

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ**

**Программа ОБН РАН
«Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами»
Программа Президиума РАН
«Научные основы сохранения биоразнообразия России»**

**ОТЧЁТНАЯ
НАУЧНАЯ СЕССИЯ
ПО ИТОГАМ РАБОТ 2005 г.**

ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ



**Санкт-Петербург
2006**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Программа ОБН РАН
«Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами»
Программа Президиума РАН
«Научные основы сохранения биоразнообразия России»

ОТЧЁТНАЯ
НАУЧНАЯ СЕССИЯ
ПО ИТОГАМ РАБОТ 2005 г.

ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ

4–6 апреля 2006 г.

Санкт-Петербург
2006

НОВЫЕ НАХОДКИ МЕЗОЗОЙСКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СИБИРИ

А.О. Аверьянов, А.В. Лопатин*, С.В. Лещинский**

*Палеонтологический институт РАН, Москва;

**Томский государственный университет

Исследование мезозойских млекопитающих является одним из приоритетных направлений в палеонтологии позвоночных, что связано с общебиологической важностью изучения истории становления и ранней дифференциации класса Mammalia. Уже в юрское время среди млекопитающих появились специализированные фоссориальные и полуводные формы. С 1995 г. в России были открыты 7 местонахождений мезозойских млекопитающих, 5 из которых находятся в Сибири. Наиболее древним в Сибири является среднеюрское (батское) местонахождение «Березовский карьер» на юге Красноярского края, приуроченное к верхней части итатской свиты. Здесь обнаружены фрагменты зубных костей и изолированные зубы докодонтов *Itatodon tatarinovi* и *Docodonta indet.*, фрагмент нижней челюсти эупантотерия *Dryolestidae indet.*, а также остатки Mammalia indet. Голотип *I. tatarinovi*, изолированный нижний моляр (ПИН 5087/2) с редуцированным бугорком *c*, является, видимо, последним из коренных зубов (Лопатин, Аверьянов, 2005). Аналогичное строение последнего моляра (*m6*) было характерно для недавно описанного докодонта *Castorocauda* из средней юры Китая (Ji et al., 2006). В новых сборах из Березовского карьера присутствует более передний нижний моляр *I. tatarinovi* (ПМ ТГУ 200/3-BR-7) с нормально развитым бугорком *c*. Уникальной особенностью итатодона является наличие режущего лезвия *a-g* с «карнассиальной» вырезкой и редукция гребня *a-b*, характерного для остальных докодонтов. Явная хищническая специализация коренных зубов итатодона является дополнительным свидетельством широкой экологической радиации юрских млекопитающих.

Древнейшим из меловых местонахождений мезозойских млекопитающих Сибири является Большой Кемчуг 3 (Красноярский край, илекская свита, ?готерив-баррем). Отсюда известны по фрагментарным остаткам амфилестида *Kemchugia magna* и *Amphilestinae indet.*, гобиконодонтиды *Gobiconodon* spp. и Mammalia indet. (Averianov et al., 2005). Местонахождение Могойто в Забайкалье (муртойская свита, баррем-апт) получило широкую известность, благодаря находке одного из древнейших представителей плацентарных млекопитающих – *Murtoilestes abramovi* (Averianov, Skutschas, 2000, 2001).

Самым богатым местонахождением мезозойских млекопитающих в Сибири является Шестаково (Шестаково 1 и 3 в Кемеровской области, илекская свита, апт-альб). В настоящее время в результате промывки больших объемов породы в Шестаково 1 обнаружены десятки фрагментов челюстей и зубы 5-7 видов млекопитающих, в том числе докодонт *Sibirotherium rossicus*, симметродонт *Yermakia domitor*, амфилестид Amphilestidae gen. et sp. nov., гобиконодонтиды *Gobiconodon* spp. и эупантотерий *Kiyatherium cardioidens* (Maschenko, Lopatin, 1998; Машченко и др., 2002; Maschenko et al., 2003; Лопатин и др., 2005). Шестаковский комплекс наземных позвоночных имеет «реликтовый» облик, обусловленный присутствием архаичных «юрских» элементов (цинодонтов-трилодонтид, докодонтов, перамурид, тинодонтид и амфилестид среди млекопитающих) и отсутствием характерных для раннего мела более южных и восточных областей Азии форм (мультиутеркулят, чжанхеотериид, спалакотериид, метатериев и эутериев). Вероятно, это видимое эволюционное «запаздывание» фауны Сибири связано с провинциальными палеозоогеографическими особенностями данной территории, которые еще предстоит оценить.

Работа выполнена при поддержке грантов Президента России МД-255.2003.04, МК-726.2004.04, НШ-1840.2003.4, РФФИ № 04-04-49637, № 04-05-64805, № 04-04-49113 и Фонда содействия отечественной науке.

РЕЗУЛЬТАТЫ АРАЛЬСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ 2005 г.

**Н.В. Аладин, Ф.Т. Миклин*, И.С. Плотников, Д.Д. Пирюлин,
Л.А. Кузнецов**, И.В. Панкратова**, Д.О. Елисеев****

* *Западно-Мичиганский университет, США;*

** *Санкт-Петербургский педагогический университет*

В августе-сентябре 2005 г. при финансовой поддержке National Geographic Society состоялась экспедиция на Аральское море. Были обследованы как сам Арал, так и наземные экосистемы, сформировавшиеся на его высохшем дне. Во время экспедиции было проверено 4 маршрута.

Первый выезд состоялся на бывший остров Барсакельмес, где расположен заповедник. Были выполнены метеорологические, гидрологические, энтомологические, герпетологические, орнитологические и геоботанические наблюдения. Составлены списки обнаруженных видов наземных животных и растений. На обратном пути был измерен ряд гидрологических параметров (соленость, растворенный кислород, электропроводность, температура) Малого Аральского моря в районе новой плотины, в проливе Берга и дельты Сырдарьи. Лазерным дальномером были

измерены ширина и глубина сухого канала между Малым и Большим Аралом, а также ширина Сырдарьи несколько выше дельты.

Второй выезд состоялся на Малый Арал, в район полуострова Тастубек, и на залив Бутакова. В ходе работ проводились метеорологические, гидробиологические, энтомологические наблюдения. Были сделаны некоторые гидрологические измерения: соленость, содержание растворенного кислорода и температура воды.

Третий выезд состоялся на Большой Арал. Был обследован залив Чернышева, а также полоса осушки залива Тще-Бас. На обратном пути, на заливе Шевченко Малого Арала, были выполнены такие же наблюдения, как и в предыдущем выезде.

Четвертый выезд состоялся в дельтовый район Амударьи и на западный берег Большого Арала при технической поддержке Международного фонда спасения Арала и посольства США в Узбекистане. В районе Амударьинской дельты обследовались Междуреченское и Муйнакское водохранилища. Были выполнены наблюдения в районе строящегося водосброса в Акдарью из Междуреченского водохранилища, а также в окрестностях г. Муйнака. По высохшему дну Аджибайского залива экспедиция достигла плато Устюрт и направилась вдоль западного берега Большого Арала на север для сбора гидробиологических проб в районе метеостанции «Актумсык». На обратном пути экспедиция посетила водохранилище Судочье. Были собраны метеорологические и гидрологические данные.

Проведенные исследования показали заметное улучшение экологической обстановки на Малом Аральском море, где благодаря новой капитальной плотине в проливе Берга начался подъем уровня и продолжается снижение солености. В августе-сентябре 2005 г. соленость была от 3 г/л около пролива Берга до 24-27 г/л в заливе Бутакова; средняя соленость, по нашей оценке, составила 12-15 г/л. Биоразнообразие Малого Арала несколько возросло за счет прихода из низовий Сырдарьи сазана, белого амура и судака. В Большом Арале позитивных изменений не отмечено, хотя падение уровня и осолонение несколько замедлились. За последние 2 года уровень снизился лишь на 0.5 м, а соленость осталась на уровне 70-80 г/л на западе и выше 100 г/л на востоке. Нам удалось обнаружить только несколько видов свободноживущих галофильных беспозвоночных, из которых доминирует *Artemia*. Замедление роста солености пока не позволяет этому рачку достичь численности, нужной для промышленной заготовки его цист, и международная компания INVE-AQUACULTURE временно приостановила работы по подготовке к их добыче в заливе Чернышева.

МОРФОМЕТРИЯ ОЗЕР, КОЛИЧЕСТВО ВИДОВ И БИОМАССА ГИДРОБИОНТОВ

А.Ф. Алимов

Исследования видового разнообразия, его формирование и связи с условиями обитания организмов представляются необходимыми, особенно с учетом нарастающей угрозы его потери. Один из важнейших вопросов, стоящих перед исследователями, – сколько видов может обитать на определенной территории?

В работе были рассмотрены сведения по числу видов и биомассы фитопланктона, зоопланктона, зообентоса и рыб в озерах. В основном были рассмотрены озера северо-запада европейской части России: Ладожское, Онежское, озера их бассейнов, озера Карелии, Ленинградской области. Использованы материалы по белорусским озерам, сведения по некоторым озерам Канады, Японии, Норвегии, Франции, Австрии, Польши, Дании, Африки и Северной Америки. Были проанализированы сведения по озерам разного географического положения (от арктических до тропических), размера (площадь зеркала от $1 \cdot 10^{-3}$ до $436 \cdot 10^3 \text{ км}^2$) и трофического статуса (от ультраолиготрофных до высокоэвтрофных). Всего были рассмотрены материалы для 150 озер.

Количество видов в пределах экосистем конкретных водоемов определяется различными факторами, в том числе и историей формирования фауны. Вместе с тем по отношению к каждой экосистеме важнейшие факторы, которые могут определять возможное количество видов, входящих в ее состав, – это территория или обитаемое пространство и трофические условия. Первый фактор может быть оценен площадью или объемом водоема, второй – величиной его первичной продукции.

Морфометрические особенности водоемов существенно влияют на количество организмов в них, их биомассу и продукцию. Большое значение для озер имеют их площадь (S), средняя (h) и максимальная (h_{\max}) глубины. В качестве одной из морфологических характеристик может быть использовано предложенное Г.Ю. Верещагиным понятие емкости озера ($E = h/h_{\max}$). Чем выше емкость озера, тем меньше толщина гипolimниона и больше доля литорали.

В озерных экосистемах количество видов (n) в планктоне, бентосе и ихтиоценозах, независимо от типа водоемов, их географического положения и трофического статуса, возрастает с увеличением площади зеркала озер ($S, \text{ км}^2$): $n = aS^b$.

Для некоторых озер, различавшихся по площади (от 0.24 – оз. Зеленецкое, до 32×10^3 – оз. Титикака и $31.5 \times 10^3 \text{ км}^2$ – оз. Байкал), было возможно определить общее число видов растений и животных, что позволило количественно выразить зависимость общего числа видов от

площади озер, которая также описывалась степенным уравнением. Количество видов, приходящееся на единицу площади, находится в обратной зависимости от их площади: $n/S = aS^{b-1}$. Как и следовало ожидать, на единицу площади приходится наибольшее количество видов водорослей планктона, наименьшее – рыб. Большие по размерам водоемы оказываются как бы менее насыщенными видами по сравнению с меньшими водоемами. Это позволяет предполагать, что именно первые более удобны для инвазии новых видов. Показательно, что количество видов-интродуцентов в Великих Североамериканских озерах увеличивается с возрастом их площади.

Количество видов растений и животных в озерах с одинаковой емкостью различается значительно. Эти различия, несомненно, связаны с одновременным воздействием самых разных факторов среды; влияние подавляющего большинства из них просто не изучается, хотя в этом есть настоятельная необходимость. Связь числа видов с емкостью озер более точно можно быть представить некоторой куполообразной кривой, огибающей максимальные значения числа видов в озерах с одинаковыми величинами E . Из уравнений, описывающих такие куполообразные кривые, приравняв первую их производную нулю (рассчитав точку максимума кривой), получаем, что наибольшее число видов фитопланктона, зоопланктона, зообентоса и рыб отмечено в озерах с емкостью около 0.4. В водоемах с большими или меньшими значениями емкости число видов снижается. Вероятно, в озерах с такими морфометрическими особенностями создаются условия, обеспечивающие развитие многообразия экологических ниш.

К ЭКОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ДОННЫХ ПОЛИХЕТ В ВЫСОКОШИРОТНЫХ АРКТИЧЕСКИХ МОРЯХ

Г.Н. Бужинская

Изучение экологии размножения донных беспозвоночных высоких широт Арктики (в том числе полихет) было впервые предпринято Г. Торсоном в 30-х годах XX века. В результате круглогодичных исследований планктона фьордов Восточной Гренландии им были найдены личинки лишь 3 видов полихет (из 73 обитающих там донных видов) (Thorson, 1936). Он предположил, что бореально-арктические виды полихет, имеющие планктонную личинку в умеренных водах, в высоких широтах переходят к прямому развитию и даже живорождению. Г. Торсон отрицал возможность лецитотрофного личиночного развития в планктоне высоких широт и считал, что лишь менее 5% донных беспозвоночных высоких широт имеют планктотрофную личинку с длительной жизнью в

планктоне (Thorson, 1950). Впоследствии однако в высокой Арктике были найдены лецитотрофные пелагические и придонные (демерсальные) личинки других донных беспозвоночных. В то же время допускалась возможность широкого распространения (особенно у полихет) различных типов личиночного развития у разных популяций одного и того же вида (Милейковский, 1976, обзор).

В течение многих лет фактические данные по экологии размножения полихет высоких широт Арктики были крайне скудны, хотя личинок полихет отмечали в поверхностном планктоне при температуре ниже или около 0° и подо льдом как в арктических, так и в бореальных водах (Численко, 1972; Вышкварцев и др., 1979; Smidt, 1979 и др.). Сведения о размерах зрелых яиц 21 вида полихет и находках эпитокных особей в районах Земли Франца Иосифа и Новосибирского мелководья приведены В. Аверинцевым (1977, 1989, 1990). По этим сведениям можно предположить, что, по крайней мере, 6 видов развиваются с помощью планктонной личинки.

