сформировавшегося пилидия нейроны располагаются не только, как предполагалось ранее, в покровах и стенке пищеварительного тракта, но и в глубине купола вдоль центрального мышечного ретрактора. Впервые описаны постепенная дифференцировка нервного сплетения покровов и пищеварительного тракта, образование в пищеварительном тракте особого сфинктера и особенности срастания имагинальных дисков с формированием зачатка будущего червя и его нервной системы.

Пищеварительная система двустворчатых организована более сложно, чем у немертин. Она представлена пищеводом, объемистой печенью, желудком и задней кишкой, которая к стадии среднего велигера открывается в мантийную полость анальным отверстием. Провизорная

личиночная нервная система моллюсков образована нейронами, формирующими кольцо по краю паруса, и одним ганглием, входящим в состав апикального органа. Выявляется также мантийный и глоточный нервные плексусы. На стадии педивелигера появляются оформленные парные цереброплевральные, педальные и висцеропариетальные ганглии. Имеются крупные статоцисты.

Гистохимические исследования распределения в нервной системе личинок NADPHd – топографического маркера нитроксидергических регуляторных элементов – показали ее присутствие у только что вылупившегося велигера *D. frondosus* в нервных элементах по краям обеих лопастей паруса, в районе апикального органа и в стенке глотки. У велигера *M. arenaria* NADPHd-активность присутствует, как и у велигера *D. frondosus*, в нервных клетках по краю паруса в области ресничного локомоторного органа. У пилидии NADPHd выявляется только в районе пищеварительной системы и в зачатках формирующегося червя.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 10-04-01033).

## **ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ И СИСТЕМА ОТРЯДА ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA)**

**А.Г. Кирейчук**

Основа системы отряда жуков закладывалась во времена, когда данные по истории отряда были еще достаточно скудными. В последние годы изучение вымерших жуков существенно интенсифицировалось, и противоречащие признаваемой системе факты ежегодно лавинообразно нарастают. Уже накопленные сведения о вымерших фаунах позволяют делать некоторые обобщения, не опасаясь, что они окажутся столь же плохо совпадающими с процессами, которые они призваны отражать, как и предшествующие систематические и филогенетические построения. Во многих случаях данные об ископаемых не столько дополняют, сколько проясняют отношения между современными группами жуков и их формирование.

Изучение инклюзов жесткокрылых ниже- и верхнеэоценовых янтарей обнаружило существенные отличия в доминировании групп и экологических форм. Если «балтийская» верхнеэоценовая фауна в ископаемой смоле хвойных имеет определенное сходство с фауной лесного «ассамо-бирманно-юннаньского блока», то «парижская» нижнеэоценовая фауна, захороненная в смоле бобовых рода *Huterea*, обнаружи-

вает разнонаправленные сходства без выраженных доминант. Эта особенность фауны по многим группам в том числе отражает и уровень различий климата нижнего и верхнего эоцена и современного, а также соответствующие изменения в наземной биоте. Особо ценный материал для понимания становления кайнозойской биоты дают инклюзы из ливанского янтаря, а также компрессионные ископаемые из позднемезозойских захоронений Азии (российского Дальнего Востока, Монголии и Китая). В настоящее время установленная динамика изменений групп жуков в течение мезозоя открывает возможности реконструкции филогении и построения системы отряда.

Сравнение некоторых современных и вымерших родов позволили откорректировать систему отряда жуков. Переизучение типового материала по современному роду *Crowsoniella* показало, что семейство Crowsoniellidae имеет только внешнее сходство с группами подотряда Archostemata и должно быть перенесено в подотряд Polyphaga (Kirejtshuk et al., 2010a). Изучение современных и ископаемых представителей семейства Micromalthidae – как личинок (нижнемеловой ливанский янтарь: Kirejtshuk & Azar, 2008), так и взрослых жуков (нижнеэоценовый французский янтарь: Kirejtshuk et al., 2010a) – позволило разрешить многие ранее установленные противоречия в строении этого семейства и остальных архостемат, а также выдвинуть новые аргументы в пользу его обособленности от групп всех других подотрядов. Некоторые признаки, устойчивые у современных представителей группы, обнаруживают изменчивость у вымерших ее представителей, и наоборот (это обстоятельство объясняет, почему представителей семейства Lasiosynidae Kirejtshuk et al., 2010b описывали в составе разных семейств из различных инфраотрядов полифаг). Последнее представляет собой одно из наиболее многочисленных семейств среднего и позднего мезозоя, которое долгое время неправильно диагностировали, поскольку оно включает признаки, принимаемые диагностическими для групп современных надсемейств или инфраотрядов жуков. Оно, по-видимому, вымерло к середине мела, как и другие мезозойские группы.

Благодаря материалам по историческому развитию проясняется ситуация в надсемействе Scirtoidea, которое целесообразно рассматривать вне инфраотряда Elateriformia. Семейство Elodophthalmidae Kirejtshuk et al., 2008, описанное в составе этого надсемейства, пополнилось новыми представителями, обнаружившими «гетеромерность» лапок, до сих пор известную как диагностическая особенность надсемейства Tenebrionoidea из инфраотряда Cucujiformia. В отличие от других сциртоидов виды этого семейства характеризуются очень большими и круп-

нофасеточными глазами. Эти особенности (в сочетании со сравнительно длинными и тонкими ногами, а также довольно длинными усиками) могут свидетельствовать об открытом образе жизни видов этого семейства, и, экстраполируя сведения об образе жизни современных сциртоидов, можно предположить, что виды этого вымершего семейства были приурочены к мезозойским водоемам; при этом длинные ноги могли быть удобным приспособлением для передвижения по плавающей растительности или бактериальным матам, достаточно характерным для позднемезозойских водоемов. Обнаружение большого числа остатков нового семейства сциртоидов из Шар-Тега (верхняя юра, Монголия) и из других захоронений, а также исследование его изменчивости позволило прояснить отношения современных семейств Scirtidae и Eucinetidae.

Работа поддержана грантами РФФИ № 09-04-00789-а, а также программой Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем».

