

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ**

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

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

**ОТЧЁТНАЯ
НАУЧНАЯ СЕССИЯ
ПО ИТОГАМ РАБОТ 2007 г.**

ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ



**Санкт-Петербург
2008**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

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

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

ОТЧЁТНАЯ
НАУЧНАЯ СЕССИЯ
ПО ИТОГАМ РАБОТ 2007 г.

ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ

8–10 апреля 2008 г.

Санкт-Петербург
2008

**ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ *A. COMMUNIS* DE GEER, 1776
(DIPTERA, CULICIDAE) В УСЛОВИЯХ ТЕРРИТОРИЙ,
ПРИЛЕГАЮЩИХ К ЮЖНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА**

С.В. Айбулатов

Нами были проведены исследования кровососущих двукрылых комплекса гнуса на территории Кургальского полуострова, расположенного в Кингисеппском районе Ленинградской области. Наблюдения охватывают тёплые месяцы (с мая по октябрь) 2005–2007 гг. Наиболее многочисленным видом на данной территории является *Aedes communis* De Geer, 1776. Этот вид, имеющий голарктическое распространение, отмечался практически во всех региональных сводках, касающихся комаров Северо-Западного региона. Он является массовым на территории Псковской (Ульянов и др., 2001) и Новгородской областей (Медведев, Паннокова, 2005), а также обычен на территории города Санкт-Петербурга (Фёдоров, 1983). Нами этот вид отмечался в 6 районах Ленинградской области и 6 районах Санкт-Петербурга.

О высокой численности на Кургальском полуострове говорит уже то, что при сборе на учётчика нападающие самки *A. communis* составляют около 55% всех насекомых комплекса гнуса, нападающих на человека и 50% представителей семейства Culicidae. Нападение самок наблюдали с третьей декады мая по третью декаду августа. Среднее количество самок на учёт (сбор на предплечье за 5 мин) в это время 8.3. В течение полевого сезона имеются два пика нападения, которые были относительно стабильны в течение 3 лет исследования: первый пик приходится на третью декаду мая–первую декаду июня; второй, меньший пик, приходится на первую–вторую декады июля.

Нападение на учётчика наблюдали в диапазоне температур от 8 до 30 °С, влажности воздуха от 36 до 97%, освещённости от 16 до 50 000 лк и скорости ветра от 0 до 5 м/с, однако оптимальны для нападения самок этого вида температура 18–21 °С, влажность воздуха 60–81%, освещённость 600–30 000 лк и скорость ветра 0–0.7 м/с. Имаго были отловлены в большинстве биотопов Кургальского п-ова: на всех типах болот, в зарослях черноольшаника, всех типах леса, а также в жилых посёлках. Единственным биотопом, где *A. communis* отловлен не был, являются заросли тростника. Роение самцов этого вида на Кургальском п-ове отмечали в третью декаду мая–вторую декаду июня.

Личинок *A. communis* обнаруживали в микроводоёмах (ямах, воронках, копанках) с первой декады мая по вторую декаду июня. Выплод личинок *A. communis* наблюдали только в 6 из 12 биотопов Кургальского п-ова: в зарослях черноольшаника, лесу еловом, елово-широколиственном, сосновом, на лугу пойменном и суходольном. Сборы личинок в трёх последних биотопах единичны, и, по всей вероятности, эти биотопы не являются обычными для выплода *A. communis* в условиях запада Ленинградской области. Показатели *ph* водоёмов, в которых выплывался *A. communis*, близки к нейтральным (5.9–6.8), что совпадает с данными других авторов (Сазонова, 1959; Скрипченко, 2000).

О ПОЛОВОЙ ПЕРЕДАЧЕ ПАТОГЕНОВ У КЛЕЩЕЙ РОДА *IXODES* И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭТОГО ФЕНОМЕНА КАК ЭЛЕМЕНТА БОРЬБЫ С КЛЕЩАМИ

**А.Н. Алексеев¹, Е.В. Дубинина¹, Г.Р. Леднев², Г.В. Митина²,
А. Мовилэ³, И.К. Годераш³, Ю.С. Токарев²**

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;

²Всероссийский НИИ защиты растений РАСХН, Санкт-Петербург, Пушкин;

³Институт зоологии АН РМ, Кишинэу, Молдова

Половая передача патогенных для человека (и животных, включая самих переносчиков) микроорганизмов может играть существенную роль как в поддержании активности и существования очагов природных инфекций, так и в регуляции численности самих переносчиков. Лучше всего изучена половая передача арбовирусов, поскольку она была впервые установлена как существенный фактор поддержания очагов желтой лихорадки (её «деревенской» формы) и лихорадки денге в отсутствии доноров вируса – больных людей, служащих источником крови и возбудителей для комаров-переносчиков. Проверка гипотезы возможности передачи вируса клещевого энцефалита зараженными самцами (Чунихин и др., 1983) показала, что в спермиях зараженных самцов содержатся зрелые вирионы, которые в половине случаев (6 из 12) были переданы самкам таежных клещей *Ixodes persulcatus* Schulze. В 2 случаях из 5 в яйцекладках зараженных таким образом самок обнаружен вирус.

Трансовариальная передача боррелий – феномен, крайне редкий у лесных клещей *Ixodes ricinus* (L.) (Rijpkema et al., 1995), а у *I. persulcatus* практически отсутствует (Nefyodova et al., 2004), что, однако, не

исключает половой передачи боррелий. При совместном содержании самок и самцов *I. persulcatus*, собранных в очаге боррелиоза с последующим определением числа живых спирохет в самках и самцах и видовым определением боррелий, обнаружена преимущественная передача *Borrelia garinii* от зараженных самцов незараженным голодным самкам. Обратный обмен – от самок к самцам – выявлен не был (Aleksiev, Dubinina, 1996; Aleksiev et al., 1999). Такой обмен не приводит к трансвариальному переходу боррелий, однако пополняет запас зараженных самок в природе, способствует продолжению циркуляции возбудителя и увеличивает опасность передачи человеку возбудителей именно нейроборрелиоза.

Описанный путь заражения самок возможен вследствие того, что оплодотворение и *I. ricinus*, и *I. persulcatus* происходит не на хозяине, а в начале сезона активности – на растительности. Самой продолжительной фазой копуляции является 6-я (Voshan et al., 1999), во время которой ротовые органы самца, введенные в половое отверстие самки, расширяют его для последующего закрепления сперматофора. Именно эта особенность поведения и способ копуляции не на хозяине позволили получить эффект многократного усиления акарицидного действия грибов-гифомицет, выделенных от погибших клещей (Mitina et al., 2007), причем погибали не только обработанные конидиями грибов самцы, но и копулировавшие с ними интактные самки.

Исследование выполнено при поддержке российско-молдавского гранта РФФИ № 06–04–90814–Мол_а и получило золотую медаль и диплом на 55-м Международном салоне инноваций – Брюссель Eureka, 2006.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ЖИВОТНЫХ В ЕДИНИЦАХ ФИЗИЧЕСКОГО И БИОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕМЕНИ

А.Ф. Алимов, Т.И. Казанцева

Когда речь заходит о понятии времени применительно к живому организму, возникают три главных вопроса: 1) какова максимально возможная продолжительность жизни организма? 2) что такое биологическое (внутреннее) время организма и как оно соотносится с физическим (внешним) временем? и 3) связаны ли эти величины с массой организма? Мы попытались рассмотреть эти вопросы для двух групп животных, различающихся по характеру роста массы: *непрерывно растущих* в течение всей жизни и *прекращающих рост* на

определенной стадии развития с сохранением примерно постоянной массы на протяжении всей оставшейся жизни.

Как известно, единицы физического времени определяются скоростью вращения Земли вокруг своей оси и вокруг Солнца, и в этих единицах мы измеряем длительности любых интервалов времени. Однако биологические системы живут в своем внутреннем времени, определяемом скоростями происходящих в них процессов. Величина единицы биологического времени зависит от того, какой именно процесс взять за основу при ее определении. Мы предложили два определения единицы внутреннего времени для целого организма.

Первое определение основано на процессе роста массы (как наиболее легко оцениваемого параметра) и применимо только к непрерывно растущим животным. *Второе определение* основано на процессе метаболизма, присущем всем организмам независимо от особенностей роста массы. В обоих случаях единица внутреннего времени определяется как величина, обратная удельной скорости соответствующего процесса, т.е. равна интервалу физического времени, который необходим для того, чтобы единица активной массы организма осуществила один элементарный акт данного процесса: приросла на одну единицу массы либо утилизировала одну единицу энергии. Так как скорости этих процессов меняются с возрастом, единица внутреннего времени оказывается величиной, во-первых, переменной относительно физического времени и, во-вторых, индивидуальной для каждого организма.

Из этих определений следует, что суммарная за время жизни удельная скорость роста массы или метаболизма (математически выражаемая в виде интеграла) равна продолжительности жизни, измеренной в соответствующих единицах внутреннего времени. Для расчета максимальных длительностей жизни (θ_w или θ_Q) в единицах внутреннего времени необходимо знать вид зависимости удельной скорости роста массы $[c_w(t)]$ или удельной скорости метаболизма $[q(t)]$ от физического времени t и максимальную продолжительность жизни животного в единицах физического времени (t_{max}).

Примером животных, непрерывно растущих в течение всей жизни, являются рыбы. Для нескольких видов рыб из разных водоемов мы построили функции роста массы $w(t)$ в виде кривой Берталанфи, оценили t_{max} как вторую точку перегиба кривой скорости роста массы и рассчитали соответствующие значения θ_w . Для животных, прекращающих рост в процессе развития, описание зависимости $q(t)$ является непростой задачей. На основе некоторых гипотез и литератур-

ных данных эта задача была нами решена для птиц, причем $q(t)$ и t_{max} были выражены через массу взрослой особи W . При этом наша оценка $t_{max} = f(W)$, основанная на процессе метаболизма, дает результаты, статистически не отличающиеся от оценок по известным эмпирическим формулам, выражающим t_{max} через W . Для различных представителей воробьиных и неворобьиных птиц были рассчитаны значения t_{max} и θ_Q . Оказалось, что как для рыб, так и для птиц при довольно значительных внутри- и межвидовых различиях в оценках t_{max} различия в оценках максимальной продолжительности жизни в единицах внутреннего времени не столь велики.

Таким образом, впервые предложены теоретически обоснованные способы определения максимальной продолжительности жизни животных, учитывающие особенности их роста и метаболизма.

ВЛИЯНИЕ БИОТИЧЕСКИХ И АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ МАЛЫХ ОЗЕР С РАЗНОЙ МИНЕРАЛИЗАЦИЕЙ ВОДЫ

Е.В. Балужкина, С.М. Голубков, М.С. Голубков, Л.Ф. Литвинчук

Исследования, проводившиеся на минерализованных озерах Забайкалья (Клишко, Балужкина, 1991) и Крыма (Балужкина, Петрова, 1987; Ivanova et al., 1994) а также данные, полученные в 2004–2005 гг. (Балужкина и др., 2005; Балужкина и др., 2007; Balushkina et al., 2005; Golubkov et al., 2007) показали, что число видов зоопланктона и макрозообентоса в диапазоне солености 3–340‰ снижается с увеличением степени минерализации воды. В отличие от зоопланктона и макрозообентоса количество видов фитопланктона было почти не связано с соленостью. Это подтверждало 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 при изучении влияния ацидофикации на видовое богатство экосистем (Golubkov et al., 2007).

Продуктивность фитопланктона в гипергалинных озерах Крыма была положительно связана с его видовым богатством. Одна из вероятных причин снижения продуктивности фитопланктона при высоких соленостях воды связана с трофическими взаимодействиями в планктоне – значительным прессом планктонного фильтрата *Artemia* sp. 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.