Изучая меропланктон одного из фьордов Северной Гренландии, О. Андерсен обнаружил личинки 19 видов донных полихет, что было удивительно много по сравнению с результатами, полученными Г. Торсоном (Andersen, 1984).

Многочисленны новые данные по размножению и личиночному развитию 16 видов донных полихет мелководья Карского и Восточно-Сибирского морей. На основании собственных и предшествующих исследований можно на текущий момент сказать следующее:

1. По меньшей мере около 20% видов полихет мелководья высокоширотных арктических морей имеют планктонную личинку.
2. В высоких широтах Арктики полихеты могут иметь как планктотрофное, так и лецитотрофное личиночное развитие.
3. Пелагическое личиночное развитие встречается как среди арктических видов, так и среди бореально-арктических, которые составляют не менее 85% фауны мелководий.
4. Не обнаружено заметных различий между личиночным развитием в популяциях бореально-арктических видов в умеренных и арктических водах. Потеря свободноплавающей личинки при неблагоприятных условиях возможна в семействе Spionidae, у некоторых видов которого наблюдается адельфофагия.
5. Сезонная вспышка развития личинок полихет может быть связана не столько с повышением температуры, сколько с усилением освещенности и развитием фитопланктона.
6. Личиночный планктон сибирских морей возможно богаче, чем это представлено по результатам наших экспедиций, если учесть недостаточное количество собранных проб и слишком крупный размер ячеи сита для улавливания мелких личинок.

ЭКЗОГЕННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ АВТОГЕНИИ У КОМАРОВ

Е.Б. Виноградова, С.Г. Карпова

Облигатное кровососание и созревание яиц за счет переваривания крови – характерная особенность комаров сем. Culicidae. Способность откладывать первую порцию яиц без кровососания, названная *автогенией*, впервые обнаружена у *Culex pipiens* (Roubaud, 1929). Впоследствии этот термин стал широко применяться не только для кровососущих, но и для других групп насекомых, у которых развитие яиц происходит без белкового питания самки. Сейчас насчитывается около 50 автогенных видов (из более чем 2000 видов комаров).

Автогения регулируется эндогенными (генетическим и нейрогормональным) и экзогенными факторами. Она генетически детерминирована и при скрещивании наследуется как доминантный (*Culex tarsalis*) или частично доминантный (*Culex pipiens*) признак. Гормональный контроль вителлогенеза у комаров сложен, причем у неавтогенных видов пусковым механизмом этого процесса служит прием крови, а у автогенных гонадотропный гормон выделяется автоматически, сразу после выхода самки из куколки. Однако проявление (экспрессия) автогении наблюдается не у всех генетически автогенных самок, что обусловлено воздействием ряда внешних факторов. Действительно, в природных популяциях автогенных комаров доля автогенных особей варьирует в широких пределах. Полевые и экспериментальные наблюдения показывают, что экспрессия автогении регулируется количеством и качеством личиночного питания, углеводным питанием имаго, температурными и фотопериодическими условиями и осеменением; при этом сравнительная эффективность отдельных факторов может различаться у видов и даже популяций комаров. Достаточное личиночное питание обычно способствует увеличению размеров тела имаго, доли автогенных самок и плодовитости, а ухудшение питания и голодание вызывает противоположный эффект. Способность личинок автогенных видов накапливать большое количество питательных веществ, видимо, закреплена генетически. Значение углеводного питания неоднозначно, но далеко не у всех видов оно положительно влияет на экспрессию автогении.

Наши эксперименты с автогенной формой комаров *Culex pipiens pipiens* выявили ведущую роль температуры в контроле автогении, плодовитости и размера особей, тогда как эффект фотопериода зависел от уровня температуры. Предполагается, что эти факторы влияют через регуляцию размера тела имаго. Обсуждаются фототермические реакции других видов.

ФЕНОМЕН ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕТАЦЕРКАРИЙ У ГИМНОФАЛЛИДНЫХ ТРЕМАТОД И ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ

К.В. Галактионов

Семейство Gymnophallidae объединяет небольшую группу кишечных паразитов птиц морского прибрежного комплекса. Среди них известна группа видов, для которых описаны партеногенетические метацеркарии (ПМ) в промежуточных хозяевах – моллюсках. Вопрос о природе жизненных циклов таких гимнофаллид оставался дискуссионным, пока нам не удалось расшифровать жизненный цикл одного из их представителей (*Parvatrema margaritense*). Оказалось, что жизненный цикл проходит по 3-хозяинной схеме и включает развитие двух поколений ПМ во втором промежуточном хозяине. Светооптические и электронно-микроскопические исследования позволили установить, что зрелые ПМ по особенностям своей морфологии и характеру размножения напоминают редий. Отличие состоит в отсутствии у ПМ герминальной массы. Клетки недифференцированного полового зачатка, имеющегося у церкарий, пролиферируют, специализируются как генеративные и дают начало особям следующего поколения. Мы усматриваем в этом подтверждение взглядов (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003), согласно которым к паразитированию в моллюске переходили не личиночные, а половозрелые прототрематоды. При этом структурной основой для формирования герминальной массы редий и спороцист послужил яичник (гермарий) прототрематод, с которым она сохраняет некоторые черты сходства.

В ходе исследований гимнофаллид с ПМ удалось проследить отчетливый эволюционный ряд колонизации второго промежуточного хозяина. ПМ *P. margaritense* и *Cercaria falsicingulae I* паразитируют в экстрапаллиальной полости моллюсков, питаясь отмершим эпителием. По сути дела они – комменсалы. ПМ *Cercaria quadriramus* демонстрируют следующий шаг: они паразитируют только в семяпроводах самцов литоральных моллюсков *Littorina* spp., куда проникают через половое отверстие. Наконец, *Parvatrema homoeotectum* проникает в моллюска-хозяина тоже через гонодукты, но затем прорывает их и распространяется по лакунам гемоцеля. Подобный переход от комменсализма к тканевому паразитизму иллюстрирует возможную последовательность освоения первых промежуточных хозяев на ранних этапах эволюции прототрематод.

Особого внимания заслуживает вид *Cercaria falsicingulae I*, обнаруженный нами в моллюсках *Falsicingula* spp. на побережье Сахалина и Кунашира. ПМ этого вида производят не инвазионных для окончательного хозяина метацеркарий, а церкарий, которые выходят во внешнюю среду, проникают в других моллюсков того же вида и развиваются в ПМ.

Последние также продуцируют церкарий. Возможно, перестройка продукции ПМ *C. falsicingulae* I с церкарий на инвазионных для окончательного хозяина метацеркарий сезонно обусловлена. Однако оказывается, что внутри жизненного цикла *C. falsicingulae* I часть «церкария – партеногенетическая метацеркария – церкария» обладает известной автономией. Ее можно рассматривать как подцикл. Гипотетически этот подцикл может самостоятельно реализоваться в популяциях фальсицингуль. Развивая эту мысль дальше, можно представить, что на базе такого подцикла может сформироваться вид с простым жизненным циклом. В нем фальсицингуля будет играть роль единственного хозяина, в котором осуществляется развитие половой (партеногенетической) особи, а трансмиссия будет осуществляться за счет выходящей во внешнюю среду церкарии. Это заставляет задуматься о пределах усложнения жизненных циклов без потери ими стабильности, и о возможности видообразования на основе обретения полной автономии частью сложного жизненного цикла. В этой связи можно вспомнить и о других подобных примерах (*Toxoplasma*, Мухозоа, *Nosema*).

Работа поддержана РФФИ (проект № 04-04-49439).

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ БИОРАЗНООБРАЗИЕМ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕМ ЭКОСИСТЕМ НА ПРИМЕРЕ СОЛЕННЫХ ОЗЕР

**С.М. Голубков, Е.В. Балущкина, М.С. Голубков,
Л.Ф. Литвинчук, Ю.И. Губелит**

Понимание последствий изменения биологического разнообразия (исчезновения видов или вселения видов-вселенцев) для функционирования экологических систем становится все более необходимым ввиду усиливающегося антропогенного давления на природные экосистемы (Vitousek et al., 1997). Между тем доказательства существования количественной зависимости между продуктивностью экологических систем и их биоразнообразием основываются в основном на экспериментах с наземными экосистемами (Gessner et., 2004). К недостаткам такого рода экспериментов относится их сравнительная кратковременность; кроме того, изменения видового богатства индуцируются только на уровне продуцентов. Как показало изучение соленых озер Крыма, проведенное в 2004-2005 гг. при поддержке INTAS (проект № 03-51-6541) и гранта президента России НШ-5577.2006.4, экосистемы поли- и гипергалинных озер, благодаря своему значительному β -разнообразию (различиям по видовому богатству в градиенте солености), высокой изменчивости и

упрощенной трофической структуре, представляют удобный объект для таких исследований.

Видовое богатство зоопланктона и макрозообентоса в озерах с соленостью от 24 до 340‰ сильно зависело от солености воды, тогда как количество видов фитопланктона было почти не связано с соленостью. Это подтверждает закономерность о более быстром обеднении видового состава высших трофических уровней по сравнению с низкими трофическими уровнями при воздействии жестких факторов внешней среды, которая была получена ранее при изучении влияния ацидофикации на видовое богатство пресноводных экосистем (Petchey et al., 2004).

В отличие от зоопланктона численность и биомасса зообентоса оказались отрицательно связаны с соленостью воды. Донные пищевые цепи доминировали в озерах с соленостью 24-60‰. Наиболее широко распространенными и продуктивными представителями макробентоса в открытой зоне озер были личинки хирономид *Baeotendipes tauricus*. Дальнейшее повышение солености до 100‰ приводило к постепенному уменьшению роли донной и увеличению роли планктонной пастбищной пищевой цепи. При соленостях свыше 100‰ макробентос в открытых водах озер отсутствовал. Частичное разрушение песчаной косы, отделяющей оз. Бакальское от Черного моря, привело к обогащению состава зоопланктона и зообентоса морскими видами. При этом биомасса доминирующей в зоопланктоне озера копеподы *Acartia tonsa* резко снизилась из-за проникновения в озеро хищного макрозоопланктона: медуз мнемипсиса и корнерота.

Напротив, продуктивность зообентоса резко возросла за счет развития популяций полихет *Hediste diversicola* и *Polydora ciliata*. Продуктивность фитопланктона в исследованных озерах была положительно связана с его видовым богатством. Это может объясняться затратами на накопление осмолитов (глицерола), используемых доминировавшими при высоких соленостях зелеными водорослями *Dunaliella salina* и *Chlamydomonas angulosa* для выравнивания осмотического давления в тканях с окружающей средой.

Другая вероятная причина снижения продуктивности фитопланктона при высоких соленостях воды связана с трофическими взаимодействиями в планктоне: значительным прессом (top-down effect) планктонного фильтра *Artemia salina*. При высокой плотности артемии количество потребляемой ею пищи превышало первичную продукцию планктона. В целом первичная продукция планктона оказалась положительно связана с видовым богатством зоопланктона и зообентоса. Повышение продуктивности фитопланктона с увеличением его видового богатства также связано с большей эффективностью использования ресурсов среды более разнообразным сообществом водорослей.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ОЗЕР КРЫМА

М.С. Голубков, Ю.И. Губелит, С.М. Голубков, Л.П. Умнова

Соленые озера широко распространены по всему миру, начиная от экваториальных пустынных областей и заканчивая Антарктидой. Данные водоемы часто характеризуются высокой продуктивностью и играют заметную роль в круговороте углерода в биосфере.

Мелководные соленые озера являются типичными водоемами степного Крыма. По генезису они могут быть разделены на две группы: континентальные и прибрежные. Континентальные соленые озера предположительно образовались в кратерах потухших грязевых вулканов. Прибрежные соленые озера образовались путем отшнуровывания морских лагун. В течение четырех экспедиций в августе 2004 г. и в апреле, августе и декабре 2005 г. были исследованы шесть соленых озер Крымского полуострова. Пять озер находятся в восточной части Крымского полуострова и одно – в северо-западной части. В ходе данных экспедиций была определена величина первичной продукции фитопланктона и фитобентоса, концентрация хлорофилла «а», концентрация общего фосфора, а также концентрация общей взвеси и взвешенных органических частиц. Определялся видовой состав, численность и биомасса фитопланктона.

Соленость исследованных озер варьировала в широких пределах – от 24 до 340‰. Все они имели небольшую глубину (от 0.15 до 1.45 м). Из-за столь малой глубины донные отложения озер подвержены сильной ветровой ресуспензии, вследствие чего концентрация взвешенных частиц в воде континентальных озер достигала очень высоких величин (7326 г/м³), а в прибрежных – 891 г/м³. При этом доля органического вещества «в» от общей массы взвешенных частиц составляла всего от 5 до 20%. Для исследованных водоемов была характерна очень высокая концентрация общего фосфора (до 5626 мг/м³). По концентрации хлорофилла «а» и уровню первичной продукции эти водоемы относятся к эвтрофному и гиперэвтрофному типам.

Проведенные исследования показали, что континентальные соленые озера имеют более высокий уровень первичной продукции, чем прибрежные. Сообщества фитопланктона данных озер имеют относительно бедный видовой состав (от 4 до 11 видов). По численности в сообществе фитопланктона практически во всех озерах доминировали сине-зеленые водоросли *Microcystis salina*, тогда как по биомассе в наиболее соленых озерах Кояшском (235-340‰) и Марфовском (131-260‰) доминировали зеленые водоросли, в умеренно соленых континентальных озерах Киркояшском (35-37.5‰) и Шимаханском (55-61‰) – динофитовые и диатомовые. В оз. Бакальском, которое за период наблюдений из прибрежного озера трансформировалось в лагуну, по биомассе доминировали крипто-

фитовые водоросли. В оз. Тобечикском в 2005 г. наблюдалось массовое развитие нитчатых водорослей *Cladophora* sp., биомасса которых летом в среднем составляла 396 г/м². Это привело к уменьшению ресуспензии донных отложений и к увеличению прозрачности воды. При этом первичная продукция фитопланктона сильно упала по сравнению с августом 2004 г., когда развития *Cladophora* sp. не наблюдалось. Такой эффект угнетения развития фитопланктона при развитии *Cladophora* sp. уже отмечался ранее в экосистемах пресных мелководных озер (Sheffer, 1998). В наиболее соленом оз. Кояшском первичная продукция фитопланктона отрицательно коррелировала с биомассой единственного представителя мезозoopланктона – *Artemia salina*. Сходное влияние зоопланктона на фитопланктон наблюдалось в испанских гиперсоленых озерах (Alcorgo et al., 2001).