## **ВЗАИМНАЯ ПОДДЕРЖКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ В ИЗУЧЕНИИ ФИЛОГЕНИИ У ТРИПАНОСОМАТИД**

**А.Ю. Костыгов, А.О. Фролов**

Семейство жгутиконосцев *Trypanosomatidae* включает в свой состав многие виды, паразитирующие у человека, домашних животных и культурных растений, а также модельные объекты для исследований в различных отраслях биологии. Тем не менее систематика этой группы сильно устарела, так как она до сих пор базируется на признаках, которые можно легко наблюдать в световой микроскоп. Из сочетаний таких признаков складываются морфотипы, которые в общем случае соответствуют родам. Эта концепция рода у трипаносоматид противоречит результатам биохимических и молекулярно-филогенетических исследований, которые демонстрируют значительную гетерогенность многих родов трипаносоматид.

Электронно-микроскопические данные, которые некогда внесли прогресс в систематику многих групп протистов, никак не отразились на таксономии трипаносоматид. Монофилетические группы, выявляемые в результате молекулярно-филогенетического анализа, не могут получить морфологического описания. Таким образом, не удастся внести никаких изменений в существующую систему трипаносоматид.

Мы выбрали для молекулярно-филогенетического анализа представителей родов *Blastocrithidia* and *Leptomonas*, в жизненном цикле которых отмечены цистоподобные амастиготы (цисты), которые имеют сходные ультраструктурные особенности, отличающие их от похожих клеток прочих трипаносоматид. Эти виды практически не использовались ранее в подобных работах, так как их, как правило, не удается культивировать.

Мы использовали подход, который заключается в непосредственной амплификации генов 18S и 28S рРНК из зараженных трипаносоматидами насекомых-хозяев при помощи специфических праймеров и, таким образом, не требует установления лабораторных культур. Это позволило нам получить последовательности указанных генов из 11 цистообразующих видов трипаносоматид.

Реконструкция филогении с применением обоих генов продемонстрировала монофилию исследуемой группы и ее подразделение на «лептомонасную» и «бластокритидийную» подгруппы. Все прочие виды родов *Blastocrithidia* and *Leptomonas*, не имеющие в жизненном цикле цист, расположены на филогенетических деревьях в разных местах и никогда не объединяются с рассматриваемой группой.

Хотя цистообразующие представители рода *Leptomonas* не имеют ундулирующей мембраны, которая характерна для видов рода *Blastocrithidia*, рудимент этой структуры можно наблюдать внутри жгутикового кармана. Он представляет собой протяженный контакт между жгутиком и телом клетки при помощи зоны множественных десмосом.

У бластокритидий этот контакт распространяется на наружную поверхность клетки, где и образуется ундулирующая мембрана. Подвижные клетки цистообразующих трипаносоматид имеют еще один общий признак, отличающий их от остальных представителей семейства: полное отсутствие цитостома и его производных.

Таким образом, мы обнаружили группу трипаносоматид, которая поддерживается как молекулярной филогенией, так и морфологическими признаками, несмотря на кажущиеся существенными различия между ее представителями.



**ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ РАЗВИТИЯ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 70 ЛЕТ (1940–2009)  
В СССР И СТРАНАХ СНГ: АНАЛИЗ АВТОРЕФЕРАТОВ  
ДИССЕРТАЦИЙ**

**В.А. Паевский**

Диссертации на соискание ученой степени могут рассматриваться в своей совокупности как критерий состояния науки и тематики исследований. Исходными данными для анализа ряда аспектов развития орнитологических исследований в СССР и его бывших республиках за период 1940–2009 гг. послужили бумажные и электронные каталоги диссертаций из государственных и национальных библиотек этих стран, а также коллекции авторефератов. Всего было проанализировано 1186 авторефератов диссертаций, из них 1007 – кандидатских и 179 – докторских.

Данные статистики говорят о достоверном росте количества защищенных диссертаций по всем биологическим специальностям за 70 лет. Особенно показателен рост количества докторских диссертаций: на одну докторскую приходится в среднем от 5 до 7 кандидатских диссертаций. После спада количества защит в 1990-е годы произошел явный рост в отношении кандидатских диссертаций в противоположность докторским, количество которых осталось на прежнем уровне. Интервал времени между кандидатской и докторской диссертацией в среднем по России составляет 15 лет. У всех биологов доля кандидатских диссертаций, защищенных женщинами, была достоверно больше, чем защищенных мужчинами, однако доля докторских диссертаций у мужчин превышала таковую у женщин. В то же время у орнитологов доля всех диссертаций (как кандидатских, так и докторских), защищенных мужчинами, достоверно выше по сравнению с диссертациями, защищенными женщинами.

Количество диссертаций орнитологического содержания по отдельным десятилетиям с 1940-х гг. по настоящее время достоверно росло. Самое большое количество орнитологических диссертаций было защищено в МГУ (140) и в МПГУ, бывшем МГПИ (112); для сравнения в ЗИН'е – 59. Подавляющее большинство (68%) орнитологов-диссертантов изучали экологию и популяционную биологию птиц, а также фауну, население, географическое и биотопическое распределение (и их динамику), специально оговаривая также хозяйственное значение птиц, их ресурсы и проблемы охраны. В наименьшей степени диссертационные исследования были посвящены линьке птиц, палеонтологии, демографии и авиа-

ционной орнитологии. Такому важнейшему направлению, как систематика и филогения, уделено внимание только в 2% всех диссертаций, а не менее важному направлению – функциональной морфологии (а также биологии развития) – лишь в 6%. Достоверный рост диссертационных исследований был обнаружен в экологии, популяционной биологии, в изучении фауны и населения птиц, факторов антропогенного влияния на птиц, а также по изучению птиц городов и проблемам охраны птиц. В систематике, морфологии, физиологии и изучении миграций не проявилось каких-либо достоверных тенденций развития.

Значительная доля (42%) от всех диссертаций была посвящена изучению всей орнитофауны какого-то одного региона. Вторую по значимости долю всех диссертаций (17%) занимали работы по исследованиям представителей отряда воробьиных птиц. Среди диссертаций по неворобьиным наибольшее количество посвящено пластинчатоклювым и вообще водоплавающим, а также куликам, чайкам, хищным и куриным. Около трети диссертаций по воробьиным птицам имели дело со всеми воробьиными изучаемого региона, а среди остальных работ большее количество касалось врановых, славковых, дроздовых и синиц. Более половины (56%) диссертантов изучали птиц в европейской части бывшего СССР, 21% – на пространствах всей Сибири, 16% – в Средней Азии и Казахстане и 7% – на Дальнем Востоке.