На примере малых гипергалинных озер Крыма показано, что большая часть структурных и функциональных характеристик макрозообентоса связана достоверными корреляциями с биотическими и абиотическими характеристиками озер. Численность, биомасса, продукция макрозообентоса и рационы нехищного макрозообентоса снижались с увеличением солёности и возрастали с увеличением количества хлорофилла «а» и первичной продукции.

В отличие от гипергалинных озёр Крыма в озёрах Забайкалья при более низкой минерализации воды (от 3 до 11‰) величины продукции сообществ донных животных в значительной степени зависят от их внутренней структуры и определяются соотношением биомасс хищных и нехищных животных. С увеличением отношения $B_x/B_{нх}$ (т.е. с увеличением доли биомассы хищных) продукция сообществ донных животных снижается.

Сообщество зоопланктона в меньшей степени, чем сообщество макрозообентоса, лимитировано абиотическими характеристиками среды обитания, и лишь число видов зоопланктона достоверно снижается с увеличением солёности. Влияние солёности на биомассу зоопланктона (в отличие от биомассы макрозообентоса) слабо достоверно, что вполне закономерно, т.к. сообщество зоопланктона представлено большим числом видов, заселяющих в озерах более широкий диапазон солёности, чем макрозообентос. Численность, биомасса, продукция и рационы зоопланктона и макрозообентоса возрастали с увеличением продуктивности озер.

Сравнение суммарных величин рационов нехищных животных зоопланктона и зообентоса и величин первичной продукции указывало на достаточно напряженные пищевые взаимоотношения в исследованных озерах.

В исследованных крымских озерах (за исключением оз. Кояшское) продукция зоопланктона по отношению к первичной продукции изменялась от 0.4 до 7.4%, составляя в среднем 3.6%, что практически совпадает со значениями, известными для пресноводных экосистем (Иванова, 1985; Алимов, 1989). При солёности более 184–340‰ в оз. Кояшское, где трофическая структура предельно упрощалась и обитали лишь артемии, эффективность утилизации энергии в экосистеме возрастала и доля продукции зоопланктона по отношению к первичной продукции составляла 44%, а их рацион в среднем за период

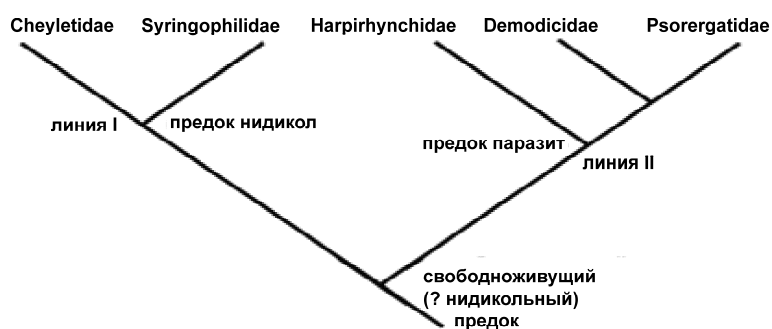
наблюдений был равен величине первичной продукции. В оз. Кояшское сложились оптимальные условия, обеспечивающие высокую эффективность процесса образования иловых отложений, обогащенных органическими веществами.

ФИЛОГЕНИЯ КЛЕЩЕЙ НАДСЕМЕЙСТВА CHEYLETOIDEA (ACARI: PROSTIGMATA)

А.В. Бочков

Надсемейство Cheyletoidea долгое время включало большинство протистигматических клещей – постоянных паразитов позвоночных, являясь, скорее, экологической, нежели филогенетической группировкой. Наши предыдущие исследования показали, что ряд семейств должен быть исключен из состава этого надсемейства, а оставшиеся 5 семейств образуют четко очерченную голофилетическую группу, которая может быть охарактеризована многими уникальными синапоморфиями в строении гнатосомы, тела и ног.

Накопленные к настоящему времени данные позволяют провести гомологии между большинством структур хейлетоидей с таковыми у остальных протистигматических клещей, включая все хетотаксические признаки, и сделать наши филогенетические построения более обоснованными. Учитывая важную роль, которую играют хейлетоидеи в понимании закономерностей возникновения и развития паразитизма у клещей, исследования их филогенетических отношений представляют большой интерес, поэтому нами с позиций парсимониальной кладики была произведена попытка реконструкции филогении хейлетоидей, учитывающая все новые данные.



Полученная гипотеза, базирующаяся на широком наборе внешне-морфологических признаков (96 признаков) и протестированная с помощью критерия множественной внешней группы, полностью согласуется с ранее опубликованными результатами (Бочков, 2002).

Надсемейство Cheyletoidea представлено 2 эволюционными линиями. Первая линия (Cheyletidae + Syringophilidae) включает как хищных клещей, так и паразитов. Паразитизм в этой линии возник сравнительно недавно у клещей, обитающих в гнездах позвоночных. Вторая линия состоит из клещей семейства Harpirhynchidae, которые являются эндо- и эктопаразитами птиц и змей, и 2 семейств эндопаразитов млекопитающих, Demodicidae и Psorergatidae.

Исходя из полученной филогенетической гипотезы и широкого распространения этих клещей по таксонам хозяев, можно предположить, что общий предок Harpirhynchidae (Demodicidae – Psorergatidae) паразитировал еще на общем предке птиц и млекопитающих. Нельзя, однако, отрицать и возможность вторичного перехода клещей на ранних стадиях формирования данных групп позвоночных.

ИЗУЧЕНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КОМАРОВ КОМПЛЕКСА *CULEX PIPIENS* (DIPTERA, CULICIDAE) В РОССИИ МОЛЕКУЛЯРНЫМИ МЕТОДАМИ ДИАГНОСТИКИ

Е.Б. Виноградова¹, Е.В. Шайкевич²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;

²ИОГЕН РАН, Москва

Повсеместно распространенные комары комплекса *Culex pipiens* имеют большое научное и медико-ветеринарное значение как кровососы (особенно на урбанизированных территориях) и переносчики возбудителей ряда заболеваний человека и животных (Vinogradova, 2000). Комплекс состоит из *Culex quinquefasciatus* Say, *Culex pipiens* L., *Culex pipiens pallens* Coq., *Culex pipiens australicus* Dobr. and Drum., *Cx. torrentium* Mart. и *Cx. vagans* Wied. (двух первых некоторые авторы считают подвидами). На территории России встречаются сиблинг-виды *Cx. pipiens* и *Cx. torrentium*, а также *Cx. vagans* (на востоке страны). *Cx. pipiens* представлен двумя формами, экотипами или биотипами, – неавтогенным *pipiens* и автогенным *molestus*, известным как городской комар. Члены комплекса *Cx. pipiens* хорошо дифференцированы по экофизиологическим особенностям, но мало различаются по традиционным морфологическим признакам. Эта

ситуация обусловила поиск современных молекулярных методов их идентификации. Основные достижения в этой области отражены в публикациях зарубежных (Miller et al., 1996; Guillemaud et al., 1997; Kent et al., 2003; Smith, Fonseca, 2004; Fonseca et al., 2004; Bahnk, Fonseca, 2006) и отечественных авторов (Виноградова и др., 2003; Виноградова, Шайкевич, 2005; Шайкевич и др., 2005; Храброва и др., 2005; Vinogradova, Shaikevich, 2007; Shaikevich, 2007; Vinogradova et al., 2007).

Данные о распространении в России *Cx. pipiens* и *Cx. torrentium* многочисленны, но в большинстве случаев они основаны на определении личинок и, вероятно, не совсем правильно отражают реальную ситуацию, так как ранее использованные признаки личинок признаны несостоятельными: эти виды достоверно различаются только некоторыми деталями строения гениталий самцов (Dahl, 1988; Федорова, Шайкевич, 2007 и др.). Мы использовали для анализа географического и биотопического распространения членов комплекса *Cx. pipiens* на европейской части России разработанные нами молекулярно-генетические методы. Они включали зараженность эндосимбиотической бактерией *Wolbachia pipientis*, размеры ITS2 рибосомной ДНК, размеры фрагментов рестрикции (рестриктазы BclI, SspI и HaeIII) гена цитохромоксидазы I (COI) митохондриальной ДНК (3' и 5' концы COI).

Всего проанализированы 1062 особи из 40 сборов, сделанных в 30 пунктах. В результате однородные популяции автогенной формы *molestus* (городской комар) были отмечены в подвальных биотопах 8 городов, а однородные популяции неавтогенной формы (*pipiens*) – в наземных водоемах окрестностей Москвы, в Краснодаре, Нальчике, Кизляре и Георгиевске. Смешанные популяции обеих форм обнаружены в наземных водоемах Краснодара и (в виде исключения) в подвальном водоеме Владикавказа. В умеренном климате репродуктивная изоляция между формами, вероятно, обусловлена биотопической специализацией (наземные и подземные водоемы), типом предкопуляционного поведения (стеногамия–эвригамия) и характером наследования диапаузы при их скрещивании (Виноградова, 1997). *Cx. torrentium* найден в Карелии, окрестностях Санкт-Петербурга, Москвы и Ярославля, в Ленинградской, Саратовской, Ивановской, Нижегородской и Свердловской областях. Значительный интерес представляет нахождение смешанных наземных популяций неавтогенной формы *Cx. pipiens* и *Cx. torrentium* в окрестностях Москвы и в Нижегородской области. Один из механизмов их изоляции, очевидно, связан с цитоплазматической несовместимостью при скрещивании, обуслов-

ленной присутствием бактерии *W. pipientis* у *Cx. pipiens* и ее отсутствием у *Cx. torrentium*.

Таким образом, молекулярные методы диагностики оказались эффективными при изучении распространения и структуры популяций комаров комплекса *Culex pipiens*.

РАННИЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ СКЕЛЕТА В ОНТОГЕНЕЗЕ И ФИЛОГЕНЕЗЕ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

О.С. Воскобойникова

При изучении развития скелета различных представителей отряда окунеобразных (самого многочисленного по числу видов и одного из наиболее продвинутых отрядов костистых рыб) установлено, что окунеобразные характеризуются стабильной последовательностью закладки хрящевых и костных элементов, которая соответствует последовательности и у других костных рыб (Воскобойникова, 2005). Первыми в онтогенезе появляются хрящевые элементы черепа, осевого скелета и скелета хвостового плавника. После их возникновения начинается закладка покровных костей. Позднее появляются замещающие кости. Во многих костях комплексного происхождения покровные элементы также появляются раньше замещающих (Воскобойникова и др., 2004).

На примере четырех видов из разных отрядов костистых рыб показано, что последовательность закладки покровных костей демонстрирует более значительную стабильность по сравнению с таковой замещающих костей (Mabee et al., 2000). По установившемуся мнению (Крыжановский и др., 1953; Константинов, 1957; Weisell, 1967), стабильность последовательности закладки самых ранних костных элементов определяется их важным функциональным значением. Повидимому, это касается и покровных составляющих костей комплексного происхождения. Вместе с тем неизменная последовательность появления в онтогенезе костистых рыб сначала хрящевых, затем костных покровных и, наконец, костных замещающих элементов с точки зрения критерия онтогенетического предшествования позволяет предположить ту же последовательность появления скелетных составляющих и в филогенезе низших позвоночных.

Можно считать доказанным, что в филогенезе позвоночных животных покровные элементы костного скелета предшествовали замещающим (Шмальгаузен, 1938; Воробьева, 1975, 1982). Таким образом, бо-

лее ранняя закладка элементов покровного скелета в онтогенезе костистых рыб соответствует его более раннему появлению в филогенезе.