Проведенные исследования показали, что для соленых мелководных озер характерны сильные межгодовые и межсезонные колебания всех исследованных показателей. Экосистемы этих водоемов быстро реагируют на изменения окружающих условий.

Работа поддержана программой INTAS (проект № 03-51-6541) и грантом президента России НШ-5577.2006.4.

ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ В БИПОЛЯРНЫХ СЕМЕЙСТВАХ МШАНОК (BUGULIDAE И SABEREIDAE, НАДСЕМЕЙСТВО BUGULOIDEA)

В.И. Гонгарь

Вопросы, связанные с биполярным распространением видов, всегда рассматривались в связи с историей фауны и гидрологическими условиями её существования. Существуют различные точки зрения на возможности возникновения такого распространения, однако Л.С. Берг (1953) вполне справедливо утверждал, что сам термин *биполярное распространение* должен применяться не к собственно арктическим и антарктическим видам и группам видов, а к группам видов, свойственным умеренным широтам, бореальным и нотальным подобластям (в современном биогеографическом понимании широтно-климатической зональности). В этой связи следует упомянуть, что Л.С. Берг писал также о том, что биполярным распространением характеризуются таксоны более высокого уровня, чем вид, а именно: роды и семейства, хотя встречаются в небольшом числе и биполярно распространенные виды.

Мшанки как животные, преимущественно облигатно связанные с субстратом и имеющие сравнительно недолго живущую планктонную личинку, а также обладающие длительной и достаточно хорошо изученной

геологической летописью, могут послужить «тroyанским конем» в решении этого вопроса. Короткая жизнь планктонной личинки, с одной стороны, может свидетельствовать о небольшом ареале обитания (Гонтарь, 2004); с другой стороны, возможен пассивный перенос течениями этой личинки на значительные расстояния (Gontar, Naumov, 1994).

Сравнительно молодое надсемейство *Buguloidea* Gray, 1848, имеющее в своем составе 7 семейств, имеет наибольшее число видов в 2 семействах – *Bugulidae* Gray, 1848 и *Candidae* d'Orbigny. Представители этих семейств имеют вертикальные колонии, распространены в арктических и антарктических водах. Вертикальные колонии возникли в эволюции мшанок позднее обрастающих (см. Гонтарь, 1995, 1997), поэтому весьма вероятно, что их биполярное распространение отражает последнюю картину такого распределения, т.е. можно с определенной долей уверенности отбросить предположение о реинвазии древних форм, которая могла бы (как это имеет место, например, с некоторыми представителями рыб (Андрияшев, 1953, 1988)) вызвать неверные выводы. С другой стороны, положение о том (принцип Тейлора, цит. по Андрияшеву, 1988), что анцестральные формы сохраняются на периферии ареала, так как вытесняются более прогрессивными филогенетическими группами, в этом случае вряд ли справедливо, что само по себе свидетельствует о различных путях развития и формирования фауны. В антарктических водах встречены 43 вида этих семейств из 11 родов, из последних 4 – биполярного распространения, а в арктических – 35 (включая 7 подвидов и 1 форму) из 11 родов, из них 4 – те же самые биполярного распространения. Интересно отметить, что эти 4 рода в арктических водах встречены максимум до глубин 800 м, а в антарктических – максимум до глубин 650 м, однако более типично они распространены до глубин 400 м в обоих регионах. Строго говоря, их можно отнести лишь к относительно глубоководным формам.

Принимая во внимание сравнительно лучшую изученность арктической фауны мшанок, можно заключить, что видовое разнообразие антарктических мшанок преобладает. Также нужно принять во внимание значительное преобладание вертикально растущих колоний мшанок по сравнению с обрастающими в антарктических водах (Гонтарь, 2003) в условиях переуглубленного антарктического шельфа (псевдобатиналь). Следует упомянуть также, что молодые глубинные впадины – псевдоабиссаль (Андрияшев, 1953), такие, как в Северном Ледовитом океане, заселены местной, в большей или меньшей степени видоизмененной фауной континентальной ступени.

Возможные пути эволюции этих семейств и биполярных родов можно связать с моделью глобальной океанической циркуляции, существующей в настоящее время, однако следует учитывать недостаточную изученность глубоководной фауны, что не отменяет влияние этой циркуляции.

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООБЕНТОСА И ВЕРТИКАЛЬНЫЙ
ПОТОК ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В БАРЕНЦЕВОМ
МОРЕ (ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕДИЦИИ
В АВГУСТЕ 2003 г. НА НИС «ИВАН ПЕТРОВ»)**

С.Г. Денисенко, С. Кохране*, К. Эмблунд*, М. Кэрролл*, С. Дален*

**Акваплан-нива АС, Тромсе, Норвегия*

В августе 2003 г. в рамках проекта «BASICC» (*Benthic communities at the Barents Sea ice edge in a changing climate*), финансировавшегося Норвежским советом исследований, сотрудники лаборатории морских исследований ЗИН РАН участвовали в международной экспедиции на НИС «Иван Петров» в Баренцево море. В северной и центральной частях моря было выполнено 47 комплексных станций. Судовые работы включали в себя отбор количественных проб зообентоса в пятикратной повторности, проб зоо- и фитопланктона, донных осадков. Одновременно выполняли вертикальное CTD-профилирование температуры, солености, концентрации растворенного кислорода и флуоресценции хлорофилла в водном столбе. Лабораторную обработку фаунистического материала осуществляли по стандартной методике для количественных проб морского планктона и зообентоса. Для донных осадков определяли гранулометрический состав, содержание органического углерода, хлорофилла и феофитина.

Материалы выполненных исследований позволяют заключить, что пространственное распределение биомассы зообентоса в 2003 г. было сходным с таковым в 20-е и 60-е годы прошлого столетия. Максимумы содержания фитопигментов в осадках совпадали с максимумами биомассы (но не полностью) и были частично сдвинуты в восточно-северо-восточном направлении. Однако, как и предполагалось ранее (Денисенко, 2001), они вполне удовлетворительно совмещались с положением изолиний среднегодовой продолжительности ледяного покрова 20% сплоченности и местоположением стационарных полыней. Вертикальные максимумы флуоресценции хлорофилла и концентрации растворенного кислорода хорошо коррелировали друг с другом ($R^2 = 0.60$) и свидетельствовали о том, что наиболее интенсивная фотосинтетическая активность фитопланктона на большей части обследованной акватории имела место под слоем пикноклина и не лимитировалась концентрацией биогенов.

Зарегистрированное по результатам экспедиции пространственное распределение биомассы зообентоса и концентрации фитопигментов в донных осадках подтверждает ранее высказанную гипотезу (Денисенко, 2001) об определяющей роли кромки сезонного льда для количественного развития зообентоса в открытых районах арктических морей. Выявленные особенности в распределении зообентоса могут быть обусловлены только большими величинами первичной продукции планктона и интенсивным вертикальным потоком органического вещества на дно.

**ФИЛОГЕНИЯ ЦИКАДОВЫХ ПОДСЕМЕЙСТВА ORGERIINAE
(НОМОРТЕРА, DICTYOPHARIDAE)
ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ, КАРИОЛОГИЧЕСКИМ
И МОЛЕКУЛЯРНЫМ ДАННЫМ**

А.Ф. Емельянов, В.Г. Кузнецова, К. Ноккала*, С. Ноккала*

**Финский университет, г. Турку*

Сем. Dictyopharidae разделяется на 2 подсемейства: в номинативное входят большей частью крылатые более мезофильные формы, а в подсем. Orgeriinae – резко короткокрылые ксерофильные вплоть до гиперксерофилов пустынь. В современно признанном объеме подсем. Orgeriinae ограничено аридными и субаридными регионами Голарктики; оно интересно тем, что демонстрирует многоэтапное приспособление к все более аридным условиям. Подсемейство содержит 185 видов из 35 родов триб Ranissini (7 родов, 43 вида), Colobocini (1 род, 1 вид), Almanini (20 родов, 104 вида) и Orgeriini (10 родов, 37 видов); первые три трибы – палеарктические, четвертая – неарктическая. Состав и распространение группы изучены достаточно хорошо, пробелы возможны у южной границы распространения. Емельянов проревизовал систему подсемейства (1969) и предложил филогенетическую схему (1980). Кузнецова (1985 и новые неопубл. данные) изучила кариотипы и морфологию внутренних частей репродуктивной системы у Dictyopharinae, а также у Ranissini, Almanini и Orgeriini.

Кариологический анализ показал, что две трибы (Ranissini и Almanini) имеют свои чрезвычайно единообразные кариотипы, отличные друг от друга и от Dictyopharinae и выстраивающиеся в ряд, характеризуемый последовательными слияниями: Dictyopharinae (Dictyopharini, Orthopagini) 28 XO, Ranissini 26 XO, Almanini 24 XY. Параллельно с кариотипическими преобразованиями происходит олигомеризация числа семенных фолликулов – от 6 у Dictyopharinae и Ranissini до 4 у Almanini. У Orgeriini кариотип и устройство семенников оказались такими же, как у Ranissini. Одновременно сходные признаки выявлены у *Capocles socrates* Fenn. из южноафриканской трибы Capocleini, принадлежность которой к Orgeriinae слабо обоснована (Емельянов, 1980). К. и С. Ноккала провели молекулярный анализ филогении тех же проб Ranissini и Almanini на основе отрезка 16S rDNA (неопубл. данные). Таким образом, появилась возможность многостороннего сопоставления данных. Молекулярные данные по Orgeriini еще не получены, поэтому комплексный анализ в более полной форме в настоящее время возможен только для триб Ranissini и Almanini. Нет материала, и перспективы получения неясны по монотипной североафриканской трибе Colobocini (Тунис, Алжир), занимающей ключевое положение в кладограмме триб по морфологическим данным.

По молекулярным данным в трибе Ranissini обнаружилось несколько частных несовпадений с морфологической кладограммой, которые показывают, по-видимому, несовершенство морфологической схемы и необходимость ее доработки. Молекулярные данные также показали с несомненностью самостоятельность рода *Schizorgerius* и ошибочность его отнесения к роду *Ranissus* в качестве подрода. Естественность других родов, где было изучено более одного вида, подтверждена. Молекулярные данные по трибе Almanini полностью совпали с морфологическими данными. К сожалению, наименее выясненная морфологически средиземноморская ветвь Almanini пока обеспечена молекулярными данными очень неполно.

По морфологическим данным триба Ranissini является парафилетической в хенниговском смысле, а род *Sphenocratus* – сестринской группой для трех высших триб. Схема, полученная из молекулярных данных, однако рисует трибы Ranissini и Almanini как сестринские. Это – наиболее резкое расхождение двух схем. Несогласие морфологической и молекулярной кладограмм на видовом уровне наблюдается в монофилетической ветви *Ranissus* – *Parorgerius*, где из 12 видов молекулярно проанализированы 5, относящиеся ко всем 3 субъединицам (в роде *Ranissus* – 2 подрода). Молекулярные данные неожиданно и противоестественно соединили вид монотипного рода *Parorgerius* с одним из видов подрода *Ranissus* s.str. (*R. edirneus* Dlab.), оторвав его от других видов подрода, т.е. они свидетельствуют о полифилетичности последнего, с чем трудно согласиться.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ УЛЬТРАСТРУКТУРНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕЙРОНО- И ЭНДОКРИНОПОДОБНЫХ КЛЕТОК В ЭПИТЕЛИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА ГАСТРОПОД

О.В. Зайцева, С.А. Филимонова

Недостаточная изученность структурно-функциональной организации и происхождения интраэпителиальной составляющей регуляторной системы пищеварительного тракта животных и человека побудила обратиться к исследованию нервных и эндокринных клеток гастродермиса брюхоногих моллюсков. Принято считать, что у высших животных (позвоночных и насекомых) в составе эпителиального пласта пищеварительного тракта нет нервных клеток. В эпителии располагаются только эндокриноциты, а тела нервных клеток сосредоточены преимущественно в толще мышечной и слизистой оболочек тракта. Вместе с тем все больше появляется фактов, свидетельствующих о присутствии (наряду с эндокринными) нейроноподобных клеток в гастродермисе у разных по уровню общей организации и филогенетическому происхождению животных. Такие клетки выявлены с помощью окраски метиленовым синим

и импрегнации серебром у низших позвоночных и ряда беспозвоночных животных – рыб, аннелид, иглокожих, пластинчатожаберных моллюсков, приапид и брахиопод (Балашов и др., 1992; Пунин, 2001; Пунин, Зайцева, 2002). Сходные по морфологии нейроноподобные клетки обнаружены нами в значительном количестве и в составе эпителия всего пищеварительного тракта у целого ряда видов гастропод (Zaitseva et al., 2004; Зайцева, 2006), однако данные о тонкой организации этих клеток в настоящее время отсутствуют. Не ясно, представляют ли они самостоятельный тип интраэпителиальных нейронов или являются разновидностью эндокринных элементов пищеварительного тракта.

Проведенное нами электронно-микроскопическое исследование показало присутствие в пищеводе, желудке, печени и кишечнике переднежаберного моллюска *Littorina littorea*, помимо основных типов эпителиальных клеток (пищеварительных, бокаловидных и секреторных, типа зимогенных), двух типов регуляторных элементов. Первый по своим морфологическим особенностям может быть отнесен к разряду эндокриноподобных клеток. Они характеризуются присутствием множества электронноплотных гранул диаметром 90-350 нм. Характерные гранулы и относительно небольшой процент таких клеток в составе эпителия соответствуют имеющимся в литературе описаниям эндокриноподобных клеток у других групп беспозвоночных.