Сравнение тематики диссертаций у нас и в Западной Европе (Великобритании, Германии и Нидерландах) показало достоверные различия. У нас весьма интенсивно изучают фауну и население птиц, а в Западной Европе – их поведение. В Европе несравнимо выше, чем у нас, доля работ по физиологии и биоэнергетике, а также по систематике, включая генетические исследования.

## **ПРОИСХОЖДЕНИЕ СЕМЕЙСТВА ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ В СВЕТЕ ПОСЛЕДНИХ ДАННЫХ (1986–2009)**

**Р.Л. Потапов**

Основные сведения, которые позволяют внести коррективы в гипотезу, высказанную ранее (Потапов, 1985), поступили из трех основных групп источников.

1. Палеонтологические данные. Среди большого числа палеонтологических публикаций, имеющих отношение к данной теме, особенно важны четыре. Это – сообщения о самых ранних на сегодняшний день

находках тетеревиных птиц в слоях раннего плиоцена (т.е. порядка 5 млн. лет назад) на территориях Болгарии и Польши (Voev, 1991; Janossy, 1991); о самых ранних находках тетеревиных птиц в Северной Америке в слоях раннего плейстоцена (пещеры Поркьюпайн в Скалистых Горах, 1.6 млн. лет назад) (Emslie, 2004) и большая работа по ревизии кайнозойских находок птиц в Европе (Mlikowsky, 2002). Большой интерес представляют также находки плиоценовых и раннеплейстоценовых костей со смешанным характером морфологических черт – тетерева и белой куропатки, глухаря и тетерева, белой и тундряной куропаток.

2. Работы по изучению развития природной среды севера Евразии и, прежде всего, ее растительного покрова, которые позволяют также судить о климате соответствующих эпох. Эти работы базируются в основном на палинологических анализах, но немало находок и микрофоссилий, и отпечатков листьев и т.п. Особого внимания заслуживают такие работы, как монография Ю.П.Кожевникова (1996), посвященная развитию растительного покрова Северной Азии, по крайней мере, с олигоцена. Столь же важны работы и по развитию рельефа.

3. Большое количество публикаций, базирующихся на анализе молекулярных различий генетических структур у разных видов как семейства тетеревиных птиц, так и близко родственных ему таксонов. Все работы такого рода содержат выводы (нередко весьма противоречивые), о филогенезе как отдельных представителей семейства тетеревиных птиц, так и всего семейства в целом.

Все перечисленные материалы позволяют существенно уточнить предложенную ранее схему, но неизменным остается вывод о евроазиатском, а не североамериканском происхождении предка тетеревиных птиц. Положение о происхождении тетеревиных птиц от индюков, появившееся недавно, на наш взгляд, совершенно неприемлемо, исходя из большого фактического (и генетического в том числе) материала.

## **ДОННЫЕ БИОЦЕНОЗЫ ЗАЛИВА ПРИЮДС**

**Б.И. Сиренко, С.Ю. Гагаев, В.Л. Джуринский,  
Ф.В. Кобеков, В.В. Потин**

В течение МПГ водолазами-биологами лаборатории морских исследований были проведены изыскания в Антарктике, направленные на изучение донных экосистем залива Приюдс в море Содружества. Основная цель состояла в закладке основ гидробиологического мониторинга залива.

За две экспедиции с 2006 по 2009 гг. впервые в заливе Прюдс было выполнено 9 морских гидробиологических разрезов на различных донных ландшафтах.

Предварительные результаты обработки макробентосных проб указывают на относительно высокое биоразнообразие в участках акватории у станции «Прогресс», где обитает более 300 различных видов морского макробентоса. Особенно большое видовое разнообразие отмечено для иглокожих, губок, полихет и асцидий. Несколько видов, собранных в заливе, оказываются, по-видимому, новыми для науки. Получена достоверная картина распределения донных сообществ фьорда Нелла и открытой акватории залива Прюдс. Настоящие исследования показали, что доминирование красных водорослей (*Phyllophora antarctica*) и морских ежей в мелководных участках Антарктики (на глубинах до 20 м) не является повсеместным, а наблюдается, как правило, на мягких и смешанных грунтах. Жесткие грунты имеют иные доминирующие виды, представленные в основном губками, асцидиями и полихетами; здесь очень часто филофора замещается известковыми водорослями (местами площадь покрытия составляет около 80%). Биомасса бентоса в изученных участках на глубинах от 3 до 30 м колеблется от 1600 до 5000 г/м<sup>2</sup>, что характерно для высокопродуктивных областей Мирового океана. Анализ распределения морских бентосных сообществ выявил их слабо выраженную поясность.

В ходе проведенных работ впервые получены следующие результаты:

1. Получены предварительные данные по составу и распределению донных организмов на 9 гидробиологических разрезах в заливе Прюдс на глубинах от 0 до 61 м.
2. Выявлено сравнительно высокое разнообразие донных ландшафтов этого района.
3. Заложены прочные основы для гидробиологического мониторинга, позволяющие в будущем следить за динамикой морских экосистем с целью определения влияния антропогенного загрязнения и климатических флюктуаций на морскую биоту.
4. Выяснено распределение донных осадков на изученных разрезах в фьорде Нелла и в открытой части залива Прюдс до глубины 61 м.
5. Собран материал по фито- и зоопланктону в заливе Прюдс.

## ФАУНА ТЛЕЙ АРКТИЧЕСКИХ И СУБАРКТИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ

А.В. Стекольников

Арктические и субарктические территории характеризуются жесткими климатическими условиями: низкой зимней и летней температурой, коротким летом, возможностью резких изменений погодных условий в течение короткого промежутка времени и др. Однако, несмотря на столь жесткие условия существования и ослабленную кормовую базу (малое число видов и особой потенциальных растений-хозяев), в полярных и приполярных областях Северного полушария обитает около 400 видов тлей.