Сложившиеся к настоящему времени представления о последовательности появления в филогенезе позвоночных животных хрящевой и костной скелетной ткани носят противоречивый характер. Начиная с Гегенбаура, исследователи классической морфологической школы считали хрящевой скелет исходным для позвоночных животных (Gegenbaug, 1898; Северцов, 1916б, 1917; Шмальгаузен, 1938; Румянцев, 1958; Denison, 1963). Однако позднее сформировалось палеонтологическое направление, представители которого на основании гистологических и палеонтологических данных рассматривают хрящевую ткань как более позднее образование по сравнению с покровной костной тканью (Stensio, 1927; Stensio, Holmgren, 1936; Romer, 1942; Jarvik, 1960; Schaeffer, 1961; Ромер, Парсонс, 1992 и др.). Более раннее появление в онтогенезе хрящевой ткани объясняется этими авторами тем, что хрящ представляет собой гетерохронную эмбриональную адаптацию позвоночных, являясь более гибкой функциональной структурой в условиях роста.

Последние палеонтологические находки, обнаруженные в ранних кембрийских отложениях Китая (530 млн. лет), представляют собой древнейших бесчелюстных позвоночных (Chu et al., 1999). Они лишены наружного костного скелета, а внутренний скелет предположительно сформирован хрящевой тканью. На основании изучения этих ископаемых предложено новое филогенетическое дерево низших позвоночных, которое предполагает, что кость появилась в филогенезе позвоночных относительно поздно, после дивергенции миног и миксин (Chu et al., 1999; Janvier, 1999). Таким образом, данные современной палеонтологии согласуются с выводами онтогенетического анализа о предшествовании хряща костной ткани в филогенезе позвоночных.

ОЦЕНКА СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЭСТУАРИЯ Р. НЕВА

С.М. Голубков

Проведена оценка состояния биологического разнообразия эстуария р. Нева (восточная часть Финского залива) с использованием индикаторов, разработанных Международной исследовательской группой по оценке здоровья экосистем (SGEH) Балтийского моря. Инди-

каторы включали состояние биоразнообразия макрофитов, макрозообентоса, видов вселенцев, рыб, водных птиц; состояние популяций тюленей, процент площади охраняемых территорий от общей площади водоема. Оценка состояния биоразнообразия проводилась на основе сравнения современного состояния индикаторных сообществ с состоянием первой половины прошлого века по значительности изменений по пятибалльной шкале. Изменение состояния по сравнению с исходным менее 25% рассматривалось как очень хорошее (оценка 5), от 25 до 51 – как хорошее (оценка 4), от 51 до 75 – как среднее (оценка 3), от 76 до 90 – как плохое (оценка 2) и более 10% – как очень плохое (оценка 1).

Оценка значительности изменений биологического разнообразия экосистемы по пятибалльной шкале показала, что среднее состояние биоразнообразия Невской губы (верхней части эстуария) можно оценить как плохое, а состояние нижней солоноватоводной части – как среднее. Показано, что к основным антропогенным факторам, влияющим на биоразнообразие эстуария Невы, относятся процессы эвтрофирования вод и массовые вспышки цианобактерий, вселение чужеродных видов организмов, а также грунтонамывные работы, приводящие к распространению минеральной и органической взвеси на значительные площади акватории.

В настоящее время в восточной части Финского залива виды вселенцы составляют около 8% от общего числа видов и 60–90% биомассы сообществ донных животных. Вспышки цветения нитчатых водорослей и их плавающие маты воздействуют на динамику биоразнообразия зообентоса в мелководной прибрежной зоне. Дегградация естественных донных сообществ, в которых ранее доминировали ракообразные, ведет к ухудшению условий питания рыб и в значительной степени ответственна за резкое уменьшение численности их популяций, которое, в свою очередь, может быть отчасти ответственным за многократное сокращение популяции кольчатой нерпы.

Крупномасштабные дноуглубительные и грунтонамывные работы, связанные со строительством новых территорий, портов и нефтяных терминалов, отрицательно влияют на популяции рыб и сообщества погруженных макрофитов в Невской губе. Большинство нерестилищ рыб в восточной мелководной части Невской губы и мест гнездования водоплавающих птиц было потеряно в течение последних десятилетий. В нижней солоноватой части эстуария имеется достаточное количество охраняемых территорий, однако они в основном нацелены на сохранение популяций птиц и наземных биотопов. На акватории Невской губы охраняемые территории практически отсутствуют.

При составлении долгосрочных прогнозов и разработке мер по сохранению и улучшению состояния биоразнообразия необходимо принимать во внимание периодичность климатических изменений и планируемое развитие региона. Для улучшения состояния биологического разнообразия в восточной части Финского залива необходимо сократить интенсивность антропогенных воздействий. Для этого при дноуглубительных работах, намыве новых территорий и строительстве портов должны применяться новые прогрессивные технологии; необходимо также уменьшить нагрузку биогенными и токсичными веществами. Важно принять законодательные меры для ужесточения контроля за балластными водами судов и акклиматизацией новых видов в регионе. Статус настоящих морских охраняемых территорий должен быть распространен на морскую часть существующих и создающихся заповедников и заказников.

***CONOPEUM SEURATI* – ВСЕЛЕНЕЦ В КАСПИЙСКОЕ МОРЕ ИЛИ *CONOPEUM SP. N.* – НОВЫЙ ВИД В КАСПИИ**

В.И. Гонтарь, А.Г. Тарасов

За пределами Каспийского моря в Мировом океане описаны 11 современных видов, 2 из которых обитают в смежном биогеографическом районе. Ископаемые представители известны с сеномана (K_2c , ~100–110 Ma) (Cantu, Bassler, 1920), а *C. tenuissimum* – с плиоцена (N_2 , ~10–2 Ma).

Род *Conopeum* был установлен Греем (1848, с. 108) с типовым видом *Millepora reticulum* Linné (1767, с. 1284), который Blainville (1834, с. 447) отнёс к Membraniporidae. Это родовое название затем было потеряно из виду до Нормана (1903, с. 586). Этот автор сообщил, что пересмотрел образцы в Британском музее, отнесенные к этому роду, и определил, что все они принадлежали *Membranipora lacroixi* (Audouin, 1824) (цит. по: Vobin et Prenant, 1962). Имеется двусмысленность, которой мы стараемся избегать, когда говорим о *Membranipora lacroixi* Busk (1854, с. 60, pl. LXIX, рис. 1–5). Для более поздних авторов этот вид не идентичен (Waters, 1898) настоящему *Flustra lacroixi* Audouin (1824), описанному у берегов Египта и, по-видимому, обнаруженному только в ископаемом состоянии. Современные авторы считают также единогласно, что существует синонимия между *lacroixi* Busk и *reticulum* (Linné).

Представители рода распространены преимущественно антропо-пически. Л.С. Берг (1953) вполне справедливо утверждал, что термин *биполярное распространение* должен применяться не собственно к 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). 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.

Проникновение типового вида рода *C. reticulum* в районы распространения в Чёрном море ограничивалось зоной критической солёности (~8–9‰) (Брайко, 1960, 1968). Близкий вид *C. seurati* отмечался даже в пресных водах, и личинки встречались с июня по зимний сезон (Ryland, 1965). Личинки *C. seurati* по типу – cyphonautes, но менее уплощены и без створок раковины. В планктоне могут плавать до 3 дней (Cook, 1962). Вероятно, в предыдущие геологические эпохи это позволило вселенцу занять панкаспийский ареал. В 1981–1986 гг. тем не менее подобное распределение для *Conoreum* sp. n. не наблюдалось.

ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА ГАСТРОПОД: СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЯ С ДРУГИМИ БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ И ПОЗВОНОЧНЫМИ ЖИВОТНЫМИ

О.В. Зайцева

Для понимания эволюционных закономерностей становления и развития регуляторных систем пищеварительного тракта необходимы сведения по представителям различных филогенетических групп животных. Брюхоногие являются обширным по числу видов и до сих пор мало изученным в этом плане классом моллюсков. Хотя многие виды гастропод стали классическими модельными объектами для решения целого ряда проблем современной нейробиологии и эндокринологии, организация их висцеральной нервной системы, включая пищеварительную, долгое время не изучалась. Исследования регуляторных элементов пищеварительной системы брюхоногих моллюсков ограничивались преимущественно описанием эндокриноподобных клеток гастродермиса (Пунин, 2001, обзор).

В настоящей работе впервые проводится сравнительный анализ и обобщение новых данных по организации нервной системы пищеварительного тракта брюхоногих в свете современных представлений о строении энтеральной нервной и диффузной эндокринной систем позвоночных и беспозвоночных животных. Целью работы стало выявление общих закономерностей и особенностей эволюционного развития регуляторных (и прежде всего нервной) систем пищеварительного тракта брюхоногих моллюсков. В работе использованы результаты собственных нейрогистологических, гистохимических, иммуногистохимических и электронно-микроскопических исследований последних лет, полученных при участии Т.Г. Маркосовой, В.В. Соболевой, С.А. Филимоновой и Т.В. Кузнецовой, а также данные литературы.

Продемонстрировано, что нервная система стенки всех отделов пищеварительного тракта моллюсков представлена разнообразными интраэпителиальными нейроноподобными клетками, отростки которых образуют мощное базисэпителиальное сплетение, а также многочисленными субэпителиальными нейронами и нервными волокнами, приходящими из центральной нервной системы. Между интра- и субэпителиальными нервными элементами существует связь за счет взаимного проникновения отростков и паракринии. Классические синаптические контакты в базисэпителиальном нервном сплетении выявляются редко, однако наблюдается явление паракринии через базальную мембрану и в межклеточное пространство между основными типами эпителиоцитов, а также экзоцитоз в просвет пищеварительного тракта. Важную роль в регуляции пищеварительных функций у моллюсков, как и у позвоночных и целого ряда исследованных беспозвоночных животных, играют, очевидно, оксид азота и ацетилхолин.

Показана высокая NADPH-диафоразная и холинэстеразная активности большого числа интраэпителиальных нервных элементов, субэпителиальных нейронов и нервных волокон, иннервирующих мышечные элементы в стенке всех основных отделов пищеварительного тракта моллюсков. Выявлены отдельные интра- и субэпителиальные FMRFамидергические клетки и нейротензинергические нервные волокна.

Доказано, что наиболее сложно организована нервная система пищеварительного тракта наземных легочных улиток. В пищеводе, желудке и средней кишке у улитки *Achatina fulica* обнаруживаются субэпителиальные гломерулярные структуры и скопления нейронов, формирующие не имеющие оболочки примитивные микроганглии.

Гломерулярные структуры рассматриваются традиционно как особые центры обработки сенсорной информации. Они представляют собой обязательные компоненты обонятельных центров позвоночных, членистоногих и наземных легочных моллюсков. Не имеющие еще собственной оболочки микроангии характерны для стенки пищеварительного тракта низших позвоночных (рыб) и не были еще описаны в пищеварительной системе у беспозвоночных.

Полученные данные показывают, что в организации регуляторных систем пищеварительного тракта у гастропод имеются черты сходства с низшими позвоночными. Однако, как и у других исследованных беспозвоночных (кроме Tunicata и Insecta), существенным компонентом нервной системы пищеварительного тракта моллюсков являются интраэпителиальные элементы, представляющие собой, очевидно, наиболее древние в эволюционном плане отделы висцеральной нервной системы.