Второй тип значительно превосходит первый количественно. Подобно первичночувствующим рецепторным клеткам кожных покровов моллюсков и позвоночных животных клетки этого типа имеют электронносветлую цитоплазму, микротрубочки и массу полиморфных светлых везикул в цитоплазме тела и отростков. Наличие у светлых клеток длинных базальных отростков, их связь с интраэпителиальным нервным сплетением, способность образовывать синаптические контакты, а также общее сходство в расположении и численности светлых клеток с теми элементами, которые были выявлены нами ранее у *L. littorea* методом серебрения, позволяет отнести светлые клетки к разряду первичночувствующих рецепторных (клетки открытого типа) и нервных элементов (клетки закрытого типа) пищеварительной системы.

Наряду с описанными типами клеток, в составе эпителия пищеварительного тракта моллюска обнаружено небольшое количество клеток смешанного экзо-эндокринного типа. Кроме того, апикальные части отдельных светлых клеток, как и окружающие их эпителиоциты, могут содержать пиноцитозные пузырьки и вторичные фагосомы. Наличие таких клеток указывает на возможность местного экто- или энтодермального происхождения (в зависимости от отдела пищеварительного тракта) регуляторных элементов пищеварительной системы у гастропод.

Работа поддержана грантом РФФИ № 06-04-49096.

УТИЛИТАРНАЯ ЦЕННОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ РЕКРЕАЦИОННЫХ ЭКОСИСТЕМ НА ПРИМЕРЕ ПЕТЕРГОФСКОГО ФОНТАННОГО ПАРКА

В.А. Кривохатский, А.Д. Миронов*

*БИНИИ СПбГУ, Санкт-Петербург

Эколого-фаунистическое обследование парков музея-заповедника «Петергоф» первоначально было ориентировано на выявление «вредной» фауны в целях организации мониторинга, предупреждения вспышек массового размножения и выработки рекомендаций по хозяйственной деятельности.

За время работы в осенне-зимний период 2005 г. были собраны материалы и организована база данных, включающая списки позвоночных и беспозвоночных наземных животных Нижнего парка, в которых до вида были определены Gastropoda (6 видов), Mollusca (6), Insecta (более 100), Amphibia (5), Reptilia (5), Aves (72), Mammalia (12). Среди найденных насекомых нами отмечены и традиционные для Северо-Запада «вредители» лесного хозяйства, и новые, впервые отмечаемые как наносящие экономический ущерб (например, пилильщик *Calliroa annulipes* Klug). Кроме представителей «вредной» фауны, найдены и «полезные» виды, в том числе включенные в «Красные книги». Многие виды демонстрируют и те, и другие свойства одновременно. Так, крот (*Talpa europaea* L.), считаясь полезным с точки зрения уничтожения вредных насекомых и разрыхления почвы, является и главным разрушителем газонов и дорожек. Серая ворона (*Corvus cornix* L.), любимый объект наблюдения туристов, в местах ночевки пачкает пометом дорожки и строения. Нами была найдена небольшая популяция цикадок *Edwardsiana ampliata* (Wag.), незначительно вредящая шпалерной липе и одновременно заслуживающая специальной охраны как впервые найденная на территории России.

Углубленное изучение утилитарного предназначения нескольких биологических видов в парковых экосистемах подтверждает, что все виды могут быть оценены с точки зрения положительной или отрицательной рекреационной значимости. Положительные свойства – это пение птиц и насекомых, запах цветов, эстетичность животных и их поведения, информативность наблюдений за ними для удовлетворения любознательности. Отрицательные свойства биологических видов для рекреации – это докучливость, риск для здоровья посетителей, проявление жизнедеятельности, наносящей прямой ущерб парковому хозяйству. Интегрированным показателем утилитарных характеристик биологических видов в парковых экосистемах является рекреационная ценность биологического разнообразия в целом, оценить которую можно, используя метод мониторинга индикаторов биологического разнообразия.

Этот метод (Noss, 1990) предполагает выбор видов-индикаторов биоразнообразия. Вид-индикатор должен быть: 1) чувствительным к ранним признакам изменений в экосистемах, 2) широко распространенным, 3) способным к оценке широкого диапазона воздействий, 4) не зависящим от размера оцениваемой экосистемы, 5) легко обнаруживаемым, распознаваемым и сосчитываемым, 6) пригодным для различения антропогенных изменений и природных циклов, 7) существенным для экологической важности оцениваемого явления. Так как один вид не может обладать всеми свойствами одновременно, необходимо использовать наборы индикаторов.

Выбранные индикаторы могут быть либо общими, либо представляющими какой-то конкретный интерес (*species of interest*) с точки зрения области его применения (Landres et al., 1988). Начато выделение видов-биоиндикаторов из групп, включающих виды «полезные» и «вредные» для рекреационных экосистем, виды из разных биологических таксонов, из разных сред обитания, разных трофических групп и экологических ниш (ярусов, биотопов, сезонов). Пополнение списков биоиндикаторов будет продолжено параллельно с изучением их утилитарного назначения и мониторингом рекреационных экосистем. Отдаленным результатом исследования планируется экономическая оценка доли биоразнообразия в доходах от рекреационной деятельности парка и определение расходов на поддержание необходимого уровня и состава биологического разнообразия.

**НОВЫЕ ДАННЫЕ О *ZOOTOCA VIVIPARA* (JACQUIN, 1787)
(LACERTIDAE, REPTILIA): ПОДВИДО- И
ФОРМООБРАЗОВАНИЕ, ЭВОЛЮЦИЯ ЖИВОРОЖДЕНИЯ
(ЦИТО- И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ)**

Л.А. Куприянова

Предшествующие исследования автора (совместно с коллегами из Западной Европы) показали, что евразийский вид *Zootoca vivipara* характеризуется высокой географической изменчивостью по ряду признаков кариотипа, генетическим разнообразием и различным способом размножения (яйцекладущие и яйцеживородящие популяции).

В докладе обсуждаются результаты исследований кариотипического и генетического разнообразия особей ранее не обследованных, географически удаленных популяций Западной и Восточной Европы, Азии и характеристика способа размножения. Наряду с традиционными методами кариологии, впервые были использованы современные методы цитогенетики: дифференциальный анализ Ag-NOR и C-окрашивания и последующее сравнительное окрашивание специальными флуорохромами CMA₃ и ДАПИ, а также выявление Alu1 последовательностей.

В результате в центральной Европе и западных районах России найдены ранее не известные для этих территорий популяции редких узкоареальных хромосомных форм, которые требуют разработки мер по их сохранению. К настоящему времени среди яйцекладущих популяций вида кариологически открыты 2 разные хромосомные формы и 1 подвид. Среди яйцеживородящих популяций кариологически выявлено 4-5 слабо дифференцированных морфологически, но хорошо различающихся кариологически форм вида. Сравнительный анализ разных хромосомных форм по установленным маркерным признакам кариотипа выявил 3 синанпоморфии и позволил ранее высказать предположение о центрах возникновения и типах формо- и видообразования (Kurpiyanova et al., 2005). Все полученные цитогенетические сведения сопоставлены с реконструированным филогенетическим деревом вида, построенным на основе анализа последовательностей митохондриальной ДНК (секвенирование гена цитохрома *b*) особей 142 популяций (Surget-Groba et al., 2006). Сравнительный анализ показывает некоторое несоответствие интерпретации современных хромосомных и молекулярных данных. Результаты комплексного хромосомного и молекулярного анализов позволяют сделать предположение о неоднократном возникновении яйцеживорождения в эволюции вида, хотя молекулярные данные не исключают возможности реверсии к яйцекладущему способу размножения.

В итоге продемонстрировано, что современные цитогенетические исследования данного модельного вида чешуйчатых пресмыкающихся позволяют решать вопросы, связанные с процессами формо-, подвидо- и видообразования и выяснением роли хромосомных перестроек в этих процессах. Показано, что признаки кариотипа могут быть использованы при изучении особенностей распространения, распределения разных форм и подвидов и биоразнообразия вида в целом, а также при разработке мероприятий по охране редких для Европы (в том числе для России) популяций вида *Zootoca vivipara*.

Комплексный подход, включающий цитогенетические, молекулярные методы и репродуктивные характеристики разных форм и подвидов, может в будущих исследованиях пролить свет на эволюцию живорождения и эволюцию вида в целом.

Доклад включает результаты совместных исследований с лабораторией цитогенетики Университета г. Неаполя, (Италия), лабораторией молекулярной биологии Ренни университета (Франция) и Венского Музея естественной истории (Австрия), отделом герпетологии Королевского музея университета г. Бонн (Германия). Результаты работы были частично доложены на 13 Европейской герпетологической конференции в Бонне в 2005 г.

Работа поддержана грантом РФФИ № 01-04-48611, Программой «Динамика генофондов животных, растений и человека», Австрийским и Германским научными фондами.

**ВЛИЯНИЕ ИНВАЗИИ *BUNOCOTYLE PROGENETICA*
(HEMIUROIDEAE, BUNOCOTYLINAE) И *CRYPTOCOTYLE*
CANCAVUM (HETEROPHYIDAE) НА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ
HYDROBIA ULVAE (GASTROPODA: PROSOBRANCHIA)
ПРИ ДЕЙСТВИИ НЕБЛАГОПРИЯТНЫХ УСЛОВИЙ СРЕДЫ**

И.А. Левакин

Степень антагонизма обнаруживаемая в системе «хозяин – паразит» (в частности, моллюск – партениты трематод), определяется биологическими особенностями как паразита, так и хозяина, – прежде всего их жизненными циклами. Влияние паразита на жизнеспособность хозяина особенно рельефно может выступать при помещении хозяина в неблагоприятные условия.

Изучалось влияние инвазии двух видов трематод – моноксенного *Bunocotyle progenetica* (Hemiuroideae, Bunocotylinae) и триксенного *Cryptocotyle cancavum* (Heterophyidae) – на жизнеспособность их хозяина – *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia) – при действии неблагоприятных условий среды. С этой целью сравнивалась смертность зараженных и незараженных моллюсков после разного по продолжительности воздействия неблагоприятных условий внешней среды: высокая (+42 °С) и низкая (-11 °С) температуры; помещение морского моллюска в пресную воду. Смертность гидробий, зараженных *B. progenetica*, колебавшаяся от 60% до 100%, оказалась достоверно ($p < 0.01$) выше смертности зараженных *Cr. cancavum* и незараженных особей при 3-, 6- и 9-часовом действии высокой температуры, колебавшейся от 0% до 6%. После 12-часового воздействия этой температуры все моллюски погибали. В то же время смертность гидробий, зараженных *Cr. cancavum*, оказалась достоверно ($p < 0.05$) выше смертности незараженных особей только после 9-часового воздействия высокой температуры.

Столь существенные отличия во влиянии этих паразитов на устойчивость хозяина к перегреву, вероятно, объясняются различиями в локализации, подвижности и способе питания редий *B. progenetica* и *Cr. cancavum*, обуславливающими их разную патогенность для хозяина. В отличие от *Cr. cancavum* при инвазии *B. progenetica* отсутствует эффективная паразитарная кастрация хозяина – гонады зараженных моллюсков содержат значительное количество половых продуктов. Возможно, это обстоятельство усугубляет патогенность *B. progenetica*, не позволяя перераспределять репродуктивную продукцию хозяина на поддержание гомеостаза. В пользу перераспределения репродуктивного потенциала кастрированного хозяина, зараженного *Cr. cancavum* (в частности, в рост), свидетельствуют их более крупные размеры. Гидробии, зараженные *B. progenetica*, мельче незараженных особей.

При замораживании до -11°C в течение 2, 4, 6 и 9 часов доля погибших гидробий достоверно ($p < 0.01$) возрастала при увеличении времени воздействия и уменьшении солености воды, в которой проводили замораживание. Наиболее интересным представляется отсутствие влияния трематодной инвазии на смертность моллюсков при воздействии низких температур.

Перед помещением в пресную воду моллюсков разделили на 2 группы: первую содержали в морской воде при высокой ($+20^{\circ}\text{C}$), а вторую при низкой ($+2^{\circ}\text{C}$) температуре в течение 3 недель. Каждую из этих групп разделили на 2 части и содержали при высокой, либо при низкой температуре в пресной воде в течение 5, 10, 15 и 23 суток. Во всех (за исключением одного случая) комбинациях температуры и продолжительности содержания гидробий в пресной воде и температуры акклимации смертность зараженных *B. progenetica* особей достоверно ($p < 0.01$) превышала смертность незараженных особей, а смертность особей, зараженных *Cr. cancavum* (за исключением одного случая), не превышала смертность незараженных особей. Более того, смертность зараженных *Cr. cancavum* гидробий оказывалась достоверно ($p < 0.01$) ниже незараженных особей при содержании их в пресной воде при температуре, к которой они не были акклимированы.

Существенные различия во влиянии инвазии *B. progenetica* и *Cr. cancavum* на жизнеспособность гидробий при перегревании также хорошо согласуются с особенностями жизненных циклов этих трематод.

СТРУКТУРА БИССУСНЫХ НИТЕЙ *MYTILUS EDULIS* L. НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ПРИКРЕПЛЕНИЯ

П.А. Лезин, В.В. Халаман, Л.П. Флячинская

Мидия *Mytilus edulis* большую часть жизни проводит, прикрепившись биссусом к субстрату. Формируя пучок биссуса, моллюск образует от одного до нескольких десятков нитей, удерживающих его на одном месте. Толщина и прочность нитей могут варьировать в зависимости от таких факторов, как соленость, течение, температура, пресс хищников и др. Согласно литературным данным, такие различия в характеристиках биссуса носят постоянный характер и зависят только от внешних условий среды. Однако при исследованиях поведения мидий нами были получены данные, позволяющие предполагать, что структура и толщина биссусных нитей могут меняться в процессе прикрепления моллюска. Для проверки этих фактов был проведен ряд экспериментов.