Фауна тлей различных полярных и приполярных территориях Северного полушария изучена в разной степени. Наиболее подробно исследованы Фенноскандия и Кольский полуостров, в несколько меньшей степени – арктические и субарктические области Северной Америки и острова Атлантического океана, слабо изучена Западная Сибирь и практически отсутствуют данные по Восточной Сибири (за исключением Магаданской области) и Чукотке. Однако даже предварительный анализ показал высокую степень своеобразия фаун на каждой из перечисленных территорий.

Фауна тлей приполярных областей (по крайней мере на территории Европы) во многом сходна с фауной тлей, обитающих в более южных районах, но в значительной степени обеднена. Обеднение связано с сокращением на севере флористического разнообразия и, соответственно, невозможностью продвижения на север видов тлей, связанных с отсутствующими в северной флоре растениями. Еще одна важная причина сокращения числа видов – необходимость адаптации жизненного цикла тлей к короткому летнему периоду. Собственно арктические виды составляют относительно небольшую часть фауны, однако их доля значительно возрастает в очень высоких широтах, где существующие климатические и флористические условия сильно снижают возможность адаптации более южных видов. Заметную роль в фауне тлей арктических и субарктических регионов играет адвентивная компонента. Тли заносятся человеком вместе с культурными растениями, а также вместе с сопутствующими человеку видами синантропной флоры.

Адаптации, возникающие в популяциях тлей, обитающих на северных границах ареалов видов, связаны в первую очередь с изменениями жизненных циклов и пищевой специализации. В процессе приспособления к короткому летнему периоду жизненный цикл вида может сократиться до 3 поколений, или стать двухгодичным с зимовкой в

состоянии личинки или имаго, или стать аналоциклическим в результате утраты обоеполого поколения. Пищевая специализация ряда видов расширяется, в результате чего тли начинают жить и питаться на тех растениях, на которых они редко встречаются в более южных частях своего ареала.

В северных популяциях могут происходить и некоторые морфологические изменения, такие как, например, увеличение числа вторичных ринариев у всех морф *Megoura viciae* Buckton, 1876, что, по-видимому, позволяет тлям быстрее и надежнее находить растение-хозяина.

**КОНЦЕПЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО САДА – ОСНОВА  
УПРАВЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЯМИ ВРЕДНЫХ ВИДОВ И  
ИХ ЕСТЕСТВЕННЫХ ВРАГОВ В АГРОЭКОСИСТЕМЕ  
ЯБЛОНЕВОГО САДА НА СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ  
(ARTHROPODA)**

**Е.С. Сугоняев<sup>1</sup>, Т.Н. Дорошенко<sup>2</sup>, В.А. Яковук<sup>3</sup>,  
И.В. Балахнина<sup>3</sup> и О.С. Шевченко<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

<sup>2</sup>Кубанский государственный аграрный университет

<sup>3</sup>Всероссийский институт биологической защиты растений РАСХН, Краснодар

Цель исследования – выявление причин, определяющих экологическую неустойчивость яблоневых садов на юге России, сопряженную с постоянной угрозой размножения яблонной плодовой тли (*Cydia pomonella*) (ЯП) и плодовых клещей. Нашими наблюдениями в садах Приазовья в 2003–2007 гг. установлено, что вероятной причиной указанной неустойчивости являются общепринятые программы защиты сада, произвольно формируемые из различных по своим экологическим свойствам (или *разновекторных*) соединений: а) экологически малоопасных, селективных препаратов, сохраняющих полезную фауну и б) экологически опасных препаратов широкого спектра действия, токсичных как для вредных, так и для полезных видов. Цель – максимальное истребление членистоногих. В приазовских садах (при увеличении числа обработок *разновекторными* инсектицидами с 6–7 в начале периода до 8 в конце его) поврежденность съёмных плодов ЯП увеличилась с 2.5 до 19% соответственно. Массовое размножение в 2005 г. бурого плодового клеща (*Bryobia redikorzevi*) дополнило картину разрушения садовой агроэкосистемы, делающего ее еще более уязвимой к проявлению вредоносности фитофагов. Это обстоятельство предполагает даль-

нейшее наращивание пестицидного пресса вплоть до потери культурой рентабельности, т.е. пестицидного синдрома. Действительно, в 2008 г. уже при 10 обработках *разновекторными* инсектицидами поврежденность ЯП съёмных плодов достигла 35.4%, а высокая зараженность садов плодовым клещом приняла хронический характер.

В качестве альтернативы первым автором предложен принцип формирования программы экологического управления (ПЭУ) популяциями вредных видов и их естественных врагов только из *равновекторных*, экологически малоопасных селективных препаратов и приёмов, сохраняющих полезную фауну и, как следствие, стабильность садовой агроэкосистемы. Свое выражение он находит в концепции экологического яблоневого сада:

- при формировании ПЭУ приоритетное значение имеют экологические, а не токсикологические свойства препаратов;
- запрещается применение экологически опасных химических пестицидов широкого спектра действия;
- разрешается применение экологически малоопасных селективных препаратов преимущественно биологической природы (биорегуляторов, биоинсектицидов) и приемов, препятствующих размножению фитофагов, повышающих численность и активность зоофагов;
- перечисленные условия и запреты распространяются на фунгициды, стимуляторы роста и удобрения.

Положения концепции тестировались на двух модельных вредных видах – ЯП, наносящей прямой вред, и зеленой яблонной тле (*Aphis pomi*) (ЗЯТ), причиняющей косвенный вред, – в яблоневом саду учхоза «Кубань» Кубанского аграрного университета в окр. Краснодар. Полевые эксперименты – испытания вариантов ПЭУ ЯП, сформированных из биорегуляторов, прерывающих развитие вида–мишени, и биоинсектицидов избирательного действия, проведены в 2007–2009 гг. с регламентом не более 5 обработок за сезон. Численность ЯП, определяемая феромонными ловушками, ежегодно достигала либо превышала экономически допустимый уровень. Тем не менее в указанные годы количество поврежденных ЯП съёмных плодов в саду составило 1.2, 2.5 и 0.3% соответственно при экономическом пороге вредоносности 5%, что доказало самодостаточность программы экологического управления, составленной только из экологически малоопасных биогенных соединений, что ранее исключалось.