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

НИТРОКСИД-, МОНОАМИН-, ПЕПТИД- И ХОЛИНЕРГИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯТОРНЫЕ СИСТЕМЫ НЕМЕРТИН: ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ФИЛОГЕНИИ И СИСТЕМАТИКИ

О.В. Зайцева, Т.Г. Маркосова

Немертины являются своеобразной группой беспозвоночных животных с не выясненными еще до конца филогенетическими связями. Изучение нервной системы подобных групп животных принципиально важно как для разработки системы животного царства, так и для понимания закономерностей эволюции нервной и сенсорных систем в целом. Сравнительные гистохимические и иммуноцитохимические исследования нервной системы немертин, отнесенных к разным систематическим группам, представляют большой интерес для дальнейшей разработки их внутренней системы, прояснения их филогенетических связей и возможного происхождения. К сожалению, до последнего времени такие исследования на немертинах не проводились. Известна только одна работа, дающая общие представления о распределении катехоламинов у *Lineus sanguineus* (Reuter, 1969).

Целью настоящей работы стало обобщение впервые полученных нами данных по морфологическим особенностям и распределению

нитроксид, серотонин-, катехоламин-, нейротензин-, FMRФамид- и холинергических клеток у 7 видов беломорских и 2 видов дальневосточных немертин, относящихся к разным отрядам и классам. В работе использованы иммуноцитохимические методы выявления регуляторных пептидов, серотонина и ацетилхолинтрансферазы, а также флуоресцентно-гистохимический метод Фернесса для обнаружения катехоламинов и гистохимический метод выявления NADPH-диафоразы (NADPHd), являющейся топографическим маркером нитроксидергических клеток.

Особенностями исследованных немертин оказались: 1) широкое представительство в периферических и центральных отделах нервной системы нитроксидергических клеток, осуществляющих иннервацию всей мускулатуры тела, хобота и пищеварительного тракта, а также эпидермис, эпителии ринхоцеля, хобота и всего пищеварительного тракта, и 2) отсутствие FMRФамидергических регуляторных элементов в пищеварительном тракте. Следует отметить, что FMRФамидергические нервные элементы являются обязательными компонентами пищеварительной системы остальных Eumetazoa за исключением низших Bilateria (Xenoturbellida, Nemertodermatida и Acoela). Отсутствие FMRФамид-иммунореактивной иннервации кишки Nemertodermatida и Xenoturbellida, кишечной паренхимы Acoela и всего пищеварительного тракта немертин может являться их плезиоморфным признаком и служить аргументом в пользу раннего обособления этих групп животных от основного филогенетического ствола Bilateria.

Полученные данные по распределению NADPHd активности говорят об активном участии оксида азота в регуляции работы ресничных эпителиев и мышечных сокращений основных отделов тела и органов у представителей разных филогенетических ветвей немертин. Активность ацетилхолинтрансферазы (АХТ – маркер ацетилхолина) выявлена в нейронах ЦНС и нервных волокнах, иннервирующих мышечную стенку тела животных, однако наиболее высокую активность АХТ демонстрируют многочисленные нейроноподобные клетки открытого и закрытого типов в эпителии глотки и кишечника немертин. В распределении моноамин- и пептидергических элементов у разных видов немертин обнаружены существенные отличия. Они выражены прежде всего в количестве элементов тех или иных эргичностей и их локализации в определенных органах и отделах тела животных. Наибольшие различия выявлены в иннервации мышечной стенки тела, хобота и в нервной системе пищеварительного тракта. Так, например, у исследованных представителей Paleonemer-

tini и Heteronemertini иннервирующие мышцы нейротензинергические нейроны располагаются как в боковых нервных стволах, так и непосредственно в мышцах, причем большая их часть у *Cerebratulus* sp. в отличие от линеусов (Heteronemertini) концентрируется около нервных стволов. У *Amphyporus lactifloreus* (Hoplonemertini) все нейротензинергические нейроны стенки тела оказываются сконцентрированными в нервных стволах. Сходные тенденции наблюдаются и в распределении FMRFамидергических клеток стенки тела. Обнаруженные особенности отражают, очевидно, процесс постепенного клеточного погружения пептидергических нейронов вглубь тела немертин, заканчивающегося включением этих клеток в состав ЦНС.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты №№ 06-04-49096 и 06-04-48544).

ТЕРМОПЕРИОДИЧЕСКАЯ НАСТРОЙКА ЦИРКАДИАННОГО РИТМА ЛОКОМОЦИИ У СВЕРЧКА *GRYLLUS BIMACULATUS*

С.Г. Карпова¹, К. Томико²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;

²Университет г. Окаяма, Япония

Суточный ритм локомоции сверчка *Gryllus bimaculatus* контролируется парой сопряженных циркадианных осцилляторов, расположенных в оптических долях; их удаление приводит к аритмии. Известно, что осцилляторы могут синхронизироваться фотопериодом, однако роль суточных изменений температуры в регуляции ритма и молекулярные механизмы термопериодического контроля остаются неисследованными.

Изучены суточные ритмы локомоции *G. bimaculatus* при постоянной темноте и термоцикле 23 °С : 27 °С периодичностью 20, 24 и 30 ч (10 : 10, 12 : 12 и 15 : 15 ч). В опытах использовали интактных самцов и самцов с удаленными оптическими долями.

Ритм активности у большинства интактных особей синхронизировался с 24-часовым термопериодом, максимумы активности отмечались в начале и конце термофазы. При цикле с периодом 20 или 30 ч синхронизации не наблюдалось, насекомые проявляли ритм локомоции с периодом 23.84 ± 0.08 и 23.87 ± 0.04 ч соответственно. Ритм был эндогенным и сохранялся после окончания термопериода в усло-

виях постоянной температуры. У особей без оптических долей уровень активности повышался во время термофазы и снижался во время криофазы, во всех вариантах термопериода. Ритм был вызван преимущественно прямой реакцией на изменения температуры, поскольку при постоянной температуре он, как правило, исчезал. Однако некоторые особи проявляли ритмичность не только при термопериоде, но и в течение 3–4 дней после помещения в постоянную температуру, что предполагает возможность слабого эндогенного контроля ритма без участия оптических долей.

Известно, что работа циркадианных осцилляторов у насекомых в значительной степени определяется ритмом экспрессии специфических clock-генов; ключевую роль играет ген *per* (*period*). Было проведено измерение уровня мРНК гена *per* (методом ПЦР в реальном времени, Real Time PCR) у сверчков, содержащихся в темноте при термопериоде 20–30 °С (12 : 12 ч). В оптических долях и в мозге интактных особей были выявлены суточные изменения экспрессии *per* с максимумом в первой половине криофазы. У сверчков с удаленными оптическими долями уровень мРНК *per* в мозге был значительно ниже, чем у интактных особей, но ритм экспрессии данного гена сохранялся.

Кроме того, для изучения роли *per* в регуляции ритма был использован метод избирательного подавления экспрессии генов, основанный на механизме РНК-интерференции (деградации мРНК в процессе, запускаемом двухцепочечной РНК, дцРНК). Результаты показали высокую эффективность данного метода для *G. bimaculatus*: однократная инъекция искусственно синтезированной дцРНК *per* вызывала стойкие долговременные нарушения ритма. В целом эффект был аналогичен удалению оптических долей: при термопериоде сверчки проявляли аномальный ритм, который исчезал после помещения в постоянную температуру.

Результаты свидетельствуют, что регуляция ритма локомоции *G. bimaculatus* при термопериоде в значительной степени определяется функционированием циркадианных осцилляторов в оптических долях. Впервые для данного вида показана роль гена *per* в термопериодической регуляции ритма. Кроме того, вне оптических долей, очевидно, находятся другие термочувствительные циркадианные осцилляторы. Предполагается, что у интактных насекомых они могут играть подчиненную роль по отношению к осцилляторам в оптических долях.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА ACOELA И PLATHELMINTHES: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АСПЕКТ

Е.А. Котикова

Молекулярно-филогенетические исследования, основанные на анализе 18S рДНК и 28S рДНК с включением многочисленных видов Acoela и турбеллярий, выделяют группу Acoela из Plathelminthes (Jondelius et al., 2002; Wallberg et al., 2006). Система Plathelminthes в настоящее время находится в стадии разработки (Tyler et al., 2006). В этой связи актуально проведение сравнительно-анатомических исследований нервной системы Acoela и Plathelminthes (как свободноживущих, так и паразитических форм). Применение гистохимических методик выявления холинэстеразы (ХЭ) и катехоламинов (КА) в совокупности с иммуноцитохимическими (ИСС) исследованиями распределения 5-НТ иммунореактивности (ИР) и FMRFамид ИР дает нам общую картину строения центральной нервной системы (ЦНС) с расположением проводящих путей и плексусов.

Объектами исследования послужили 10 видов Acoela, 44 вида турбеллярий, 9 видов моногеней, 22 вида цестод и 14 видов трематод, причем материал подбирался в пределах и примитивных групп, и более высокоорганизованных. Проведен анализ становления нервной системы в этой базовой группе Bilateria, в результате которого представлен первый трехступенчатый этап эволюционных преобразований в ряду: Acoela – Plathelminthes–Catenulida и Plathelminthes–Rhabditophora. Исходной структурой для возникновения нервной системы Metazoa рассматривается нерегулярный сетевидный эпителиальный нервный плексус, состоящий из би- и мультиполярных нейронов, связанных многочисленными отростками. Такой тип нервной системы реализован у некоторых современных Coelenterata, Nemertodermatida и Acoela. Последующее погружение и концентрация нервных элементов приводит к образованию мозга, продольных стволов и связывающих их комиссур. Кроме эпителиального плексуса, появляются субэпителиальный, субмускулярный, а у крупных форм – внутренний (паренхимный). Прослежены этапы обособления мозга от паренхимы, образование мозговых капсул, олигомеризация стволов у мелких форм и полимеризация у крупных, появление дополнительных ветвей при глубоком погружении стволов в паренхиму у крупных форм и (как результат всего этого) возникновение 8 типов ортогонов.

Для первой ступени эволюционных преобразований современных Acoela характерен комиссуральный мозг и стволовая нервная система

с наиболее развитыми элементами дорсальной стороны. У Plathelminthes–Catenulida сохраняется стволовая система, но усложняется мозг, который состоит из центрального волокнистого нейропиля и нейронов по его периферии – это эндональный мозг и вторая ступень преобразований. Plathelminthes–Rhabditophora демонстрируют третью ступень совершенствования нервной системы, которая приводит к образованию 8 типов ортогонов. Тип ортогона определяется особенностями строения животного, формой и размерами его тела, а в пределах паразитических групп – еще и расположением и строением органов прикрепления. В ортогональных нервных системах наибольшего развития достигают элементы вентральной стороны, и никогда это не происходит с дорсальными стволами.

Один тип ортогона встречается у отдаленных друг от друга форм, что говорит о параллельном и независимом формировании нервной системы в пределах Plathelminthes.

ЦНС всех исследованных видов включает ХЭ, КА, 5-НТ- и FMRFамид IR волокна, следующие параллельно друг другу, а нейроны выявлены по периферии мозга и вдоль стволов и комиссур. Колкализации элементов различной эргичности и IR не выявлено.

Отличия, выявленные в строении нервной системы Acoela и Plathelminthes, служат основанием для их разделения, что подтверждено другими морфологическими особенностями.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 06–04–48053а).