В ходе лабораторных исследований было установлено, что прикрепление моллюска к субстрату проходит в несколько этапов, каждому из

которых соответствует определенный набор продуцируемых биссусных нитей. Сначала мидия ищет подходящее место для прикрепления. Длительность фазы поиска в аквариальных условиях сильно варьирует и может составлять от 30 мин до 3 ч. В ходе поиска моллюск, перемещаясь, формирует одиночные тонкие нити, зачастую сильно уплощенные и скрученные вдоль продольной оси. В процессе перемещений животное может останавливаться и прикрепляться к субстрату пучком из 2-3 биссусных нитей. Мы назвали этот этап «пробное прикрепление». В ходе пробного прикрепления мидии продуцируют нити биссуса, сильно различающиеся между собой. В одном и том же пучке могут встречаться нити, отличающиеся по толщине в несколько раз. Также различаются структура и оптическая плотность нитей.

В ряде случаев моллюск обрывает биссусные связи пробного прикрепления и снова переходит в режим поиска. Однако если выбранное место устраивает мидию, она формирует биссус третьего типа, образуя долговременное прикрепление. Такие нити отличаются низкой оптической плотностью, отсутствием видимой структурированности и одинаковой толщиной.

Таким образом, в прикреплении мидий к субстрату можно выделить три последовательные стадии, каждой из которых соответствуют определенный набор формируемых биссусных нитей. Следует отметить, что представленные результаты носят предварительный характер, и для получения более детальных данных необходимы дополнительные исследования.

МАКРОЗООБЕНТОС ВЕРШИНЫ ФИНСКОГО ЗАЛИВА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

А.А. Максимов

Вершина Финского залива, расположенная на границе зон морского и континентального климата, а также в переходной зоне между пресными и солоноватыми водами, представляет собой очень динамичный природный объект. На состоянии этого объекта как конечного звена огромной водной системы сказываются также последствия деятельности человека на водосборе. Изменчивость условий среды проявляется в нестабильности сообществ макрозообентоса, являющегося эффективным индикатором происходящих изменений. Вершину Финского залива подразделяют на пресноводную (Невскую губу) и солоноватоводную (восточную часть Финского залива). В Невской губе на протяжении XX столетия наблюдались значительные колебания биомассы бентоса (на 1-2 порядка), глав-

ным образом за счет периодического появления экстремально плотных (биомасса около 1 кг/м²) поселений двусторчатых моллюсков. Менялся и видовой состав бентоса: эпизодически появлялись и исчезали чувствительные к загрязнению ледниковые реликтовые ракообразные.

Эти изменения совпадали с внутривековыми колебаниями речного стока с периодом около 25-30 лет. Появление плотных поселений моллюсков и увеличение численности ракообразных происходило в многоводные фазы режима р. Невы. В маловодные фазы формировался преимущественно бедный бентос с преобладанием олигохет, что характерно и для современного периода. Непосредственной причиной возникновения плотных поселений моллюсков является мощный приток аллохтонных органических веществ, что, по-видимому, связано с антропогенным воздействием, однако ритм колебаний биомассы задается естественной циклической изменчивостью стока.

В солоноватоводной восточной части Финского залива, где вследствие вертикальной стратификации водной толщи распределение бентоса зависит прежде всего от глубины, можно выделить глубоководную и мелководную зоны. Граница между ними определяется максимальной глубиной залегания летнего термоклина (примерно 20-30 м). В глубоководных районах наиболее значительные изменения связаны с эпизодическим возникновением сильного придонного дефицита кислорода, вызывающего массовую гибель организмов зообентоса. Последнее ухудшение кислородного режима, приведшее к образованию обширных безжизненных участков дна, произошло в 2003 г. Гипоксией-аноксией явления типичны для глубинных вод центральной Балтики и западной части Финского залива. Эпизодическое ухудшение кислородного режима в вершине Финского залива вызывается главным образом адвекцией этих обедненных кислородом глубинных вод в восточные районы после крупных заток североморских вод в Балтийское море.

В мелководной зоне, где сохраняются благоприятные кислородные условия, отмечена тенденция возрастания общей биомассы бентоса вследствие эвтрофирования, характерная и для других регионов Балтийского моря. С 1930-х гг., когда был выполнен первый количественный учет бентоса, биомасса выросла в 5-7 раз, главным образом за счет увеличения количества двусторчатых моллюсков *Macoma baltica*. Отмеченные изменения макрозообентоса (количественное обеднение или исчезновение бентоса из-за недостатка кислорода в глубоководных районах и увеличение биомассы в мелководных) характерны и для других регионов Балтийского моря.

Следовательно, изменения, происходившие в донных сообществах восточной части Финского залива, по-видимому, связаны с крупномасштабными процессами, общими для всего Балтийского моря. Описанные

изменения макрозообентоса являются преимущественно отражением циклических колебаний условий среды и неоднократно повторялись в прошлом. Данные последних лет свидетельствуют о возможном начале необратимых процессов в донных сообществах, связанных с появлением в середине 1990-х гг. и массовым развитием чужеродных организмов, вытесняющих местные виды донных беспозвоночных.

ПОЛОВАЯ КОСТОЧКА МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАК НОВООБРАЗОВАНИЕ НА РАННИХ СТАДИЯХ ИСТОРИЧЕСКОГО СТАНОВЛЕНИЯ

В.Г. Маликов, В.Р. Закирова*, Ф.Н. Голенищев

**Самаркандский государственный университет, Узбекистан*

Среди «чудес» приспособленности жизненных форм к среде обитания идея первично инадаптивного становления новообразований воспринимается далеко не всеми. Такое непризнание прежде всего связано с убежденностью дарвинистов (*но не самого Дарвина!*) в становлении приспособлений путём естественного отбора *случайных* наследственных изменений признаков как единственного движущего фактора эволюции. Между тем сознание современных научных приверженцев недарвинистского эволюционизма сфокусировано на «феногеномной конституции» организмов, которая *по-разному*, но *строго закономерно* преформирует, инициирует и канализирует их эволюцию. Возможность комплексного изучения зарождающихся новообразований у представителей современной биоты выпадает нечасто, ввиду исторически обусловленной относительной редкости самого феномена и определённых трудностей в его распознавании.

Мы рассматриваем в качестве новообразования половую косточку (*os penis*) (иногда косточка также есть и в клиторе самок), характерную для некоторых групп плацентарных млекопитающих, поскольку она, во-первых, сравнительно-морфологически не сводима к какой бы то ни было эволюционно предшествующей структуре и, во-вторых, судя по всему, независимо сформировалась в пределах общего предкового ствола грызунов и зайцеобразных, предкового ствола хищных и ластоногих, а также в предковом стволе всех рукокрылых после его отделения от ствола, ведущего к насекомоядным. Нами была установлена относительная дискретность вариантов и разная степень консервативности топологии кальцификации «трезубца» бакулюма в онтогенезе разных представителей грызунов семейства Cricetidae. Полученные данные указывают на: 1) относительно недавнюю историю окостенения трезубца бакулюма в пределах хомякообразных и 2) эволюционную мультипотенциальность молодого

новообразования, в результате которой возникающие на его основе гомологические структуры могут характеризоваться неполной гомологией путей онтогенеза.

Очевидно, половая косточка, действительно, морфогенетически преформирована некими общими особенностями «феногеномной конституции» плацентарных млекопитающих. В связи с этим не исключено, что плацентарные млекопитающие, лишённые этой структуры, обладают нереализованной морфогенетической потенцией к её образованию. Аналогично у видов серых полёвок, лишенных специализированных кожных желез, можно инициировать их появление (причем в местах, типичных для снабженных этими железами видов) в результате инъекции тестостерона. Лопасты «трезубца» бакулума хомякообразных заходят в сосочки, расположенные в дистальной части головки пениса, и, таким образом, вполне возможно дополнительно стимулируют самку в процессе копуляции. Тем не менее совершенно немыслимо представить, что именно это функциональное значение «трезубца» послужило причиной его становления путём направленного естественного отбора случайных наследственных изменений.

Инадаптивная составляющая исторического развития любого новообразования есть конструктивное следствие сдвигов в феногеномных взаимоотношениях эволюционирующих форм. Конструктивная и функциональная компоненты эволюции взаимодействуют в интегрированном процессе «строительства» новообразований и «пристраивания их к делу». В связи с этим узкую специализацию можно рассматривать как результат *естественного творчества* природы, «изобретательно» компенсирующей конструктивно преформированные эволюционные тенденции, плохо совместимые с жизнью. Источником этой «изобретательности» служит не «вселенское творческое начало» в его религиозном понимании, и не отбор ничем не направленных наследственных изменений, а закономерности целостного развития антиэнтропийных систем.

**ФИЛОГЕНИЯ ПЕРЬЕВЫХ КЛЕЩЕЙ РОДА
PTERONYSSOIDES HULL, 1931 (ASTIGMATA: ANALGOIDEA)
И ИХ ПАРАЗИТО-ХОЗЯЙННЫЕ СВЯЗИ С ЕВРОПЕЙСКИМИ
И АФРИКАНСКИМИ ВОРОБЬИНЫМИ**

С.В. Миронов

Перьевые клещи семейства Pteronyssidae Oudemans, 1941 насчитывают более 150 видов 23 родов (Faccini, Atyeo, 1981; Gaud, Atyeo, 1996; Mironov, 2001, 2003, 2005). Представители этого семейства широко распространены на птицах отрядов воробьиных Passeriformes и дятлообраз-

ных Piciformes, и только несколько видов известны с ракшеобразных Coraciiformes. Среди родов семейства Pteronyssidae, специфичных воробьиным, род *Pteronyssoides* Hull, 1931 является самым многочисленным и самым широко распространенным по семействам хозяев. В результате проведенного исследования было установлено, что он насчитывает 28 видов, отмеченных на птицах из 13 семейств. Представители этого рода известны только с хозяев из Восточного полушария; большая часть видов известна с воробьиных Африки (20 видов).

В ходе проведенного исследования была проведена таксономическая ревизия мировой фауны рода *Pteronyssoides*, впервые разработана филогения рода, проведен анализ паразито-хозяинных связей рода и предложена гипотеза, иллюстрирующая его эволюции на воробьиных.

Кластический анализ (с помощью программы RAUP 4.0 beta version) подтвердил предложенное ранее подразделение рода на 2 подрода (*Pteronyssoides* s. str. и *Holonyssoides* Mironov, 1993) и позволил выделить в пределах каждого из родов ряд устойчивых кластеров, таксономически интерпретируемых как группы видов. Анализ морфологических преобразований в эволюции этого рода позволяет выделить две диаметрально противоположные тенденции. Подрод *Holonyssoides* (6 видов) характеризуется отчетливой тенденцией усиления склеротизации идиосомы (увеличение площади и слияние дорсальных щитов идиосомы), что наиболее сильно выражено у группы видов *holoplax*, составляющей ядро этого подрода. Для подрода *Pteronyssoides* s.str. (22 вида) характерна противоположная тенденция – ослабление склеротизации идиосомы, проявляющееся в уменьшении площади дорсальных щитов (вплоть до полного исчезновения) и замещении их складчатыми покровами, что наиболее сильно выражено у самок. Эта тенденция реализовывалась независимо в нескольких филогенетических линиях подрода *Pteronyssoides* s.str.: в группах видов *nectariniae*, *ovoscutatus* и *parinus*, а также у аберрантного вида *Pteronyssoides* (*P.*) *striatus* (Robin, 1877).

Анализ паразито-хозяинных связей рода *Pteronyssoides* показывает, что на различных таксономических уровнях (виды, группы видов, подроды) наблюдается отчетливая приуроченность таксонов клещей к определенным таксонам воробьиных, а для большинства его филогенетических ветвей в той или иной мере прослеживается картина филогенетического параллелизма с хозяевами. На основе анализа паразито-хозяинных связей и прямого сопоставления филогенетической схемы для рода *Pteronyssoides* с современной филогенетической системой отряда Passeriformes (Barker et al., 2004; Beresford et al., 2005) предложена провизорная гипотеза эволюции этого рода на воробьиных. Предполагается, что род *Pteronyssoides* сформировался на предках парвотряда Passerida, отделившись от общей ветви птерониссид, связанных с этим филогенетическим

стволом воробьиных, и в ходе процесса коспециации широко распространился по представителям 2 надсемейств (Passeroidea и Sylvoidea), на которых представлен под родами *Pteronyssoides* s. str. и *Holonyssoides* соответственно. Распространение группы видов *parinus* на синицах Paridae (линия “Paridae and allies” в пределах Passerida), а также отдельных видов *Pteronyssoides* s. str. на дронго Dicruridae (парвотряд Corvida) и *Holonyssoides* на райских птицах Paradisaeidae (Corvida), по-видимому, является результатом переселения (host shifting) представителей этого рода с хозяев из надсемейств Passeroidea и Sylvoidea.

СХОДСТВО FUSULINOIDA И MILIOLOIDA – КОНВЕРГЕНЦИЯ ИЛИ ПАРАЛЛЕЛИЗМ?

В.И. Михалевич

Ответ на вопрос, вынесенный в заглавии, зависит от положения надотрядов Fusulinoidea и Milioloida в системе фораминифер. По классификации Loeblich & Tappan (1992) все фораминиферы разделяются на 12 высших таксонов равного ранга – отрядов. Fusulinoidea (девон – карбон) и Milioloida (карбон – голоцен) рассматриваются в ней среди других 12 отрядов фораминифер как самостоятельные отряды, никак не связанные между собою. В системе, предложенной мною (Михалевич, 1980 – 2004), которая включает всего 5 групп высшего ранга – классов, объединяющих 62 отряда, надотряд Milioloida входит в подкласс Miliolana класса Miliolata. Его отличает от других классов ряд морфологических черт, главные из которых: трубчатый характер камер, часто сохраняющийся на ранних стадиях роста начальный отрезок неподразделенной трубчатой камеры – флексоциль, способы навивания (неправильно- и правильно клубковидный и плоскоспиральный при практически отсутствующем трохонидном типе навивания), частая смена осей навивания, конечное положение устья, особое строение устьевого аппарата – зубы милиолид, не встречающиеся более ни в одном другом классе, а также особая (фарфоровидная) ультраструктура известковой секреторной стенки и составляющий ее высокомагнезиальный кальцит.