Подавление косвенного вредителя (ЗЯТ) осуществлялось путем наложения клеевых колец на штамбы деревьев, предотвращающих их посещение агрессивным муравьем *Formica cinerea*, нападающим на

афидофагов. Вследствие резкого увеличения численности последних колонии ЗЯТ были уничтожены в течение 10 дней.

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы:

1. Программы, составленные из *разновекторных* препаратов (антагонистов), разрушают агроэкосистему, т.е. являются экологически неэффективными, обнаруживающими тенденцию к развитию пестицидного синдрома.

2. Программы, составленные из *равновекторных* препаратов (синергистов), сохраняют стабильность агроэкосистемы, что говорит об их высокой экологической эффективности, и обнаруживают тенденцию к повышению уровня защиты культуры при ограниченном числе обработок.

3. Деятельность естественных врагов представляет собой биологический ресурс, максимально используемый в рамках концепции экологического яблоневого сада.

Работа поддержана грантом РФФИ № 09-04-26547 и администрацией Краснодарского края.

## **СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ТКАНЕЙ МИДИЙ КАК КОРМОВОГО ОБЪЕКТА ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ**

**А.А. Сухотин<sup>1</sup>, К.В. Регель<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

<sup>2</sup>Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан

Мидии являются массовым представителем бентоса верхней сублиторали бореальных и субарктических морей и служат основным кормовым объектом бентоядных птиц, таких как синьга (*Melanitta nigra*), турпан (*Melanitta fusca*), гаги – обыкновенная (*Somateria mollissima*) и гребенушка (*Somateria spectabilis*) – и др. Во время сезонных миграций птицы этих и других видов образуют скопления до десятков тысяч особей на локальных участках акватории, оказывая значительное влияние на бентосные сообщества. Степень воздействия на бентос определяется как пищевыми потребностями птиц, так и трофическими качествами кормовых объектов. В задачи настоящей работы входило исследование сезонных изменений основных биохимических составляющих, а также калорийности тканей мидий рода *Mytilus* в Охотском (*Mytilus trossulus*), Белом морях и в юго-восточной части Баренцева моря (*Mytilus edulis*). Оценено соотношение частей тела мидий, доля мягких тканей и раковины, содержание воды и неорганических веществ, концентрации белков, липидов и гликогена в тканях мидий, а также общая калорийность мидий в разные сезоны года.



Соотношение частей тела (раковины, мягких тканей, мантийной жидкости), а также биохимический состав тела мидий во многом зависят от хода репродуктивного цикла этих моллюсков в конкретной акватории, который связан главным образом с сезонными изменениями температуры воды. Моллюски из Охотского и Баренцева морей отличаются большим содержанием мягких тканей (25–30%), чем беломорские (15–20%), которые превышают остальных по объему мантийной жидкости (40–45%).

Белки составляют 50–60% массы сухих тканей беломорских мидий и до 70% у моллюсков из Охотского моря. Сезонные изменения количества белков в тканях мидий выражены слабо. Некоторое снижение отмечается в начале лета, что, вероятно, связано с нерестом. Главной формой запасных питательных веществ и аккумуляции энергии в теле мидий является гликоген. Содержание гликогена в беломорских мидиях (30–40% массы сухих тканей) значительно выше, чем у мидий из Охотского или Баренцева морей (около 10%). Максимальные значения наблюдаются летом (июль–август) в посленерестовый период, когда в воде достаточно пищи. Осенью, зимой и весной происходит медленное расходование запасов гликогена на фоне низкого содержания пищевых частиц в воде. После созревания гамет и развития фитопланктона количество гликогена в тканях мидий резко повышается – в 2 раза. Содержание липидов варьирует в противофазе содержанию гликогена в тканях. В среднем сухие ткани мидий содержат около 8–12% липидов, большая часть которых представляет собой запасные («энергетические») липиды. В период активного созревания гонад и подготовки к нересту снижение концентрации гликогена сопровождается резким повышением доли липидов (до 14%), что свидетельствует о превращении гликогена в липиды при созревании ооцитов.

На основании материалов Х. Стрем и М.В. Гаврило нами было рассчитано среднее количество и средний размер (13.5 мм) мидий, находящихся в зобах гаг-гребенушек в Баренцевом море. Учитывая содержание и калорийность мягких тканей мидий этого размера показано, что общее энергосодержание пищи составляет 16 ккал. Для потребления такого количества энергии достаточно 170 мидий, живущих в Баренцевом море, около 120 охотоморских и более 300 беломорских моллюсков. Мы предполагаем, что различия в питательной ценности и энергосодержании мидий из разных акваторий могут обуславливать разную степень воздействия мигрирующих птиц на прибрежные поселения этих моллюсков.

Работа поддержана грантом INTAS # 05-100008-8056 и РФФИ № 07-04-10083-к.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ СЕЗОННОГО ПЕРЕНОСА ПЛАНКТОНА В ВЕРТИКАЛЬНО СТРАТИФИЦИРОВАННОМ ВОДОЕМЕ (НА ПРИМЕРЕ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ)

И.М. Примаков<sup>1</sup>, М.К. Клеванная<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

<sup>2</sup> Российский гидрометеорологический университет, Санкт-Петербург

Вопрос о том, чем вызваны вертикальные миграции планктона, до сих пор остается открытым. Целью данной работы явилось изучение одного из возможных механизмов онтогенетических миграций зоопланктона – перемещения организмов при сезонном изменении плотности воды. В качестве модельного водоема было выбрано Белое море, имеющее значительную изменчивость температуры и солености, – параметров, наряду с давлением, определяющих плотность морской воды.

Скорость вертикального перемещения частиц рассчитывали по закону Стокса, оперирующего размером частиц и разностью между плотностями частиц и окружающей их воды. Расчет скоростей частиц с различными удельными плотностями показал, что при размерах менее 1 мм наилучшее совпадение с натурными скоростями вертикальных миграций планктона дает отличие удельной плотности частиц от плотности воды на 0.1–1%. По мнению большинства авторов скорость суточных перемещений организмов мезозoopланктона составляет до 10 м/ч при средних скоростях 1–3 мм/с (Африкова, 1975; Павлова, 1987; Кляшторин, 1984). Такие скорости достаточно хорошо описываются с позиций гидродинамики.