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ПРОБЛЕМАМ ВИДОВОЙ ДИАГНОСТИКИ, СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНЕТИКИ

В.Г. Кузнецова¹, В.А. Лухтанов²

¹*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;*

²*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург*

Молекулярно-генетические данные при их использовании в систематике и филогенетике позволяют производить диагностику и объективную делимитацию таксонов, устанавливать родственные связи, выявлять монофилетические группы, обнаруживать криптические эволюционные линии, вскрывать историю возникновения и расселения видов и популяций и реконструировать филогенезы. Однако

имеются ограничения в их применении, связанные, в частности, с тем, что уровень дифференциации по анализируемому фрагменту ДНК у сравниваемых таксонов может быть неоптимальным (слишком высоким или, наоборот, слишком низким).

Хромосомные перестройки сочетают преимущества молекулярных и морфологических признаков с уникальными особенностями их эволюции. Консервативные участки геномов могут быть синапоморфиями таксонов высокого ранга, а лабильные районы могут надежно маркировать эволюционные события, связанные с видообразованием. Новые хромосомные перестройки быстро фиксируются в гомозиготном состоянии, и это позволяет решить такую проблему молекулярной систематики близких видов, как полиморфизм стандартных маркеров, часто перекрывающий по своему размаху уровень межвидовый различий. Все это, вместе взятое, приводит к тому, что кариосистематика, вооруженная таким современным методом изучения хромосом, как FISH, сохраняет и даже усиливает свое значение в качестве инструмента для решения таксономических и филогенетических задач.

Наши исследования, проводимые на бабочках-голубянках (*Luscinidae*), клопах семейства *Nabidae* (*Heteroptera*) и цикадовых рода *Philaenus* (*Auchenorrhyncha*), показывают, что, во-первых, цитогенетический и молекулярный подходы имеют большее разрешение по сравнению с традиционными методами систематики и филогенетики, основанными на изучении морфологии, и, во-вторых, эти два метода хороши при совместном использовании, так как они дополняют и корректируют друг друга.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты №№ 08-04-00787, 08-04-00295 и 06-04-49362), программы Президиума РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека» и гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ-7130.2006.4).

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ САМЦОВ И СПЕРМИОГЕНЕЗ ПСИЛЛИД (НОМОРТЕРА, PSYLLINEA)

Е.С. Лабина¹, В.Г. Кузнецова¹, А. Марьянска-Надаховска²

¹*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;*

²*Институт систематики и эволюции животных РАН*

Такие признаки, как строение внутренних частей репродуктивной системы самцов и морфология спермиев, ранее почти не использовались в систематике псиллид (*Psyllinea*). Вместе с тем в этой области

накоплено большое количество информации, представляющей несомненный таксономический интерес. В то время как анатомия половой системы самцов псиллид рассматривалась в серии работ Э. Гловацкой с соавторами (см. Glowacka et al., 1995), особенности спермиогенеза изучены слабо, и к настоящему моменту было опубликовано лишь несколько частных работ по этой тематике (Le Men, 1966; Кузнецова и др., 1997; Maryanska-Nadachowska et al., 2001).

Спермиогенез и строение внутренних частей половой системы псиллид изучены нами у нескольких десятков видов, принадлежащих к самым крупным семействам Psyllidae и Triozidae. Полученные данные позволили более полно оценить разнообразие и распределение этих признаков в пределах каждого семейства и уточнить родственные связи между разными таксонами.

В частности, в составе крупных родов *Craspedolepta* Enderlein, 1921 и *Cacopsylla* Ossiannilsson, 1970, считавшихся ранее стабильными по числу фолликулов в семенниках, были выявлены группы видов с существенными отклонениями по указанному признаку, что свидетельствует о необходимости пересмотра таксономического положения этих видов.

По сравнению с числом семенных фолликулов особенности спермиогенеза и тип строения спермиев являются более консервативными признаками и характеризуют таксоны высокого ранга. Все изученные представители семейства Triozidae демонстрируют единый тип спермиогенеза. В семействе Psyllidae разные подсемейства различаются по этому признаку.

В результате изучения формирования и строения спермиев у разных представителей семейств, выделены три основных и несколько производных типов спермиогенеза и проанализировано их распределение у Psyllidae. Показано, в частности, что трибы Psylloipseini и Diaphorinini (Diaphorininae) характеризуются разными типами спермиогенеза, что, по нашему мнению, указывает на необходимость пересмотра состава подсемейства Diaphorininae.

Настоящее исследование поддержано РФФИ (проект № 08-04-00787) и программой Президиума РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека».

**СТАНДАРТ ZOOCOD – КОНЦЕПЦИЯ ОТРАЖЕНИЯ
ЗООЛОГИЧЕСКИХ ИЕРАРХИЧЕСКИХ КЛАССИФИКАЦИЙ
В ПЛОСКИХ ТАБЛИЦАХ РЕЛЯЦИОННЫХ БАЗ ДАННЫХ:
ЭВОЛЮЦИЯ ПРОДОЛЖАЕТСЯ**

**А.Л. Лобанов, И.С. Смирнов, М.Б. Дианов,
А.А. Голиков, Р.Г. Халиков**

Все зоологические и ботанические исследования опираются на строго иерархические системы (классификации) животных и растений. Самым простым и полным представлением таких классификаций являются их графические изображения в виде разветвленных схем (в теории графов именуемых *деревьями*). Однако классификации, включающие сотни и тысячи таксонов, изображать таким способом неудобно, поэтому биологами давно изобретен не имеющий количественных ограничений способ – текстовые систематические списки.

С появлением компьютеров систематические списки стали составлять с помощью текстовых редакторов (а позднее – текстовых процессоров типа MS Word), и если такие типичные операции по ведению систематических списков, как перестановки, вставки и удаление таксонов, в текстовом редакторе выполняются просто, то соблюдение одинакового числа пробелов перед таксонами одного ранга в длинном списке выдержать уже трудно. Кроме того, текстовые редакторы практически исключают получение из списка разнообразной статистики, автоматическую генерацию из большого списка подписков по каким-либо аспектам, логическую проверку содержания списка (в том числе логической целостности классификации и отсутствия пропусков обязательных рангов, диктуемых соответствующим кодексом; в зоологии это – тип, класс, отряд, семейство, род и вид) и использование словарей для единообразного написания повторяющихся слов (в первую очередь – это фамилии авторов таксонов).

По этой причине следующим этапом использования компьютеров для составления и дальнейшего ведения систематических списков стали попытки применения более совершенных программ – табличных процессоров (типа Excel) и систем управления базами данных (СУБД) самых разных моделей. В итоге перед нами встала задача разработки способа, позволяющего легко и полно отражать в плоских реляционных базах данных сложные многоуровневые иерархические схемы классификации таксонов.

В основу первых решений этой задачи было положено моделирование в плоской таблице традиционного систематического списка

(Лобанов, 1986; Лобанов, Сергеев, 1986). Такие списки существуют несколько сотен лет, но не потеряли своего значения и сейчас. Они официально признаны информатикой, где именуются «*левосторонними описаниями иерархического дерева*» (Глушков, 1982). Оказалось, что полную информацию об иерархии таксонов (их названия хранятся в поле LATNAM, куда заносится всегда только одно слово: для биноменов и триноменов – лишь последнее) можно передать всего двумя полями таблицы – цифровым кодом таксономического ранга (RANCOD) и систематическим кодом (SYSCOD), который описывает порядок таксонов в списке (он может быть цифровым или символьным). Для возможности сравнения разных таблиц необходимо, чтобы RANCOD имел в них одинаковый смысл. Первым шагом к стандарту было составление таблицы, включающей практически все применяющиеся в зоологии ранги (их оказалось более 40). При ее составлении были использованы рекомендации одного из ведущих таксономистов (Старобогатов, 1984).

Впервые новый подход был использован в работе над кадастром животных СССР (Скарлато, Алимов, Лобанов, Умнов, 1989). Таксономические классификаторы – специализированные таксономические базы данных – получили широкое применение, и новый подход постоянно совершенствовался.

В основу концепции, получившей название «стандарт ZOOCOD», легли описание типичной структуры таксономической таблицы и правила присвоения кодов и порядка заполнения таблиц. Под этим названием было опубликовано первое подробное описание концепции и примеры ее применения в систематике млекопитающих (Лобанов, Зайцев, 1991).

Использование концепции ZOOCOD и ее дальнейшее развитие проходило в дальнейшем чаще всего при исследованиях по систематике беспозвоночных – группы, отличающейся большим числом видов и надвидовых таксонов (Smirnov, 1993; Лобанов, Смирнов, 1997; Лобанов, Дианов, Смирнов, 1999; Лобанов, Смирнов, Дианов, 1999; Lobanov, Smirnov, Dianov, 1999 и др.). На основе концепции ZOOCOD были проведены важные обобщающие работы ЗИН РАН по биоразнообразию (Скарлато, Старобогатов, Лобанов, Смирнов, 1994а, б) и созданы функционирующие много лет информационные системы ZOOINT (Smirnov, Lobanov, Alimov, Dianov, Golikov, Stepanjants, 1997) и OCEAN (Smirnov, Lobanov, Dianov, 1994). Следующим важным шагом в совершенствовании типовой структуры таблицы явилось введение поля GENUS, в котором специальной программой со-

бирались все начальные части полного названия таксона видового (или еще более низкого) ранга. Усовершенствованный стандарт получил название ZOOCOD2.

В последние годы в связи со спецификой разработок, использующих стандартные управляющие элементы и диалоговые панели Windows, концепция ZOOCOD претерпела значительные изменения, и появилась 3-я версия – ZOOCOD3. К описанному ранее набору полей теперь добавлены поля UNICOD (уникальный код таксона, делающий ненужным поле ABBR) и UPPCOD (значение UNICOD для ближайшего родительского таксона; для синонима таким является его валидный таксон). Эти поля позволяют пользоваться TreeView – специфическим элементом Windows, изображающим иерархию таксонов в виде дерева.

Этот стандарт многократно описан в публикациях (Лобанов, Смирнов, 2004) и сейчас распространен и за пределами ЗИН (БИН, ИЭМЭЖ, МГУ, МГПИ, Нижегородский госуниверситет и др.). На базе этого стандарта была создана основа национальной информационной системы по биоразнообразию России.

Концепция представления многоуровневых иерархий в реляционных базах данных перенесена с таксономии на географические данные, сведения по морфологии насекомых и другие аспекты зоологической информации (Медведев, Лобанов, 1999). В итоге работ над концепцией ZOOCOD были сформулированы некоторые основные положения и стандарты построения и унификации биологических (таксономических) баз данных, которые должны облегчить общение биологов и создание интегрированных систем.

Легко заметить, что набор полей обладает значительной избыточностью и формирование окончательной структуры таблицы – дело вкуса составителя (поле GENUS лишнее при наличии поля TAXON, поля UNICOD и UPPCOD могут быть сгенерированы по значениям RANCOD и NIERCOD и т.д.). Такая избыточность оставлена намеренно, ибо окончательная структура должна выбираться с учетом предпочтений программиста, который будет писать программы работы с базой данных, обеспечивающие изменения классификации, дополнения, выполнение типовых запросов, генерацию вторичных списков и таблиц, страниц HTML и ASP, проведение различных проверок и анализа по разным аспектам.

Все изложенное выше относится к первым 20 годам эволюции концепции ZOOCOD, проходившей в основном с использованием СУБД FoxPro и Access, но используемый FoxPro формат DBF все хуже и хуже воспринимается современными программами, работаю-

щими под управлением Windows и других операционных систем. Access, строго говоря, не является настоящей СУБД и просто не способен работать с таблицами, содержащими сотни тысяч и миллионы записей (потребность которых в зоологии встречается нередко). Кроме того, стандарт ZOOCOD3 выполняет не все требования нормализации. В частности, вся систематическая информация хранится в единственной таблице (если не считать таблиц значений RANCOD), в которой поля AUTHOR и ALTGENUS содержат повторяющиеся значения, а второе из них зависимо от поля LATNAM, поэтому в 2007–2008 гг. была предпринята еще одна серьезная ревизия стандарта: отказ от полей, избыточных в новой модели данных (ABBR, GENUS, NIERCOD), строгая реляционная модель.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты №№ 05–07–90179–в, 05–07–90354–в и 06–04–08020), программы «Антарктика» (ФЦП «Мировой океан») и программы «Биоразнообразие».