Сходство высших представителей Fusulinoidea и Milioloida известно давно и во всех предшествующих классификациях рассматривалось как конвергентное. Главными морфологическими отличиями высших фузулинид от высших милиолид (альвеолинид) считается то, что у первых (в отличие от вторых) септы волнистые, внутреннее подразделение камер дополнительными септами не полное, имеются хоматы. Но все эти особенности присутствуют не у всех фузулинид: в подотрядах Verbeekinida и Neoschwagerinida септы, как и у альвеолинид, прямые; у неосвагеринид

дополнительное подразделение на камерки полное, и хоматы тоже отсутствуют, как и у альвеолинид.

Проведенный мною сравнительный анализ морфологии раковин низших фузулиноид (отряд *Endothyrida*) и низших милиолоид (отряды *Cognuspirida*, *Nubeculariida*, *Miliolida*) позволил выявить глубокое морфологическое сходство и сходные тенденции онтогенетического и филогенетического развития также и у этих групп. Пары родов из обоих надотрядов (*Endochernella* – *Baisalina*, *Pseudoendothyra* – *Reticulogyra*, *Tourayella* – *Fisherina*, *Endothyranella* – *Hechtina*, *Haplophragmella* – *Zoyaella*, *Chernyshinellina* – *Kayseriella*) составляют параллельные ряды, у которых отчетливо выражены все характерные признаки подкласса *Miliolana*, перечисленные выше. Сравнение срезов современных милиолид и эндотирид показало, что, считавшиеся особым таксономическим признаком как низших, так и высших фузулиноид хоматы – ни что иное, как зубы милиолид. Разница в терминологии объяснялась разрозненностью специалистов по разным геологическим периодам. Ряд сходных черт можно выявить и в строении стенки раковин обеих групп, хотя сравнение затруднено, так как стенка палеозойских фузулиноид сильно метаморфизирована, но в обоих случаях она состоит из высокомагнезиального кальцита. Кроме того, фарфоровидная стенка милиолоид в процессе диагенеза легко переходит в микрогранулярную, характерную для фузулиноид.

Таким образом, глубокое морфологическое сходство в строении раковин и их внутренних структур у высших и низших представителей обеих надотрядов, сходные тенденции в их развитии, а также некоторые особенности строения стенки их раковин дают основание говорить о родстве этих групп и поместить надотряд *Fusulinoida* так же, как и надотряд *Milioloida*, в класс *Miliolata*, подкласс *Miliolana* как представителей одной филогенетической линии развития. В этом случае сходство их строения следует рассматривать не как проявление конвергентного развития, а как результат параллелизма.

О ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ РОДА *PSYLLIODES* LATR. (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE: GALERUCINAE)

К.С. Наденин

Род *Psylliodes* Latr. распространен всемирно и насчитывает в мировой фауне около 200 видов, являясь одним из крупнейших в подсемействе *Galerucinae*. Выяснение родственных отношений между видами (особенно в крупных родах) и их объединение в естественные группы видов и

подроды часто оказываются затруднительным ввиду их высокой однородности и наличия многочисленных параллелизмов, как, например, в родах *Longitarsus* Berth., *Phyllotreta* Chevг., *Aphthona* Chevг., *Chaetocnema* Steph. В отличие от них *Psylliodes* является более гетероморфным, что позволило разработать четкую классификацию.

Детальные морфологические исследования позволили выделить в роде *Psylliodes* хорошо очерченные группы видов и подроды, а также прояснить родственные отношения между некоторыми из них. Род включает 4 подрода, причем подавляющее большинство видов входит в состав номинативного подрода, который разделяется на несколько групп видов. В роде четко выделяется комплекс, включающий подроды *Semicnema* Wse., *Eupus* Woll. и следующие группы видов номинативного подрода: *glaber*, *cucullatus*, *gibbosus* и *vehemens*. Этот комплекс характеризуется, как правило, коротким, часто выпуклым телом; крупной и широкой головой и переднегрудью; широким, плоским и коротким лобным килем; лобными бугорками, соединенными с внутренними краями глаз; простыми или серповидными мандибулами; крупной пятиугольной или трапециевидной верхней губой, крышевидно приподнятой поперек посередине или на вершине; простыми задними голеними или пиловидными; задней лапкой, причленяющейся на середине длины голени или более или менее близко к вершине; тегмен часто модифицированный; большинство видов бескрылые. Такое сочетание признаков, многие из которых уникальны, заставляет считать этот комплекс имеющим монофилетическое происхождение.

Близкими и, несомненно, родственными являются группы видов *glaber*, *gibbosus* и *cucullatus*. Их объединяет значительное сходство в пропорциях тела, строении головы, характере скульптуры покровов, строении верхней губы; общим для них также является наличие модифицированного тегмена. Обособленное положение в комплексе занимает группа *vehemens*, сблизить которую можно только с группой *gibbosus*, что выражается в сходстве пропорций тела некоторых видов, строении сперматеки и задних голени. Подроды *Eupus* и *Semicnema*, несмотря на сходство по ряду признаков (габитус, строение головы, пиловидные задние голени, задняя лапка причленяется на середине голени), по-видимому, представляют собой результат параллельного развития внутри комплекса и обособлены от других групп. На это указывает, например, наличие серповидных мандибул, отсутствие выраженного полового диморфизма в строении первого членика лапок самцов, типичный тегмен, уплощенное и параллельностороннее тело у подрода *Semicnema*. В отличие от него подрод *Eupus* имеет простые мандибулы, выраженный половой диморфизм, более широкое и выпуклое тело, модифицированный тегмен. Строение 1-го членика задней лапки, немного изогнутые внутрь задние голени с округленными вершинами, габитус тела, строение головы некоторых

видов указывают на родство этого подрода с группой *cucullatus*. Виды *P. ellipticus* All. и *P. belarbiei* Döberl заслуживают выделения в отдельный подрод, входящий в состав этого комплекса. Он выделяется сочетанием уникального комплекса признаков, которые встречаются в других группах по отдельности. Характерное строение мандибул, по-видимому, возникло параллельно с таковым подрода *Semicnema*. Это обстоятельство не позволяет сближать данную группу с указанным подродом, и по совокупности признаков ее следует считать близкой к группам *glaber*, *gibbosus* и *cucullatus*.

Таким образом, комплекс разделяется на 5 групп. В этих группах параллельно формируются сходные состояния ряда признаков, что может указывать на проявление сходных эволюционных тенденций и, как следствие, на родство групп комплекса и их общее происхождение.

ПЧЕЛЫ ПОДСЕМЕЙСТВА NOMIOIDINAE АФРИКИ (ИСКЛЮЧАЯ МАДАГАСКАР)

Ю.А. Песенко, А. Поли*

**Королевский Бельгийский институт естественных наук, Брюссель*

Монография на английском языке под названием “Monograph of the bees of the subfamily Nomioiidae (Hymenoptera: Halictidae) of Africa (excluding Madagascar)” опубликована в самом конце 2005 г. как отдельный выпуск “Annales de la Société Entomologique de France” (Т. 41, Fasc. 2, pp. 129-236). В работе представлены результаты изучения почти 12 тыс. экз. подсемейства, собранных в Африке, из 43 институтов, музеев и частных коллекций. Всего в африканской фауне выявлены 33 вида из всех 3 родов Nomioiidae. Для всех видов даны переописания (первоописания для новых), охарактеризована изменчивость, составлены иллюстрированные ключи для определения и сделаны карты встречаемости в Африке. Изучены типы всех номинальных таксонов видовой группы. Описаны 7 новых для науки видов и 1 подвид (ранее авторами были описаны 5 других новых видов из континентальной Африки и о-вов Зеленого Мыса, а также 4 новых вида с Мадагаскара). Установлена новая синонимия для 9 названий видовой группы. Монографию завершает раздел «Обсуждение», в котором рассмотрены вопросы морфологической эволюции, филогении и географической истории подсемейства, а также анализируются закономерности распространения видов подсемейства в Африке и их трофические связи с энтомофильными растениями. Монография включает 228 рисунков тушью, 124 цветных фотографий, 48 SEM фотографий и

33 карты встречаемости видов в Африке.

Представители подсемейства *Nomioidinae* – мелкие, ярко окрашенные формы, длина которых редко превышает 5 мм. Подсемейство включает почти 90 описанных видов из 3 родов. Ареал подсемейства ограничен Старым Светом. Большинство видов обитает в аридных или семиаридных районах Африки, Центральной и Южной Азии. Все виды с изученной биологией ведут одиночный образ жизни, устраивают разветвленные гнезда в почве, для сбора пыльцы и нектара (как пищи для личинок самки) посещают широкий круг растений. *Nomioidinae* является сестринской группой по отношению к обширному подсемейству *Halictinae* (более 3 тысяч видов). Дифференциации *Nomioidinae*, приведшей к современному разнообразию, предшествовала более интенсивная морфологическая эволюция его предков, чем у *Halictinae* в целом и у его триб по отдельности. Выявлены 3 основные эволюционные тенденции в становлении *Nomioidinae*: 1) утончение покровов тела имаго, что сопровождалось морфологическими трансформациями, направленными на укрепление наружного и внутреннего скелета головы (опускание передних рук тенториума) и мезосомы (развитие скутеллярного гребня); 2) развитие «порхающего» полета, свойственного всем представителям трибы, что стало возможным благодаря «костализации» крыльев; 3) существенные преобразования в строении гениталий и прегенитальных сегментов самца. Появление *Nomioidinae* и основные этапы их формирования произошли в Африке, откуда в неогене имели место, по крайней мере, 3 инвазии в Азию.

Несмотря на относительно большой объем исследованного материала по африканским *Nomioidinae*, данные о фауне этого подсемейства в Центральной и Восточной Африке еще очень скудны. Тем не менее можно сделать некоторые предварительные выводы, которые, в общем, соответствуют представлению о *Nomioidinae* как о преимущественно аридной и семиаридной группе пчел. Наиболее богатыми видами оказалась фауна Северной Африки, включающей побережье Средиземноморского моря и пустыню Сахара (17 видов). Затем следуют Сахело-Суданский регион (12) и Африканский Рог (12), а также регион Южной Африки (8). По 5 видов выявлено в Замбезийском регионе и на о-вах Зеленого Мыса, 3 вида – на Канарских о-вах, 2 вида – на о. Сокотра и только 1 вид (*Ceylalictus congoensis* sp. n.) – в Конго-Гвинейском регионе. Таким образом, только последний вид приурочен к дождевым тропическим лесам Африки.

НАКОНЕЧНИКИ БУРС БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ (АСОЕЛА): УЛЬТРАСТРУКТУРА, АКТИНОВЫЕ ФИЛАМЕНТЫ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

А.А. Петров

Система Асоела трудна для разработки: бескишечные турбеллярии устроены проще, чем любые другие билатерально-симметричные животные, и поэтому число диагностических признаков крайне ограничено. В этой ситуации склеротизированные структуры, связанные с органами половой системы (стилеты совокупительных органов и наконечники семенных сумок), являются незаменимыми (а иногда и единственными) источниками филогенетической информации. Признаки мужских копулятивных органов широко используются в принятой системе (Dojtes, 1968). Вместе с тем наконечники семенных сумок (бурс) изучены мало и по существу остаются за пределами внимания исследователей. Я исследовал строение бурс и их склеротизированных придатков у 6 видов Асоела с использованием методов электронной и конфокальной лазерной микроскопии (окраска флуоресцентным фаллоидином). В результате выявлен ряд вариаций в строении наконечников и намечены основные пути их эволюционных изменений.

В своем классическом варианте наконечник семенной сумки представляет собой жесткую трубку или канал (ductus spermaticus), по которому хранящаяся в бурсе сперма поступает в область яичников, где происходит оплодотворение. Во всех случаях наконечники состоят из уплощенных мезенхимных клеток, чьи центральные отростки, усиленные за счет аккумуляции актиновых филаментов, образуют стенку семенного канала. Наиболее просто устроенный наконечник среди изученных видов описан у *Notocelis gullmarensis*. Он составлен из склеротизированных отростков клеток, формирующих стенку самой семенной сумки. Ядродержащие части клеток наконечника расположены непосредственно в стенке бурсы. Так называемый *клеточный колпачок* (*Aphanostoma bruscai*, *A. virescens* и *Daku woorimensis*) представляет собой вариант составного наконечника. В этом случае канал наконечника образован не единой (непрерывной) жесткой трубкой, а разбит на цепочку склеротизированных сегментов. Колпачок выглядит как выпуклый массив клеток, непосредственно связанный со стенкой семенной сумки. Склеротизированные участки лежат внутри клеточного колпачка и образованы центральными отростками составляющих его основу клеток. Эти же клетки образуют второй тип отростков – узкие цитоплазматические пластинки, формирующие стенку бурсы. Третий (наиболее совершенный) тип наконечника найден у *Wulguru cuspidata*. В этом случае лишь половина клеток наконечника подвергается склеротизации; пространство между ними

заполнено несклеротизированными секреторными элементами, так называемыми *промежуточными клетками*. Большинство клеток наконечника полностью теряет свою связь со стенкой бурсы.

Склеротизированные образования формируются у бескишечных турбеллярий исключительно внутриклеточно – за счет усиления элементов цитоскелета (микрофиламентов, микротрубочек и связывающих их белков). Склеротизация эпителиальных и мезенхимных клеток идет различными путями. Скелетные структуры эпителиального происхождения (шипы мужских совокупительных органов и аденодактили) являются производными микроворсинок и связанной с ними клеточной паутины. В то же время склеротические структуры мезенхимной природы (наконечники бурс), возникают, скорее всего, за счет усиления актина точечных контактов.

ЗНАЧЕНИЕ МЕЙО- И МАКРОБЕНТОСА В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ ОЗ. КРИВОЕ (КАРЕЛИЯ)

В.А. Петухов, Н.А. Березина

На территории Карелии расположено более 60 тыс. озер, в основном представляющих собой небольшие лесные озера, входящие в группу дикичестских низкоминерализованных водоемов. Низкая трофность – характерная черта этих водоемов. Прибрежные сообщества зообентоса играют важную роль в потоке энергии и формировании основных источников пищи для рыб и околоводных птиц. Целью данной работы было изучение структуры, оценка продуктивности и относительного значения сообществ мейо- и макрозообентоса в прибрежье типичного для Карелии озера – оз. Кривое, расположенного на побережье Кандалакшского залива Белого моря.