Для моделирования сезонного вертикального распределения зоопланктона были заданы два сообщества с удельными плотностями организмов 99.9% (сообщество № 1) и 100.1% (сообщество № 2) от средней плотности воды. Для расчета плотности воды было использовано международное уравнение состояния морской воды EOS-80 и термогалинные характеристики, полученные на станции Д-1 в 2009 г. с помощью STD-зонда MIDAS 500. Оказалось, что сообщество № 1 на протяжении года держится преимущественно в поверхностных слоях воды, опускаясь до 20–30 м только в летние месяцы. Сообщество № 2, напротив, большую часть времени проводит в придонном горизонте, поднимаясь наверх лишь весной и вновь опускаясь с началом летнего прогрева. Таким образом, распределение модельных организмов сообщества № 1 хорошо согласуется с распределением тепловодных видов, в основном находящихся в верхнем 25-метровом слое (*Acartia longiremis*, *Centropages hamatus*, *Temora longicornis*). Поведение планктеров сообщества № 2

соответствует сезонным вертикальным миграциям холодноводного *Calanus glacialis*, весной поднимающегося в верхние горизонты для откорма и размножения, а летом располагающегося под термоклином.

Для моделирования перемещений зоопланктона в Кандалакшском заливе нами была использована программа «CARDINAL», разработанная д.ф.-м.н. К.А. Клеванным. Программа использует криволинейную систему координат, что особенно удобно при аппроксимации расчетной области в прибрежной зоне, изобилующей заливами, островами и полуостровами (Klevanny et. al., 1992, 1994). Изучаемую акваторию аппроксимировали сеточной областью, имеющей 600×600 узлов, при этом шаг по обеим горизонтальным осям составлял 150–200 м. Помимо термогалинных характеристик, в модели задавался сток рек и приливно-отливные колебания. Анализ полученной картины течений показал, что она хорошо согласуется со схемой поверхностных циркуляций Кандалакшского залива, предложенной А.И. Бабковым на основании анализа распределения температуры, солености и зоопланктона (Бабков, Голиков, 1984; Бабков, Прыгункова, 1985). Перенос планктона рассчитывали с учетом коэффициента горизонтальной турбулентной диффузии, заданного по так называемому «закону четыре третьих», который гласит, что эффективный коэффициент диффузии облака примеси в среде с развитой турбулентностью пропорционален размеру облака в степени 4/3.

Предварительные результаты, полученные при моделировании, дают основание полагать, что наша гидродинамическая модель способна достаточно адекватно описывать перемещения зоопланктеров, различающихся по своим температурным и соленостным предпочтениям.

## **КРИТИЧЕСКАЯ СОЛЕННОСТЬ: СОВРЕМЕННЫЙ ВЗГЛЯД**

**В.В. Хлебович**

Представление о критической солености биологических процессов (Хлебович, 1974, 1989) возникло как синтез экологических и физиологических данных.

Экологами-гидробиологами ранее было показано, что в бесприливных морях с плавным градиентом солености количественные и качественные характеристики фауны меняются не постепенно, а с явственным перегибом в узком соленостном диапазоне около 5–8‰. До этих пределов в сторону моря доходит минимальное количество пресноводных видов, а в сторону пресных вод – минимальное количество морских элементов. Более того, для широко эвригалинных или проходных форм,

пересекающих в своем жизненном цикле эту границу, она оказывается пределом размножения (например, лососевые). Была предпринята попытка связать происходящие в этом диапазоне биологические события с изменением физико-химических условий. Предполагалось, что биологическая граница связана с изменением здесь соотношений ионов. Наиболее четко это проявилось на построенном нами графике (по табличным данным Wittig, 1940 об относительном содержании кальция в природном градиенте солености).

Прекрасное подкрепление пришло недавно. Химики Кубанского государственного университета выполняли работу по анализу взаимодействий разных пар ионов, взятых в разных концентрациях. Эта чисто химическая работа была дополнена анализом зависимостей от величин общей солености морской воды, важнейшей экологической характеристики (V. Burko, I. Sukhno, A. Polushin: Aqua Solution Software – [www.aquasolsoft.com](http://www.aquasolsoft.com)). На построенных по этим программам графиках везде выражен резкий перелом зависимостей при соленостях ниже 10–8‰ и выше 5–8‰. Это подтверждает наше положение, что в экологическом и эволюционном отношении внешняя соленость около 5–8‰ является разделяющей качества и масштабы экологических воздействий.

Одно из них – процесс осадкообразования в экологическом и историческом масштабах. Характер различий органического осадкообразования определяется критическим отношением к солености фауны и флоры, но, кроме того, должны влиять факторы ионных взаимодействий, действующих через флокуляцию. Иными словами, характер осадкообразования по обе стороны критической солености должен быть разным. Отсюда явление «маргинального фильтра» (А.П. Лисицин, 1994) есть частный случай проявления описанного нами ранее явления критической солености. Для экологической стороны критической солености очень удачным оказывается термин О. Кинне (1971) – *хорогалинная зона* (horohaliniticum: horeo (*зреч.*) – разделяю).

Физиологическая сторона критической солености в полной мере стала ясной, когда все формы выражения концентрации ионов внутренней среды стали оценивать, как и внешнюю соленость, в промилле. Выяснилось, что внутренняя соленость ниже 5–8‰ обычно является пределом жизнедеятельности организма и клеток. Соленость внутренней среды выше критической – условие жизнедеятельности организма. Масштабное открытие последнего десятилетия – заключения Ю.В. Наточина (2005, 2007) о том, что основные носители жизни (нуклеиновые кислоты) могут быть нативными и очевидно потому зародились в калиевой среде. Натриевый насос сначала возник для откачки из протоклет-

ки вредного натрия, а затем стал обязательным механизмом транспорта разных веществ через клеточные мембраны. И тогда натриевая среда (основа внутренней и внешней солености) стала обязательной для животных, причем в концентрации не ниже критических значений. Здесь – полная аналогия с эволюционным освоением животными кислорода: от борьбы с ним как ядом до обязательности кислородного дыхания.