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ВЕСТИМЕНТИФЕР

Ю.В. Мамкаев, Р.В. Селиванова

Ранее анатомическое описание нервной системы вестиментифер было дано лишь на примере *Ridgeia piscesae* (Малахов и др., 1996; Мамкаев и др., 1999). Данное исследование дополнило это описание сведениями по гигантской *Riftia pachyptila* и по ювенильным стадиям риджеи, что существенно расширило сравнительную картину. Для обсуждения филогенетических проблем большой интерес представляет топография нервной системы погонофор, поэтому ей уделялось особое внимание.

Сравнение переднего конца тела вестиментифер с протосомой погонофор-френулят показало, что у вестиментифер также имеется протосомальный отдел, содержащий мозг. Выявленное морфологическое соответствие свидетельствует о филогенетическом единстве типа погонофор и его обособленности.

Массивный, слегка билатерально симметричный головной мозг рифтии снабжен парой ярко выраженных передних выростов. Они находятся в боковых лопастях переднего конца тела. Эти выросты вытянуты в переднем направлении, но массивны. Их медиальные стенки – «внутренние», они склеены кутикулой с обтураклами. От их свободных наружных стенок отходят вперед (следующие друг за дру-

гом метамерными дугами) ряды тентакулярных пластинок (лишь щупальца отгибаются в стороны). Также вперед направлены пластины риджеи и большинства вестиментифер. Таким образом, принципиальной разницы в этом отношении между риджией и рифтией нет. В эпителии медиальных стенок лопастей залегают толстые скопления нервных тяжей, которые берут начало от передних выростов мозга и тянутся вперед в виде двух широких и толстых нервных стволов. От мозга (от его центральных областей) берут начало нервные тяжи, которые идут в медиальные и латеральные стенки обтуракулов, где они залегают в виде широких базисэпителиальных слоев. Передний конец вентрального нервного ствола образует хорошо выраженный ганглий – «брюшной мозг». Он хорошо обособлен от «головного мозга». Именно от брюшного мозга берут начало два нейрохода. Вентральный нервный ствол лишь слегка билатерализованный. Только на уровне ресничного поля он подразделяется на пару стволов, которые позади поля вновь сливаются.

Исследование ювенильных экземпляров *Ridgeia piscesae* с ротовой трубкой выявило кольцевой мозг с дорзальным и вентральным ганглиями, что отвечает нервной системе аннелид. Обращая внимание на это сходство, следует отметить и существенное отличие: у всех погонофор мозг вентральный. Исходный для погонофор план строения преобразуется в связи с редукцией пищеварительного тракта. Ротовой аппарат исчезает, освобождается место. В этой связи головная лопасть аннелидных предков становится вентральной, а исходное нервное кольцо преобразуется в вентральный мозг. Кроме того, нервная система погонофор сохраняет примитивные черты. Она – интраэпителиальная, в виде базисэпидермального нервного плексуса, на базе которого формируется вентральный нервный ствол и объемистое нервное скопление в протосоме. Вентральный нервный ствол сохраняет примитивное непарное и не метамеризированное еще состояние, распространенное у широкого круга форм. Оно встречается у низших аннелид (овениид, протодриллид) и характерно для сипункулид, эхиурид, для большинства цефалоринх. Результаты проведенных сравнительных исследований нервной системы вестиментифер свидетельствуют о близости погонофор к аннелидному кругу форм. Их план строения выводится из плана строения аннелид, но отличается большим своеобразием и дает большое разнообразие морфологических типов. Эти особенности позволяют рассматривать погонофор как таксон ранга типа или подтипа.

Работа поддержана РФФИ (грант № 06–04–48544).

**ФАУНА ГЛУБОКОВОДНЫХ ПРИДОННЫХ CALANOIDA
(CRUSTACEA, COPEPODA) МИРОВОГО ОКЕАНА
И ПУТИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ CLAUSOCALANOIDEA**

Е.Л. Мархасева

Изучены глубоководные придонные (бентопелагические) Calanoidea из Арктики, Тихого, Атлантического и Южного океанов, собранные российскими, американскими и немецкими экспедициями в период с 1988 по 2005 гг. Благодаря новым методикам сборов (Brandt, Barthel, 1995; Brenke, 2005; Gowing, Wishner, 1992; Sirenko et al., 1996 и др.) получены материалы, показавшие, что придонная фауна отряда Calanoidea уникальна и очень разнообразна. В последние годы описано более четверти от всех бентопелагических родов отряда Calanoidea (71 род) (Bradford-Grieve, 2001, 2003; Markhaseva, 2000, 2002; Ferrari & Markhaseva, 2000a,b, 2005; Markhaseva & Ferrari, 2005; Markhaseva & Semenova, 2005; Ohtsuka et al., 2003, 2005; Schulz & Markhaseva, 2000; Markhaseva & Schulz, 2006a,b, 2007; Schulz, 2002, 2005, 2006 и др.).

Современные данные позволяют охарактеризовать надсемейство Clausocalanoidea как одно из наиболее таксономически богатых (93 рода в 11 семействах) среди Calanoidea. По результатам обработки последних коллекций можно утверждать, что оно одинаково широко представлено как в пелагиали, так и в придонных водах (45 родов). Система Clausocalanoidea до сих пор вызывает трудности, связанные с тем, что наиболее многочисленные и таксономически богатые семейства этого надсемейства были установлены по пелагическим таксонам (Giesbrecht, 1892; Sars, 1903), так как придонные на рубеже XIX–XX веков были мало изучены или неизвестны.

По результатам морфологического анализа обсуждаются пути эволюции надсемейства и пути колонизации им пелагиали. Среди семейств Clausocalanoidea есть облигатно придонные (5), пелагические семейства (2) и семейства, широко представленные как в придонном слое, так и в пелагиали (Aetideidae, Diaixidae, Phaennidae, Scolecitrichidae и Tharybidae), и именно они наиболее многочисленны и таксономически богаты. Установлено, что плезиоморфии, типичные для придонных Clausocalanoidea, отсутствуют у родственных им пелагических таксонов. Показано, что для придонных Clausocalanoidea характерны гетеробатмия и мозаичная эволюция.

Анализ строения Clausocalanoidea позволяет полагать, что их предковая форма имела склеротизированные щетинки в терминальной части максиллы и на прекоксе максиллипеды. Одна ветвь Clauso-

calanoidea при дивергенции предковой формы сохранила склеротизированные щетинки, у другой эти щетинки стали эстетаскоподобными, вероятно, хемосенсорными, (Diaixidae, Tharybidae, Scolecitrichidae, Parkiidae и Phaennidae), что считается несомненной апоморфией для этой группы. Большинство плезиоморфий, известных у Clausocalanoidea, отмечено для Aetideidae, современные представители которого, возможно, более всего близки к предковой группе надсемейства.

Большое число плезиоморфий, типичное для придонных Clausocalanoidea, богатство их фауны и ее космополитическое распространение в бентопелагиали Мирового океана позволили сделать предположение о том, что первичной средой происхождения этой группы была бентопелагиаль (Markhaseva, Schulz, 2006). Взгляд на придонные слои как среду происхождения группы позволяет использовать новые подходы для совершенствования системы Clausocalanoidea.

Представлены первые данные о биогеографическом распространении придонных Clausocalanoidea. Сходство фаун бентопелагических калузокаланоид Мирового океана минимально на видовом уровне, однако можно говорить о комплексах родов, которые характерны для придонных фаун всех океанов.

Работа поддержана грантом РФФИ № 08-04-00150-а.

К СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕОГРАФИИ ТАКЫРНОЙ КРУГЛОГОЛОВКИ *PHRYNOCEPHALUS HELIOSCOPUS* (PALLAS, 1771)

Д.А. Мельников

В результате проведенного молекулярного анализа оригинальных материалов и материалов из коллекционных фондов ЗИН РАН получены новые данные о филогенетических взаимоотношениях круглоголовок группы «*helioscopus*». Выявлены две основные генетические линии: закавказско-иранская и туранская.

Ранее нами были показаны взаимоотношения внутри закавказско-иранской клады (Мельников и др., 2008); настоящий расширенный анализ подтверждает полученные ранее данные. Закавказско-иранские круглоголовки группы «*helioscopus*» представлены тремя географически изолированными генеалогическими ветвями. Первая представлена материалом из типовой территории *Phrynocephalus helioscopus horvathi* – долина р. Аракс (здесь и далее в скобках – исследованный материал: Аралик, Армавир, северо-западный Иран),

вторая – материалом из типовой территории *Phrynocephalus persicus* – Тегеран, центральный Иран (Саве), третья – материалом из южного Ирана (Абаде), вероятно, неописанная форма из этой же группы. Не подтвердилось наше предположение о принадлежности формы «*horvathi*» туранской линии (Мельников и др., 2008), основанное на исследовании внешней морфологии.

В настоящем анализе представлен обширный материал по туранской линии, однако «*horvathi*» продолжает занимать апикальное положение в закавказско-иранской линии. Установлено, что «*persicus*» и «*horváthi*» хорошо отличаются по следующим морфологическим признакам: отношение длины тела к длине хвоста и расстояние между ноздрями. У «*horváthi*» хвост длиннее тела, отношение промежутка между ноздрями к длине тела больше 200, а у «*persicus*» хвост короче тела, соответствующее отношение меньше 200. Следует отметить также, что признак, обычно рассматриваемый как диагностический для этих форм группы «*helioscopus*», таковым не является – гребень в средней части шеи, как и другие увеличенные плоские зубовидные чешуи на верхней поверхности тела этих животных, выражены в разной степени в разных популяциях (см. также Blanford, 1876; Schwenk, Greene, 1987; Голубев, Межжерин, 1999).

В туранской линии наиболее неожиданно базальное положение восточноказахстанских ящериц с левого берега р. Или (Чарын, Таскарасу). При этом другие восточноказахстанские и китайские круглоголовки (Фуюнь, Ай, Панфилов), впервые описанные как *Phrynocephalus varius* Eichwald, 1831, а также животные с этого же левого берега р. Или (Бурылбайтал, Отар) занимают апикальное положение во всей туранской линии. Апикальное положение в этой линии занимают также круглоголовки из северного Прикаспия и северного Приаралья (Баскунчак, Таутюбе, Акеспе, Камышлибаш), описанные как собственно *Ph. helioscopus* (Pallas, 1771). Представители этой клады чётко диагностируются по акцентированно чёрному кончику хвоста. В коллекционном материале этот признак просматривается далее на юг через всю западную Туркмению вплоть до границы с Ираном (хребет Эльбурс) и далее вдоль ирано-афганской границы (Мельников и др., 2008). Положение других южных круглоголовок туранской линии – из Узбекистана (Тамды-Еддум и Каган) слабо разрешимо: необходим дополнительный материал из южного Казахстана, Узбекистана и Туркмении. Имеющийся материал из Ферганской долины, определенный по морфологическим признакам как *Ph. h. saidalievi* Sattorov, 1981, объединяется с *Ph. raddei* и *Ph. reticulatus*

и, скорее всего, сходен с круглоголовками группы «*helioscopus*» видом группы *raddei-reticulatus* – *Ph. strauchii*, также описанным из Ферганской долины.