В период 2003-2005 гг. были изучены сообщества мейо- и макробентоса в прибрежной зоне оз. Кривое (глубины от 0 до 1 м), занимающей около 10 % от площади всего озера. Отбор проб мейо- и макробентоса проводили на 5 станциях трижды в течение безледного периода. Для оценки суммарной продукции и деструкции макробентосных сообществ использовали известные уравнения зависимости удельной продукции и обмена от массы животных разных групп (Алимов, 1989; Балущкина, 1987; Голубков, 2000 и др.). Продукционно-деструкционные характеристики мейобентоса оценивали физиологическим методом (Курашов, 1994). Оценку связей между группами зообентоса проводили с использованием корреляционного анализа. Различия в численности и биомассе между разными группами, станциями и датами отбора зообентоса оценивали при помощи дисперсионного анализа.

В составе зообентоса прибрежной зоны оз. Кривое за период исследования обнаружены 146 видов; наибольшее число видов отмечено среди насекомых (92), олигохет (24) и нематод (11). Средняя за сезон численность мейобентоса составила 37.9, макробентоса – 1.78 тыс. экз./м², а биомасса – 2.47 и 8.76 г/м² соответственно. В мейобентосе доминировали по численности нематоды (35%) и хирономиды (24%), по биомассе – водные клещи (44%) и хирономиды (25%). Среди макробентосных животных амфиподы *Gammarus lacustris* создавали около 30% общей биомассы и 18% общей численности. Также по биомассе доминировали личинки ручейников (22%), а по численности – олигохеты (28%), личинки хирономид (22%) и поденок (15%) и двусторчатые моллюски (14%). Выявлены достоверные сезонные и пространственные различия ($p < 0.001$) в распределении биомассы и численности мейобентоса и биомассы макробентоса в прибрежной зоне озера.

Соотношение биомассы мейобентоса и макробентоса в прибрежье оз. Кривое составило 0.3, что в 3 и более раз выше, чем в той же зоне Ладожского озера и озер Ленинградской области (0.01-0.14). Отношение продукции мейобентоса и макробентоса в изученном озере (0.4) было в 3 и более раз выше, чем в озерах Северо-Запада России (0.02-0.13), за исключением оз. Ладожского, где в изученной зоне доля мейобентоса в продукции всего бентосного сообщества выше (33%), чем в оз. Кривом.

Беспозвоночные мейо- и макрозообентоса играют важную роль в трофической сети озера. Амфиподами, личинками и куколками хирономид, ручейников и жуков питаются рыбы (*Perca fluviatilis*). Отдельные группы мейобентоса (нематоды, ракообразные, хирономиды и олигохеты) используются в пищу животными макробентоса (амфиподами, водными насекомыми и др.). Выявлены достоверные корреляционные связи ($p = 0.05$) между численностью отдельных групп зообентоса, свидетельствующие о возможных трофических и топических связях между компонентами изученных сообществ.

Работа проводилась на базе Беломорской биологической станции ЗИН РАН и была поддержана Программой Президиума РАН «Биоразнообразие», Программой ОБН РАН «Биологические ресурсы» и программой «Научные школы России» (грант № 5577.2006.4).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ПРИЗНАКИ В СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ ASCOELA (НА ПРИМЕРЕ СЕМЕЙСТВА CHILIDIIDAE)

О.И. Райкова

Огромное значение группы Ascoela для филогении всех билатеральных животных делает пересмотр систематики и исследование филогении группы крайне своевременным. Необходимо выявить новые морфологи-

ческие признаки, пригодные для целей систематики, и переоценить старые признаки, на которых в настоящее время построена система Acoela.

В качестве модели было выбрано семейство Childiidae. Было получено устойчивое молекулярное древо группы, основанное на последовательностях 18S и 28S рДНК и гистона H3. Изучено строение копулятивных органов, строение спермиев, архитектура мускулатуры и организация нервной системы у 8 представителей семейства Childiidae. Подготовлена база данных морфологических признаков. Проведена оценка соответствия филогенетических древ Childiidae, полученных разными методами, и пересмотрена существующая система группы.

В первую очередь была проверена правомерность использования в систематике Childiidae признаков копулятивного аппарата, на которых в настоящее время основана система Acoela (Dorjes, 1968). Семейство Childiidae характеризуется копулятивным стилетом. Ультраструктурные исследования показали, что у всех 8 видов стилет состоит из плотно упакованных или полимеризованных микротрубочек. Степень развития мускулатуры стилета значительно варьирует – от полного отсутствия семенного пузыря до высокодифференцированного семенного пузыря с несколькими типами специализированных мышц. Показано, что строение мужского копулятивного аппарата в значительной степени отражает филогению группы ($C.I. = 0.75$). В то же время женский половой аппарат (копулятивная bursa) оказался развит достаточно случайно и не может служить хорошим систематическим признаком.

Было показано, что все представители Childiidae и их сестринской группы Mecynostomidae характеризуются строением аксонемы спермия 9+1, с одной центральной микротрубочкой, негомологичным 9+1' Терахонемата. Childiidae отличаются присутствием дистальных цитоплазматических микротрубочек в центриольном конце спермия и отсутствием как аксиальных, так и кортикальных цитоплазматических микротрубочек.

Для изучения архитектуры мускулатуры применялся метод флуоресценции фаллоидина и конфокальная сканирующая микроскопия. Все представители Childiidae характеризуются инвертированным (по сравнению с Mecynostomidae и остальными Acoela) расположением мускульных слоев в стенке тела – продольные мышцы находятся снаружи, а кольцевые – внутри.

Для изучения топографии нервной системы применяли иммуноцитохимические методы с использованием антител к серотонину и к FMRF-амиду. Показано, что строение нервной системы в значительной степени отражает филогению группы. Присутствие FMRF-IR маркерных нейронов служит синапоморфиями отдельных ветвей.

Таким образом, выделены признаки, наиболее пригодные для последующего пересмотра филогении и систематики всех Acoela.

КАДРОВЫЙ СОСТАВ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ В 1882-1932 гг.

Н.В. Слепкова

Конец XIX–начало XX века считается «золотым веком» зоологии. Ее развитие в России, отразившееся на росте кадров Зоологического музея (ЗМ), происходило на фоне войн, революций и смены государственного устройства. Проанализированы списки сотрудников по годам, составленные на основании опубликованных и архивных источников.

Весь период характеризуется тенденцией к росту. В 1882 г. в музее работали 11 чел. Перед революцией штаты расширились дважды: в 1895 г. – до 19 чел. и в 1912 г. – до 31 чел. В Первую Мировую войну никто из научного и научно-технического персонала не был призван, мобилизованы были только служители. Подъем числа сотрудников в 1918 г. (до 53 чел.) связан с национализацией банков, введением трудовой повинности. Несмотря на тяжелейшие условия (ЗМ простоял без отопления три зимы), в период революции никто не эмигрировал и не прекратил работу. Подъем общего числа указанных в отчетах служащих ЗМ с 56 чел. в 1926 г. до 77 чел. в 1927 г. обусловлен изменением формы отчетности (учтены младшие служащие – 21 чел.). В ходе чистки 1929 г. был отчислен герпетолог С.Ф. Царевский, А.А. Бялыницкий-Бируля смещен с поста директора и позже арестован. Подъем численности с 1930 г. (79 чел. /32 научн. сотр.) по 1932 г. (91 чел. /39 научн. сотр.) не был связан со слиянием учреждений. «Зоологический институт» 1930 г. фактически был синонимом «Зоологической ассоциации». В его состав входили ЗМ, лаборатория экспериментальной зоологии и морфологии животных, Севастопольская и Байкальская биологические станции, отдел пушного промысла и зоогеографическая лаборатория. В начале 1931 г. это объединение было переименовано в «ассоциацию», а 26 декабря 1931 г. ЗМ был переименован в Зоологический институт (ПФА РАН Ф.2, оп 1 (1931), д. 20, л.152). Перед этим в музее работала комиссия Ленсовета, констатировавшая, что ЗМ, по принятым в это время критериям, является институтом (на экспозицию тратили только 1/10 часть бюджета).

Появление в музее профессиональных зоологов-исследователей относится к 1895 г. Изменение наименования *хранителей* на *зоологов* фиксирует важный рубеж. Начиная с 1895 г., должности старших зоологов могли занимать только лица, имевшие диплом. Уровень оплаты стал достаточен для того, чтобы оставить преподавание и другие приработки. Откатом назад стал период Гражданской войны и разрухи с «разгулом совместительства». В этот период также сформировался институт «лаборантов», которых в разное время называли *и.д. препаратов*, *лица подсобного персонала*, *помощники зоологов*, *препараты* при отделениях, *научные сотрудники*, несущие обязанности *помощников зоологов*.

Дифференциация сотрудников по характеру труда и квалификации непрерывно нарастала. В 1882 г. в музее были директор, штатные и нештатные хранители, старшие и младшие препараторы, ученик, служители; в 1932 г. – директор, ученый секретарь, старшие зоологи, зоологи, научные сотрудники 1 и 2 разряда, старшие препараторы, препараторы при отделениях, экскурсоводы, письмоводители, зав. делопроизводством и его помощник, библиотекарь и его помощник, помощник директора по АХЧ, бухгалтер, младшие служащие.

В начале периода в музее работали систематики позвоночных и насекомых. Не было ни одного сотрудника, в чьем ведении находились бы исключительно беспозвоночные (помимо насекомых). Такой специалист появился только в 1890 г. (П.П. Шалфеев). Постепенно специалисты по беспозвоночным и насекомым начинают преобладать по численности над систематиками позвоночных. Наряду с систематиками, среди сотрудников появляются биогеографы, гидробиологи, паразитологи. Возрастает профессиональная подготовка сборщиков. По мере роста численности сотрудников ЗМ возрастает их роль в сборе материала. Лица, собиравшие материалы в музей, снабжаются инструкциями для сбора коллекций и экипировкой.

Появления женщин в музее относится к 1895 г., а среди лиц, возглавлявших отделения, – к 1921 г. (Н.П. Анненкова). Женщины преобладали среди технического и обслуживающего персонала. Так, в 1925 г. женщин было 40%, причем в научном персонале они составляли 5%, а в техническом – больше 60%.

ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ БЕЛОМОРСКИХ *BIVALVIA* МЕТОДОМ КОМПЬЮТЕРНОЙ РЕКОНСТРУКЦИИ

Л.П. Флячинская, П.А. Лезин

Одним из важнейших компонентов планктонного сообщества являются личинки беспозвоночных, в частности двусторчатых моллюсков. Без точной видовой идентификации этих животных невозможно получение адекватных научных результатов. Традиционно в исследованиях личинок моллюсков применяются методы световой микроскопии, однако подобный подход не позволяет получить исчерпывающую информацию о форме объекта. Методы же сканирующей электронной микроскопии, помимо своей сложности, не дают представления об окраске животного, которая, наряду с формой, является основным систематическим признаком. Используемый в работе метод компьютерной реконструкции микроскопических объектов лишен указанных недостатков.

Для создания трехмерных компьютерных реконструкций личинок использована оригинальная методика обработки материала. В качестве базы для создания моделей использовали серии цифровых микрофотографий раковин личинок, сделанных с различных глубин резкости. На основе серий фотографий строили трехмерную полигональную модель раковины. Окраску и текстурирование раковины производили наложением на модель специально обработанных микрофотографий животного. Описанная методика позволяет получать трехмерные цветные изображения объекта исследования с высокой степенью достоверности.

Одним из основных систематических признаков является замок личиночной раковины. Разработанная методика дает возможность получать также детальные реконструкции замкового края раковины.

С помощью данной методики исследовано развитие некоторых массовых видов беломорских двусторчатых моллюсков. Получены данные о строении раковины и формирования замка на различных стадиях развития *Mytilus edulis*, *Hiatella arctica* и *Chlamys islandicus*.

МИКРООРНАМЕНТАЦИЯ КОЖНЫХ ПОКРОВОВ АЗИАТСКИХ ЯМКОГОЛОВЫХ ГАДЮК (VIPERIDAE: CROTALINAE): НОВЫЕ ТАКСОНЫ – НОВЫЕ ПАТТЕРНЫ?

Р.Г. Халиков

В течение последних двух десятилетий родоая система подсемейства ямкоголовых гадюковых змей (Viperidae: Crotalinae) претерпела значительные изменения: некогда 2 рода к настоящему времени разделены на 10 самостоятельных родов. Особенности строения кожных покровов и, в частности, их микроструктура были в числе морфологических признаков, на основании которых производилось описание 2 родов: *Protobothrops* и *Triceratolepidophis*. Представители остальных родов ограниченно использовали в исследованиях микроорнаментации кожных покровов. Целью настоящей работы являлось расширенное сравнительно-морфологическое исследование микроструктуры кожных покровов азиатских гадюк подсемейств Azemiopinae и Crotalinae.

Материалом для исследования служили коллекции отделения герпетологии ЗИН РАН: 29 образцов кожных покровов были взяты по стандартной методике с боковой поверхности тела. Материал охватывает все таксоны родового ранга: *Azemiope feae*, *Calloselasma rhodostoma*, *Deinagkistrodon acutus*, *Gloydius* (2 вида), *Hypnale* (2 вида), *Ovophis* (3 вида), *Protobothrops* (5 видов, 4 пригодны для анализа), *Triceratolepidophis sieversorum*, *Trimeresurus* (11 видов, 9 пригодны для анализа), *Tropidolaemus* (1 вид), *Zhaoermia mangshanensis*. Образцы чешуи напыля-

ли платиной и исследовали на сканирующем электронном микроскопе Hitachi S-570 при напряжении 20 кВ. Увеличения 200×, 1500× и 3000× использовали для анализа вторичной структуры, детали третичной структуры выявляли при увеличениях 6000× и 10000×.