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ МОЛОТОЧКОВИДНЫХ  
ПЕНИСОВ ДВУХ ВИДОВ ЗАДНЕЖАБЕРНЫХ МОЛЛЮСКОВ  
СЕМЕЙСТВА PHILINIDAE (ORISTHOBRANCHIA:  
CERHALASPIDEA) И ОБОСНОВАНИЕ НОВОГО РОДА**

**Е.М. Чабан, Е.В. Солдатенко**

Семейство Philinidae Gray, 1850 – одно из наиболее морфологически разнообразных среди Cephalaspidea. Среди других используемых в систематике этой группы признаков морфология головного копулятивного аппарата используется широко, так как представлена значительным конструктивным разнообразием. Однако до сих пор повидовые описания были основаны на результатах изучения материала только под световой оптикой.

Мы сравнили два вида филин. *Philine aperta* (L., 1767) – хорошо изученный, почти модельный для раковинных заднежаберных видов, типовой вид рода *Philine* Ascanius, 1772 (Vayssière, 1880; Guiart, 1901; Bergh, 1908; Pruvot-Fol, 1930; Brown, 1934), и *Philine finmarchica* M. Sars, 1858 – наиболее часто встречающийся в Арктике от Баренцева моря до Восточно-Сибирского и самый крупный здесь вид филин. Его морфология также неплохо изучена (Ev. et Er. Marcus, 1969; Иванов, Полянский, Стрелков, 1985). Сравнимые виды имеют существенные различия в строении стенки гизарда и форме его пластинок, поэтому нахождение обоих видов в составе одного рода неправомерно. В этой ситуации интересно более подробно рассмотреть и сравнить пенисы обоих видов, которые в литературе указаны как молоточковидные с заостренными кончиками (Vayssière, 1880; Guiart, 1901; Bergh, 1908), при этом пенисальная папилла *Philine finmarchica* в одном случае указана как бородавчатая (Ev. et Er. Marcus, 1969), а в другом – как гладкая (Marcus, 1974). Впервые для представителей этого семейства пенисы были изучены с использованием электронного сканирующего микроскопа.

Изучение как гистологических препаратов, так и фотографий, полученных с помощью сканирующего электронного микроскопа, показало

ло, что пенисы обоих видов и головные копулятивные аппараты в целом при внешнем сходстве имеют существенные различия. Пениальная папилла *P. aperta* полностью соответствует опубликованным описаниям (Guiart, 1901; Pruvot-Fol, 1930; Brown, 1934); отверстие семяизвергательного канала закрыто мышечными складками. Пениальная папилла *P. finmarchica* имеет в основании короткого столбика массивный ложкообразный мышечный вырост, а дистальный отросток с вентральной стороны крыловидно расширен, терминально несет узкую складочку, а на дорсальной поверхности в основании головки имеется отверстие канала семяпровода, не закрытое мышечными складками; от терминальной складочки до отверстия семяпровода по часовой стрелке расположены косые узкие продольные складки и маленькие бородавки.

Для *Philine finmarchica* установлен новый род *Praephiline* Chaban, Soldatenko, 2009 со следующим диагнозом: пластинки гизарда палочковидные, равной формы и размера, с уплощенными кончиками и продольным гребнем по наружной стороне; стенка гизарда образована сплошным кольцом мускулатуры внутри и соединительной ткани снаружи; пениальная папилла с гребневидными выростами у дистального отростка и ложковидным выростом в основании; семяизвергательный канал с мощными мышечными стенками, его внутренние каналы разной формы и размера: внутренний в сечении круглый, наружный – полулунный, отверстие семяизвергательного канала в основании головки пениальной папиллы и не закрыто мышечными складками.

К новому роду относим и *Philine thurmni* Marcus & Marcus, 1969, описанный по материалам, собранным у Аргентины.

## **К ПРОБЛЕМЕ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОПУЛЯТИВНОГО АППАРАТА ПЛАНАРИЙ (PLATHELMINTHES: TRICLADIDA) НА ПРИМЕРЕ *DUGESIA TAUROCAUCASICA* LIVANOV, 1951**

**А.Н. Шумеев**

Трудности в систематике планарий, как правило, связаны с наличием небольшого числа таксономически значимых признаков, постоянством их состава и сходным их морфологическим строением у разных видов. При морфологической характеристике таксономических признаков широко используются такие параметры, как форма и размеры, однако необходимо учитывать нестабильность этих параметров у паренхим-

ных животных, не имеющих жесткого скелета. Вариации морфометрических параметров могут маскировать проявление видоспецифичных признаков.

При описании нового крымско-кавказского вида *Dugesia taurocaucasica* Н.А. Ливанов (1951) указывает наличие в копулятивном аппарате дорзо-латерального железо-мышечного органа – аденодактиля, развитого в разной степени [от «небольшого бугорка» (форма «С») до «значительных размеров папиллы» (форма «В»)].

При изучении собственного материала по *D. taurocaucasica* возник вопрос о видовой самостоятельности описанных Н.А. Ливановым форм. Планарии *D. taurocaucasica* были собраны в реках и ручьях Западного Кавказа (как северного, так и южного макросклонов). Форма «С» была обнаружена в р. Пещерная Щель (бассейн р. Псекупс), р. Цице, верховьях р. Курджипс, бассейне среднего течения р. Белая (р. Белая, р. Сибирка, р. Сюг, р. Руфабго, среднее течение р. Курджипс), ручьях северного и северо-западного склонов массива Трю-Ятыргварта (бассейн р. Малая Лаба), реках черноморского побережья на отрезке Туапсе–Дивноморск, в низовьях р. Мзымта (г. Адлер).

Представители формы «В» собраны в верховьях р. Белая, среднем течении р. Мольчепа, верховьях р. Безымянная (северо-западный склон г. Тыбга), левых притоках р. Холодная (бассейн р. Киша), истоках р. Гефо (бассейн р. Киша), верховьях и устье р. Шиша, низовьях р. Киша, верховьях р. Челепсы (бассейн р. Малая Лаба), ручьях бассейна р. Псоу (г. Лысая, хр. Аибга), низовьях рек Лаура и Ачипсе (окрестности корд. Лаура), среднем течении р. Пслух (окрестности корд. Пслух), р. Пелушенок (низовья и среднее течение), в истоках р. Буший (бассейн р. Шахе).