СТРОЕНИЕ ПОЛОВОГО АППАРАТА САМОК И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

А.Г. Мосейко

При изучении полового аппарата самок Chrysomelidae были установлены некоторые закономерности, отражающие связь его строения с механизмом откладки яиц и (опосредованно) образом жизни личинок листоедов. В то же время связи его строения со строением полового аппарата самца и способом копуляции не обнаружено. Такое явление, как соответствие формы и длины яйцеклада свойствам субстрата, в который откладываются яйца, известно и у других групп жуков. Однако в семействе жуков-листоедов имеется несколько филогенетических линий, в пределах которых эта зависимость выражается несколько различными способами, а в некоторых из них возникают группы со специфической биологией, не имеющие аналогов среди других жуков. Соответственно их яйцеклад также претерпевает значительные изменения.

Основной тенденцией в эволюции яйцеклада листоедов является уменьшение числа его структурных компонентов. Эта тенденция сохраняется при самых различных направлениях эволюционной модификации яйцеклада, в том числе как при его удлинении, так и при укорочении (единственное исключение – *Lipromorpha*). Второй важной тенденцией является его укорочение. Эта тенденция не столь однозначна, соблюдается далеко не во всех ветвях эволюции листоедов (в некоторых ветвях она прямо противоположна), имеются случаи вторичного удлинения яйцеклада. Специфической тенденцией для укороченного яйцеклада, не описанной для других семейств жуков, является переход IX вентрита на верхнюю сторону влагалища (*Synetinae*, *Camptosomata*, *Chrysomelinae*, *Galerucinae*, *Alticinae*), в результате чего опорой для влагалища снизу оказывается VIII вентрит или (в случае его редукции) даже V видимый стернит.

Изменения морфологии яйцеклада обычно возникают позже изменений биологии откладки яиц. Основной и рано проявившейся тенденцией в эволюции откладки яиц является переход к открытому их

приклеиванию к поверхности листьев. У самых примитивных листоедов (*Sagrinae*) этот переход не сопровождается редукцией яйцеклада, а их личинки обитают внутри стеблей. В то же время у не зависимой от них ветви *Megalopodidae*, которые также примитивны и свободно приклеивают яйца, несмотря на скрытое обитание личинок, яйцеклад специализирован и не может выворачиваться. Приспособление к открытой откладке яиц в большинстве эволюционных линий листоедов совершенствуется, а их личинки переходят к открытому обитанию на листьях (*Spilopyginae*, *Hispinae*, *Cassidinae*, *Chrysomelinae*, часть *Galerucinae* и *Alticinae*).

Из перечисленных групп только у *Spilopyginae* имеется сравнительно длинный яйцеклад. Специфическим развитием этой тенденции является переход к покрытию яиц защитными приспособлениями в виде коконов или чехликов. Покрывают яйца коконами *Hispinae* и *Cassidinae*, имеющие открытоживущих личинок. Покрытие чехликами наблюдается у *Spilopyginae*, *Synetinae* и высокоспециализированной группы листоедов – чехликоносцев (*Camptosomata*), у которых в чехликах также обитают личинки. Для покрытия яиц чехликами у этих групп возникает специфическое приспособление – формовочный аппарат. Некоторые группы листоедов вторично перешли к откладке яиц в почву или ткани растений. У менее специализированных к открытой яйцекладке групп этот переход сопровождался удлинением яйцеклада (*Eumolpinae*, *Megascalinae*) и возникновением вооружения кокситов (*Dopaciiinae*), а у более специализированных он происходил за счет уменьшения размеров тела (часть *Galerucinae*, *Alticinae*).

Следует отметить, что у последних двух подсемейств откладка яиц в почву и, соответственно, почвенное обитание личинок характерно только для представителей, тело которых короче 5 мм. По-видимому, это позволяет им проникать в трещины почвы. Минирующие представители *Alticinae* откладывают яйца открыто. Среди листоедов с почвообитающими личинками (*Eumolpinae*) есть отдельные рода, вторично перешедшие к открытой откладке яиц.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРОЕНИЯ ЯЙЦЕКЛАДОВ ДВУКРЫЛЫХ СЕМЕЙСТВА SCATHOPHAGIDAE (DIPTERA, INSECTA)

А.Н. Овчинников

Изучение строения яйцекладов проводилось с целью уточнения системы семейства *Scathophagidae*, а также для изучения зависимости между строением яйцекладов самок, особенностями откладки яиц и

биологии личинок. Существуют две системы семейства Scathophagidae. Одна из них, предложенная Беккером (Becker, 1894) и усовершенствованная в дальнейшем Хакманом (Hackman, 1956), предусматривала выделение 5 подсемейств. Другая была разработана Коллином (Collin, 1958), который не принял систему Хакмана и рассматривал только 2 подсемейства; эта система была принята в публикациях Городкова (Gorodkov, 1986), Вокерота (Vockeroth, 1987) и де Йонга (de Jong, 2000), хотя монофилия подсемейств Коллина была поставлена под сомнение.

Для оценки зависимости строения яйцекладов самок от особенностей откладки яиц и биологии личинок были выбраны представители с различной биологией, в том числе с разными средами развития личинок и, соответственно, разными субстратами для откладки яиц. Проведенный сравнительно-морфологический анализ оригинальных и литературных данных (29 видов, относящихся к 15 родам, что составляет треть от мирового числа родов), показал стабильность признаков строения яйцекладов внутри изученных родов. Выделены два основных типа строения яйцекладов: *удлиненный яйцеклад* с расположенным дистально терминальным участком брюшка – проктигером, характерный для фитофагов (делининный тип), и *укороченный яйцеклад* с дорсально смещенным проктигером, характерный для хищников и сапрофагов (скатофагинный тип). Делининный тип яйцеклада приспособлен для откладки яиц в жесткие ткани растений. С изменением пищевой специализации личинок происходили различные преобразования в строении яйцеклада. Выявлена зависимость строения яйцекладов самок от особенностей откладки яиц и биологии личинок, которая позволяет по строению яйцеклада со значительной долей вероятности судить о биологии тех видов этого семейства, для которых это не было установлено ранее.

Отдельные детали строения яйцекладов (строение стернитов) были использованы как один из многих диагностических признаков видового уровня в работе Шифнера (Sifner, 2003), однако при построении системы семейства морфологическое строение яйцекладов ранее не учитывалось.

При сопоставлении данных по морфологии яйцекладов с принятыми системами семейства Scathophagidae была отмечена корреляция между положением в системе группы родов и строением дистального участка яйцеклада представителей этой группы. Результаты сравнительно-морфологического анализа яйцекладов свидетельствуют в пользу классификации Хакмана (Hackman, 1956). Система

Коллина (Collin, 1958) во многом не согласуется с типами строения яйцекладов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 06–04–63009к, № 06–04–48427 и № 05–04–48285), гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ–4686.2006.4) и программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы».

ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫЕ ЛОШАДИ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО РЕГИОНА

Е.А. Петрова

Исследованы остеологические коллекции Зоологического института РАН, ЦНИГР музея ВСЕГЕИ, Геолого-минералогического музея Казанского университета, Зоологического музея Удмуртского университета, краеведческих и школьных музеев Чувашии и оригинальный материал, который происходит из 23 местонахождений Чувашии, Татарстана, Удмуртии, Ульяновской и Самарской областей. Всего изучены 12 верхних и 20 нижних зубных рядов, 20 пястных и 14 плюсневых костей.

В качестве сравнительного материала использованы измерения зубов и метаподиальных костей *Equus latipes* Gromova из верхнепалеолитических стоянок Костенки 12 и Костенки 14, *E. gallicus* Prat (Eisenmann, 1981), *E. uralensis* Kuzmina, *E. caballus chosaricus* V. Gromova, *E. missi* Pavlow (Громова, 1949), *E. mosbachensis* Reichenau, *E. ex gr. mosbachensis-germanicus* и *E. przewalskii* Polajkov (Eisenmann, 1981).

Была применена методика В. Айзенманн (Eisenmann, 1979, 1981, 1988, 1991), определяющим моментом которой является графическое выражение результатов. На построенной диаграмме изменения индексов длины протокона компактную группу образуют *E. latipes*, *E. gallicus*, *E. uralensis*. Наибольшая часть исследованной выборки располагается рядом с *E. gallicus* и *E. uralensis*, причем образцы, находящиеся около *E. uralensis*, имеют сходные пропорции, но меньшие размеры. Остальная часть выборки показала сходство с *E. caballus chosaricus* и *E. missi*. Надо отметить, что значения индекса длины протокона у *E. caballus chosaricus* и *E. missi* близки. Один образец из Татарстана имеет пропорции и размеры, близкие к таковым у *E. aff. simionescui* из раннего плейстоцена Кузнецкой котловины в Западной Сибири. Такая ранняя находка для Волжско-Камского региона отмечена впервые.

Значения изменения индекса длины постфлексиды совпадают у всех рассмотренных представителей рода *Equus*. Данный признак, по-видимому, менее пригоден для видовой диагностики видов плейстоценовых лошадей.

На построенных диаграммах по пропорциям пястных и плюсневых костей компактную группу образуют *E. caballus chosaricus*, *E. missi* и *E. mosbachensis-germanicus*. Большая часть исследованной выборки пястных костей располагается рядом с *E. caballus chosaricus*, *E. missi*, *E. mosbachensis-germanicus*, однако плюсневые кости, сходные с таковыми *E. mosbachensis-germanicus*, имеют меньшие размеры. Оставшаяся часть выборки показала сходство с *E. latipes*, *E. gallicus*, *E. uralensis*. Несколько образцов по пропорциям обеих костей оказались близки к таковым и *E. gallicus*, и *E. uralensis*, демонстрируя промежуточные значения метрических показателей.

Таким образом, установлено присутствие на территории Волжско-Камского региона лошадей из нескольких стратиграфических различающихся группировок: раннего, среднего и позднего плейстоцена.

К первой группе принадлежит *E. aff. simionescui*. Ко второй группе относится *E. missi*. Большая изменчивость делает сомнительным реальность существования в Волжско-Камском регионе двух видов среднелепистоценовых лошадей, и я рассматриваю, согласно правилу приоритета, *E. caballus chosaricus* как младший синоним *E. missi*.

В позднем плейстоцене на исследуемой территории существовали лошади, сходные с *E. latipes*, *E. gallicus*, *E. uralensis*; их систематическое положение требует дополнительного исследования.

ДИНАМИКА ФАУНЫ СВОБОДНОЖИВУЩИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И РЫБ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

И.С. Плотников

До XX века фауна Аральского моря на протяжении длительного времени была в стабильном состоянии. Начавшиеся в ней изменения были вызваны хозяйственной деятельностью человека. Первоначально все ограничивалось только попытками обогатить ее видами рыб, представляющими ценность как объекты промысла. В начале 1933–1934 гг. в Арал неудачно пытались вселить каспийскую севрюгу в расчете увеличить промысловые запасы осетровых, представленных здесь только шипом. Несмотря на успех этой интродукции, она имела негативные последствия. Вместе с севрюгой в Арал

попали отсутствовавшие здесь паразиты, вызвавшие эпизоотию среди аборигенного шипа.

В 1950-х гг. вселение рыб и водных беспозвоночных в Арал стало массовым в связи с планами реконструкции фауны как для повышения рыбопродуктивности, так и для поддержания ее при ожидавшемся осолонении Арала. Рекомендованный порядок вселения гидробионтов не только не соблюдался, но и акклиматизация рыб проводилась во многом непродуманно. Ряд попыток был заранее обречен на неудачу. Попутно с хозяйственно ценными вселенцами в Арал случайно попадали и виды, вселение которых могло привести (и даже привело) к серьезным нарушениям в экосистеме.