Интерпретацию полученных в результате исследования паттернов микроструктуры кожных покровов вели на основании стандартных типов орнаментов Прайса и Стилла. Выявленные паттерны вторичной структуры демонстрируют выраженную родоспецифичность: бороздчато-сетчатый (strioreticulate) тип отмечен только для *Azemiops*, *Calloselasma* обладает слабо выраженным бородавчатым (verrucate) типом, смешанный канальцево-бородавчатый (canaliculate/verrucate) присущ *Deinagkistrodon*, *Gloydus* характеризуется канальцевым (canaliculate), *Hypnale* – канальцевым и слабым бородавчатым, *Ovophis* – слабо выраженным бородавчатым (verrucate), *Triceratolepidophis* и *Trimeresurus* – отчетливым бородавчатым, за исключением *T. stejnegeri* с канальцевым, *Tropidolaemus* – типично гребенчатым (cristate), *Zhaoermia* – слабо выраженным бородавчатым. Два вида рода *Protobothrops* имеют весьма слабо выраженный verrucate паттерн, один вид – смешанный canaliculate/verrucate, тогда как *P. mucrosquamatus* обладает отчетливым verrucate паттерном.

Родоспецифичность в значительной степени свойственна и паттернам третичной структуры чешуй: особый бороздчато-сетчатый (strioreticulate) тип присущ только *Azemiops*, *Calloselasma* имеет очень слабо выраженный сетчатый (reticulate), *Deinagkistrodon* и *Hypnale* – губчатый (porous), *Ovophis* – сетчатый, *Tropidolaemus* – гребенчатый (cristate), *Triceratolepidophis* и *Zhaoermia* – очень своеобразный бахромчатый (fimbriate). Представители лишь 3 родов не обнаруживают столь строгой специфичности: *Gloydus* и *Trimeresurus* имеют и губчатый, и сетчатый типы, а *T. albolabris* и *T. tibetanus* – смешанный червеобразный (vermiculate). *Protobothrops mucrosquamatus* обладает выраженным fimbriate паттерном в противоположность остальным видам рода.

Общее число выявленных паттернов оказывается не столь велико (4 – для вторичной структуры и 5 – для третичной); основные различия между родами внутри несистематических групп щитомордников и куфий заключаются главным образом в степени выраженности canaliculate и verrucate паттернов вторичной структуры соответственно. Принципиально отличные от остальных родов паттерны микроорнаментации свойственны лишь *Azemiops* (Azemiopinae) и *Tropidolaemus* (Crotalinae). Специального обсуждения заслуживает характер встречаемости fimbriate паттерна третичной структуры, не свойственного группе гадюковых змей в целом.

ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ КОМАРОВ РОДА *Aedes* (DIPTERA, CULICIDAE)

А.В. Халин

Кровососущие комары (сем. Culicidae) – одна из наиболее изученных групп насекомых. Это обусловлено их исключительно высоким значением как переносчиков болезней человека и домашних животных. В связи с этим важно точное определение вида комара, так как многие переносимые ими инфекции видоспецифичны.

Наиболее часто используемые диагностические признаки для видов рода *Aedes* – расположение щетинок и чешуек на плейритах груди и среднеспинке (у самок), а также строение генитального аппарата самцов. К сожалению, нередко во время сборов комаров часть чешуек утрачивается, поэтому многие самки оказываются неопределяемыми. Структуры генитального аппарата, имеющие сложную пространственную конфигурацию, у коллекционных особей деформируются вследствие их высыхания. Это обуславливает неправильную интерпретацию их строения при изучении методами световой микроскопии. Для уточнения имеющихся и поиска новых диагностических признаков нами были подробно изучены некоторые структуры антенн, крыльев, а также генитальных сегментов.

Под сканирующим электронным микроскопом (СЭМ) и световым микроскопом (СвМ) были исследованы признаки строения 3-го и 4-го члеников усиков у 600 экз., относящихся к 50 видам рода *Aedes*. Также нами с помощью СЭМ изучены чешуйки на костальном крае крыла у 5 видов из разных подродов рода *Aedes* [*A. (Aedes) cinereus*, *A. (Ochlerotatus) communis*, *A. (Aedimorphus) vexans*, *A. (Finlaya) geniculatus* и *A. (Stegomyia) flavopictus*]. При помощи СвМ изучены чешуйки заднего края крыла у 10 видов сем. Culicidae. В результате проведенных исследований были выделены группы признаков, которые можно рекомендовать для определения некоторых подродов и видов рода *Aedes*. Это – признаки формы и хетотаксии 3-го членика усиков самок, а также расположения чешуек на костальном крае крыла.

Под СЭМ проведено детальное исследование строения генитального аппарата у самцов 7 видов сем. Culicidae. Показано, что некоторые структуры коксита, а также класпеты имеют гораздо более сложное строение, чем это указывалось ранее (Edwards, 1932; Штакельберг, 1937; Belkin, 1962; Mohrig, 1969; Гуцевич и др., 1970; Becker et al., 2003). В связи с этим необходима ревизия диагностических признаков строения кокситов и класпетов у комаров рода *Aedes* для уточнения состояний их признаков в определительных таблицах видов. Данные признаки являются одними из наиболее важных для определения самцов рода *Aedes*.

ПРОЦЕССЫ В ГРАДИЕНТЕ СОЛЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ ВОД

В.В. Хлебович

Гидробионты существуют в средах с концентрацией солей от нескольких миллиграмм в литре (озера с гранитным ложем Карелии и Кольского п-ова) до водоемов аридного климата с самосадочной солью (соленость около 300г/л). В этом широком градиенте соленостей природных вод важнейшие биотические и абиотические процессы изменяются не линейно, а с более или менее резким изменением скоростей и направленности.

Обобщенная схема изменения фаунистического состава гидробионтов в зависимости от солености среды была опубликована мной в 1962 г. на основе кривой А. Ремане (“Artenminimum”) и анализа списка Хеджпета (1959) о населении пересолоненных вод. Состав фауны оказался тесно связанным с физиологией. Основа фауны морей – пойкилосмотические организмы, распространенные в водах соленостью от 5-8‰ до 75-80‰. Особое значение в соленостном спектре занимает его левый фланг. Всегда между морем и рекой существовала зона смешения их вод с соответствующим градиентом солености. Водоемы гипергалинные, очевидно, геологически недолговечны, и эндемизм фауны здесь менее выражен. Узкая соленостная зона 5-8‰ является пределом проникновения пойкилосмотических форм. Более пресные воды смогли заселить только животные с гиперосмотическим типом регуляции, смысл которой – в обеспечении клеток и тканей соленостью внутренней среды обычно не ниже тех же 5-8‰. Гипотоническая регуляция характерна для вторичноморских форм пресноводного происхождения и для ультрагалинных. Таким образом, критическая соленость 5-8‰ имеет глубокое значение как в экологии (когда она выступает как фактор внешней среды), так и в физиологии, выступая как фактор среды внутренней. Отто Кинне предложил называть зону критической солености в экологии *хорогалинной зоной*. Очевидно, представления о хорогалинной зоне – это только часть теории критической солености.

Некоторые физиологические характеристики, помимо осморегуляции, оказываются соленостно зависимыми с переломом около 5-8‰. Это, в частности, – «морские» процессы поглощения РОВ (Хлебович, Комендантов, 1989) и иммунный перекисный ответ эпителия пойкилоосмотиков (Лабас, Гордеева, 2002).

Нелинейность в градиенте солености абиотических процессов связана с границами применимости правила Кнудсена о постоянстве ионных отношений морских вод. Очевидно, это правило не действует при соленостях ниже 5‰ и выше 42-45‰. Около 4-5‰ меняется знак электрического заряда на влекомых рекой частицах, выпадают наиболее обычные

речные минеральные взвеси – иллит и каолинит. О том, что характер осадкообразования по обе стороны критической солености должен быть различным, что должно сказаться на геологических процессах, писалось ранее (Хлебович, 1974). Сейчас эта тема усиленно разрабатывается в Институте океанологии под названием «маргинальный фильтр океана» (Лисицин, Виноградов, 1993).

Часто используемые в гидробиологии термины *эстуарии*, *лагуны* и *дельты* относятся к понятиям геоморфологическим. Они могут быть никак не связанными с фактором солености. Эстуарные, или солоноватоводные экосистемы образуются там, где происходит смешение вод и возникает градиент солености. Это может быть и в эстуариях, и в лагунах, и в рукавах дельты. Отто Кинне предлагает считать хорогалинную зону ядром эстуарных процессов, и он, безусловно, прав. А эстуарием, чрезвычайно удобным для исследований (в силу плавного хода и устойчивости его изогалин), является наш Финский залив.

Содержание

<i>А.О. Аверьянов, А.В. Лопатин, С.В. Лецинский.</i> Новые находки мезозойских млекопитающих в Сибири	3
<i>Н.В. Аладин, Ф.Т. Миклин, И.С. Плотников, Д.Д. Пилюлин, Л.А. Кузнецов, И.В. Панкратова, Д.О. Елисеев.</i> Результаты Аральской экспедиции 2005 г.	4
<i>А.Ф. Алимов.</i> Морфометрия озер, количество видов и биомасса гидробионтов	6
<i>Г.Н. Бужинская.</i> К экологии размножения донных полихет в высокоширотных арктических морях	7
<i>Е.Б. Виноградова, С.Г. Карпова.</i> Экзогенная регуляция автогении у комаров	9
<i>К.В. Галактионов.</i> Феномен партеногенетических метациклов у гимнофаллидных трематод и вопросы эволюции жизненных циклов	10
<i>С.М. Голубков, Е.В. Балушкина, М.С. Голубков, Л.Ф. Литвинчук, Ю.И. Губелит.</i> Взаимоотношения между биоразнообразием и функционированием экосистем на примере соленых озер	11
<i>М.С. Голубков, Ю.И. Губелит, С.М. Голубков, Л.П. Умнова.</i> Первичная продукция гиперсоленых озер Крыма	13
<i>В.И. Гонтарь.</i> Пути эволюции в биполярных семействах мшанок (Bugulidae и Sabereidae, надсемейство Buguloidea)	14
<i>С.Г. Денисенко, С. Кохране, К. Эмблоу, М. Кэрролл, С. Дале.</i> Распределение зообентоса и вертикальный поток органического вещества в Баренцевом море (предварительные результаты экспедиции в августе 2003 г. на НИС «Иван Петров»)	16
<i>А.Ф. Емельянов, В.Г. Кузнецова, К. Ноккала, С. Ноккала.</i> Филогения цикадовых подсемейства Orgeriinae (Homoptera, Dictyopharidae) по морфологическим, кариологическим и молекулярным данным	17
<i>О.В. Зайцева, С.А. Филимонова.</i> Сравнительное ультраструктурное исследование нейроно- и эндокриноподобных клеток в эпителии пищеварительного тракта гастропод	18
<i>В.А. Кривохатский, А.Д. Миронов.</i> Утилитарная ценность биологического разнообразия рекреационных экосистем на примере Петергофского фонтанного парка	20
<i>Л.А. Куприянова.</i> Новые данные о <i>Zootoca vivipara</i> (Jacquin, 1787) (Lacertidae, Reptilia): подвидовое и формообразование, эволюция живорождения (цитогенетический и молекулярно-генетический аспекты)	21

<i>И.А. Левакин.</i> Влияние инвазии <i>Bunocotyle progenetica</i> (Hemiuroideae, Bunocotylineae) и <i>Сryptocotyle cancavum</i> (Heterophyidae) на жизне- способность <i>Hydrobia ulvae</i> (Gastropoda: Prosobranchia) при дей- ствии неблагоприятных условий среды	23
<i>П.А. Лезин, В.В. Халаман, Л.П. Флячинская.</i> Структура биссусных нитей <i>Mytilus edulis</i> L. на разных стадиях прикрепления	24
<i>А.А. Максимов.</i> Макрзообентос вершины Финского залива: совре- менное состояние и многолетние изменения	25
<i>В.Г. Маликов, В.Р. Закирова, Ф.Н. Голенищев.</i> Половая косточка мле- копитающих как новообразование на ранних стадиях историчес- кого становления	27
<i>С.В. Миронов.</i> Филогения перьевых клещей рода <i>Pteronyssoides</i> Hull, 1931 (Astigmata: Analgoidea) и их паразито-хозяйинные связи с ев- ропейскими и африканскими воробьиными	28
<i>В.И. Михалевич.</i> Сходство Fusulinoida и Milioloida – конвергенция или параллелизм?	30
<i>К.С. Надеин.</i> О таксономической структуре рода <i>Psylliodes</i> Latr. (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae)	31
<i>Ю.А. Песенко, А. Поли.</i> Пчелы подсемейства Nomioiinae Африки (исключая Мадагаскар)	33
<i>А.А. Петров.</i> Наконечники бурс бескишечных турбеллярий (Acoela): ультраструктура, актиновые филаменты и таксономическое значение	35
<i>В.А. Петухов, Н.А. Березина.</i> Значение мейо- и макробентоса в при- брежной зоне оз. Кривое (Карелия)	36
<i>О.И. Райкова.</i> Морфологические и молекулярные признаки в сис- тематике и филогении Acoela (на примере семейства Childiidae)	37
<i>Н.В. Слепкова.</i> Кадровый состав зоологического музея в 1882-1932 гг.	39
<i>Л.П. Флячинская, П.А. Лезин.</i> Исследование развития некоторых беломорских <i>Bivalvia</i> методом компьютерной реконструкции	40
<i>Р.Г. Халиков.</i> Микроорнаментация кожных покровов азиатских ямко- головых гадюк (Viperidae: Crotalinae): новые таксоны – новые паттерны?	41
<i>А.В. Халин.</i> Диагностические признаки комаров рода <i>Aedes</i> (Diptera, Culicidae)	43
<i>В.В. Хлебович.</i> Процессы в градиенте солености природных вод	44

Составитель *Н.Г. Богуцкая*
Редактор *Т.А. Асанович*
Компьютерная верстка *Т.В. Дольник*

Подписано в печать 30.03.06. Формат 60×84 ¹/₁₆.
Объем 3 п. л. Тираж 150 экз.

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