Совместно формы «В» и «С» не обнаружены, хотя, например, в р. Белая в верховьях обитает *D. taurocaucasica* «В», а в среднем течении – *D. taurocaucasica* «С». Распространение представителей формы «В» обычно приурочено к лесному и субальпийскому поясам (от 700 м над ур. м. и выше), тогда как планарии формы «С» встречались в лесном поясе на высоте до 1.5 км над ур. м. (как правило, 0–600 м над ур. м.)

Планарии обеих форм морфологически оказались очень близки. Единственное выявленное отличие – наличие или отсутствие аденодактиля. У представителей формы «С» в основании папиллы пениса дорзально находится небольшой бугорок, отделенный от остальной папиллы неглубокой складкой. У большинства изученных экземпляров этот бугорок слабо дифференцирован и распознается лишь по многочисленным протокам желез, которые открываются на вершине бугорка. У единичных экземпляров бугорок значительно увеличивается и может

по длине достигать  $\frac{1}{2}$  длины папиллы пениса. У всех изученных экземпляров формы «В» имеется массивный аденодактиль, соразмерный с папиллой пениса.

Наличие массивного аденодактиля у формы «В», вероятно, указывает на таксономическую обособленность, что также косвенно подкрепляется разными экологическими предпочтениями. Наличие выраженной папиллы аденодактиля у некоторых представителей формы «С» может объясняться как вариабельностью этого признака, так и деформацией тканей во время фиксации. Вместе с тем такие «переходные» (с выраженной папиллой) аденодактили могут указывать на происхождение «формы В» от «формы С».



## СОДЕРЖАНИЕ

<i>А.Н. Алексеев, И.В. Головлева, А.А. Мовила, Е.В. Дубинина, Г.А. Ефремова, А. Лундквист.</i> Изменение разнообразия патогенов и векторной способности иксодовых клещей как функция загрязнения среды их обитания . . . . .	3
<i>А.Ф. Алимов.</i> Изменения структуры сообществ животных при эвтрофировании и загрязнении водных экосистем . . . . .	5
<i>Е.С. Аракелова, Л.П. Умнова.</i> Влияние моллюсков на продуктивность перифитона . . . . .	6
<i>Н.Г. Бозуцкая.</i> Морфология и классификация карповых рыб (Teleostei: Cypriniformes: Cyprinidae): строение и эволюционные преобразования каналов сейсмочувствительной системы и их значение для таксономических и филогенетических построений . . . . .	8
<i>А.В. Бочков, П.Б. Климов.</i> Кофилогения клещей-накожных (Psoroptidae) и узконосых приматов (Strepsirrhini) или зачем все-таки нужны морфологи . . . . .	9
<i>Л.Л. Войта, Ф.Н. Голенищев.</i> Оценка адекватности использования методов геометрической морфометрии (tps-анализ, прокрустов анализ) при решении таксономических задач . . . . .	11
<i>Е.П. Воронина.</i> Морфологические особенности представителей семейства Scophthalmidae . . . . .	12
<i>О.С. Воскобойникова, Е.А. Чегодаева, М.В. Назаркин.</i> Сравнительная остеология и родственные отношения рыб рода <i>Zoarcetes</i> (Zoarctidae, Perciformes) . . . . .	13
<i>В.Г. Высоцкий.</i> Проблемы оценки численности и продуктивности вальдшнепа ( <i>Scolopax usticola</i> ) в северо-западной части ареала . . . . .	14
<i>Ю.И. Губелин.</i> Структура и функционирование прибрежных альгосценозов эстуария реки Невы . . . . .	16
<i>И.М. Дробышева.</i> Ультроструктурные признаки центриологенеза у турбеллярий (Plathelminthes) и их возможное филогенетическое значение . . . . .	18
<i>О.В. Зайцева, Л.П. Флячинская.</i> Прижизненные и гистохимические исследования формирования функциональных систем у беломорских пелагических личинок немертин и моллюсков . . . . .	19
<i>А.Г. Кирейчук.</i> Историческое развитие и система отряда жесткокрылых (Coleoptera) . . . . .	21

<i>А.Ю. Костыгов, А.О. Фролов.</i> Взаимная поддержка морфологических и молекулярных данных в изучении филогении у трипаносоматид . . . . .	23
<i>В.А. Паевский.</i> Основные черты развития орнитологических исследований за последние 70 лет (1940–2009) в СССР и странах СНГ: анализ авторефератов диссертаций . . . . .	25
<i>Р.Л. Потапов.</i> Происхождение семейства тетеревиных птиц в свете последних данных (1986–2009) . . . . .	26
<i>Б.И. Сиренко, С.Ю. Гагаев, В.Л. Джуринский, Ф.В. Кобеков, В.В. Потин.</i> Донные биоценозы залива Прюдс . . . . .	27
<i>А.В. Стекольников.</i> Фауна гней арктических и субарктических территорий . . . . .	29
<i>Е.С. Сугоняев, Т.Н. Дорошенко, В.А. Яковук, И.В. Балахнина и О.С. Шевченко.</i> Концепция экологического сада – основа управления популяциями вредных видов и их естественных врагов в агроэкосистеме яблоневого сада на северо-западном Кавказе (Arthropoda) . . . . .	30
<i>А.А. Сухотин, К.В. Регель.</i> Сезонные изменения биохимического состава тканей мидий как кормового объекта водоплавающих птиц . . . . .	32
<i>И.М. Примаков, М.К. Клеванная.</i> Моделирование сезонного переноса планктона в вертикально стратифицированном водоеме (на примере Кандалакшского залива Белого моря) . . . . .	34
<i>В.В. Хлебович.</i> Критическая соленость: современный взгляд . . . . .	35
<i>Е.М. Чабан, Е.В. Солдатенко.</i> Сравнительная морфология молоточковидных пенисов двух видов заднежаберных моллюсков семейства Philinidae (Opisthobranchia: Cephalaspidea) и обоснование нового рода . . . . .	37
<i>А.Н. Шумеев.</i> К проблеме внутривидовой изменчивости копулятивного аппарата планарий (Plathelminthes: Tricladida) на примере <i>Dugesia taurocaucasica</i> Livanov, 1951 . . . . .	38

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

---

Подписано в печать 30.03.10. Формат 60×84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Объем 2.56 п. л. Тираж 150 экз.

---

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