В 1954–1956 гг. в Арал был завезен планктофаг – салака. С ее появлением резко возросла нагрузка на зоопланктон, и салака вместе с атериной быстро исчерпали резерв корма и подорвали основу его воспроизводства. Биомасса зоопланктона снизилась более чем в 10 раз, особенно сильно упала численность крупных ракообразных. Прежний доминант *Arctodiaptomus salinus* с 1961 г. стал второстепенным компонентом зоопланктона. В результате ведущая роль в летнем зоопланктоне перешла к личинкам двустворчатых моллюсков. Это быстро отразилось на популяции салаки, вызвав ее массовую гибель из-за недостатка корма.

В Арал попутно занесли креветку *Palaemon elegans*. Возможно, что этот вид постепенно полностью вытеснил из донных сообществ аборигенного бокоплава *Dikerogammarus aralensis*. В 1960-е гг. в Арал вселили ряд видов эвригалинных беспозвоночных – полихету *Nereis diversicolor*, двустворчатого моллюска *Abra ovata* и копепода *Calanipeda aquaedulcis*. Последний вид занял место истребленного к этому моменту *Arctodiaptomus salinus*.

В 1970-х гг. соленость Арала превысила 12–14 г/л, и началась массовая гибель пресноводных и солоноватоводных видов, составлявших основу фауны. В течение десятилетия с момента начала осолонения исчезло более 50–70% видов свободноживущих беспозвоночных и рыб. В конце 1970-х гг. была вселена азовская камбала глосса, что позволило сохранить рыбный промысел на Арале. Во второй половине 1980-х гг., когда соленость превысила 23–25 г/л, из фауны Арала исчезли солоноватоводные виды каспийского происхождения, и остались только морские, эвригалинные и галофильные виды.

К 1989 г. из-за падения уровня Арал разделился на 2 части. В его северной части (Малое море) соленость стала снижаться, что постепенно позволило вновь появиться каспийским видам беспозвоночных

(из покоящихся стадий) и некоторым пресноводным рыбам (пришли из водоемов нижнего течения Сырдарьи). В южной части (Большое море) разделившегося Арала падение уровня и рост солености продолжились.

В результате эта акватория к 2000 г. превратилась в гипергалинный водоем. Практически все виды беспозвоночных и рыбы исчезли. Доминантом зоопланктона стала *Artemia salina*, естественным путем вселившаяся из соленых водоемов Приаралья. Остальные несколько планктонных видов были представлены вселенцами (гипергалинные инфузории) и широко эвригалинными видами коловраток, и прежде обитавшими в Арале, но оставшимися крайне редкими и малочисленными.

**ХИРОНОМИДЫ (DIPTERA: CHIRONOMIDAE)
В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ ОЗЕР СЕВЕРНОЙ КАРЕЛИИ:
ВИДОВОЙ СОСТАВ И ИЗМЕНЕНИЯ СООБЩЕСТВ
ЗА 30-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД**

А.А. Пржиборо

Среди многочисленных работ по беспозвоночным в пресноводных водоемах севера России почти полностью отсутствуют исследования, посвященные определению видового состава сообществ водных двукрылых. Это связано с тем, что для абсолютного большинства двукрылых точные видовые определения возможны лишь по взрослым насекомым. Сложность получения из водоемов массового материала имаго и трудоемкость их определения ограничивают возможности проведения таких работ.

В течение 2 сезонов (1996–1997 гг.) изучалось население двукрылых в прибрежной зоне 2 модельных олиготрофных водоемов северной Карелии – озер Кривого и Круглого. Количественные и качественные сборы выполняли в зоне литорали на глубинах от 0 до 1 м, а также в зоне уреза воды. Видовой состав хирономид литорали изучали с помощью конических имагоуловителей (emergence traps), которые учитывают имаго насекомых, вылетающих из воды. Имагоуловители были установлены на 3 модельных участках, которые соответствуют основным биотопам и донным субстратам литорали, кроме галечных и скальных. Видовой состав хирономид в зоне уреза воды изучен по данным выведений имаго из субстратов в лаборатории. Всего было получено более 3 500 имаго Chironomidae, что позволило

впервые за последние 30 лет точно определить видовую структуру сообществ хирономид в водоемах севера России.

В 1996–1997 гг. личинки и куколки хирономид составляли 5–29% от общей биомассы макробеспозвоночных и от 40 до 100% от биомассы двукрылых в различных биотопах литоральной зоны изучаемых озер. В составе населения литорали отмечены 56 видов Chironomidae из 29 родов, а в зоне уреза – лишь 9 видов из 4 родов. Из этого списка 16 видов отмечены впервые для европейской части России, а 40 видов – для Карелии. Для 7 видов впервые установлен биотоп развития личинок, а еще 7 видов впервые отмечены как обитатели озер. Кроме того, изучение собранных материалов позволило уточнить и дополнить диагнозы 18 видов из 12 родов. Впервые исследована морфология и диагностические признаки личинок 2 слабо изученных видов – *Orthocladius smolandicus* и *Tanytarsus recurvatus*, а также морфология самки *Limnophyes* sp.

Видовая структура сообществ в изученных нами литоральных биотопах резко различается. Биотоп 1 (галечно-песчаные грунты абразионной зоны литорали оз. Кривого с разреженными зарослями макрофитов на глубинах менее 0.7 м) характеризуется доминированием *Corynoneura edwardsi* и *Cladotanytarsus* cf. *mancus* по численности; *Ablabesmyia monilis*, *Conchapelopia melanops*, *Cryptochironomus supplicans* и *Stenochironomus fascipennis* – по биомассе. Биотоп 2 (илисто-песчаные грунты со слоем детрита поверх песка; верхняя часть аккумулятивной зоны литорали оз. Кривого на глубинах 0.5–1 м) отличается доминированием *C. edwardsi* и *Tanytarsus recurvatus*. В биотопе 3 (органические илы в прибрежной зоне оз. Круглого, глубина до 1 м) доминируют 4 вида – *Procladius flavifrons*, *Parakiefferiella bathophila*, *Stempellinella edwardsi* и *Cladotanytarsus nigrovittatus*. Биотоп 1 характеризуется наибольшим видовым богатством и выравненностью сообщества по обилию видов. В трофической структуре хирономид преобладают потребители детрита и водорослей (преимущественно собиратели), к которым относится большинство отмеченных видов Orthoclaadiinae и Chironominae, и факультативные хищники, представленные 8 видами Tanypodinae.

Прослежена сезонная динамика вылета массовых видов. Определена численность и биомасса имаго хирономид, вылетающих с единицы площади каждого биотопа.

Перемонтировка и переисследование препаратов личинок, куколок и имаго, собранных в этих же озерах в 1968–69 гг., позволила уточнить видовой состав хирономид в этот период времени. Сравнение

этих материалов и опубликованных данных (Панкратова, 1975; Алимов, Финогонова, 1975) с данными 1996–97 гг. позволяет говорить о значительных изменениях в прибрежных сообществах хирономид как по общему списку видов, так и по доминирующим формам. Тем не менее состав сообществ хирономид свидетельствует о сохранении олиготрофного статуса обоих озер.

ИТОГИ РАЗРАБОТКИ ПРОЕКТА «ИНФОРМАЦИОННАЯ СИСТЕМА ПО БИОРАЗНООБРАЗИЮ ЖИВОТНЫХ РОССИИ» (ZOODIV)

**О.Н. Пугачев, М.Б. Дианов, А.Л. Лобанов,
И.С. Смирнов, Р.Г. Халиков, А.А. Голиков**

Разработка таксономических баз данных (БД) и информационных систем (ИС) началась в Зоологическом институте РАН (ЗИН) в 1986 г. (Лобанов, Смирнов, 2004). Биологические базы данных опираются на таксономические таблицы, в которых должны полно отражаться сложные многоуровневые иерархические схемы классификации таксонов. Отражение иерархий в плоских таблицах реляционных баз данных является нетривиальной задачей. Несколько способов решения этой проблемы известны в теории информационных систем (Van Tulder, 2003; Щеваев, 2004). В ЗИНе большинство этих способов было разработано независимо в ходе многолетних работ по созданию зоологических баз данных (Лобанов, Смирнов, 2004). Все эти разработки были отражены в стандарте ZOOCOD, многократно описанном в ряде публикаций (Лобанов, Зайцев, 1991; Лобанов, Смирнов, 1997; Лобанов и др., 1999; Lobanov et al., 2003).

Традиционный подход с применением СУБД FoxPro в последнее время стал создавать ряд проблем: персональная СУБД; проблемы многопользовательского доступа, производительности, масштабируемости и расширяемости; структура таблиц: синонимичные таксоны располагаются строго под валидным таксоном; необходимость использования расчетного поля NIERCOD для удобства отображения многоуровневой иерархии в форме таксономического древа; программирование в среде FoxPro: «проблема одного разработчика», закрытая система; проблемы совместимости баз данных FoxPro с современными версиями управляющих элементов и программных компонентов; проблема кодировок.

Совокупность недостатков заставила обратиться к более совершенным программным продуктам – СУБД MS SQL Server, которую характеризуют следующие ключевые особенности: клиент-серверная СУБД корпоративного уровня: многопользовательский доступ с разделяемыми правами, производительность, масштабируемость и расширяемость; индустриальный стандарт структуры данных, построения запросов, средств импорта и экспорта данных, поддержка производителя и совместимость с новыми версиями программных компонентов, поддержка юникода; мощные встроенные средства программирования, расчета значений полей и автоматического заполнения полей, проверки и обеспечения целостности данных; средства централизованного управления элементами баз данных, пользователями и правами доступа, развитые средства обеспечения безопасности и резервного копирования.

Преимущества, которые просматриваются в рамках проекта ZooDiv: клиент-серверная информационная система: разделение данных (таблицы в СУБД – серверная часть) и представления данных (пользовательский интерфейс – клиентская часть); использование единого хранилища унифицированных таксономических данных с разделяемым доступом для различных задач и проектов как внутри сети ЗИН РАН, так и в публичном доступе на веб-портале; импорт имеющихся разрозненных таксономических данных в единый классификатор, предоставление широкому кругу специалистов средств для внесения исправлений и дополнений, создание удобного пользовательского интерфейса для заполнения классификатора новыми данными.

Реализация наработок в рамках проекта ZooDiv привела к возникновению новых проблем и постановке новых задач, диктуемых длительностью разработки структуры системы и алгоритмов обработки данных: ограниченные ресурсы разработчиков; специфичность таксономических данных и методов работы с ними; невозможность прямого использования готовых технических решений и привлечения разработок сторонних специалистов. Огромные объемы данных обусловили необходимость проведения тестов для оценки производительности и масштабируемости реализуемых алгоритмов; создание открытой системы предопределило использование стандартных средств программирования – MS SQL Server (серверная часть) и универсального веб-интерфейса (клиентская часть – технология ASP; кросс-платформенный скриптовый язык JavaScript, принципиально одинаковый в «серверной» и «клиентской» частях кода ASP-страниц). Потребовались

пересмотр стандарта ZOOCOD и поддержка строгой реляционной модели (вспомогательные таблицы, полная нормализация).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты №№ 05–07–90179–в, 05–07–90354–в и 06–04–08020), программ «Антарктика» (ФЦП «Мировой океан») и «Биоразнообразии» и контракта № 43.700.11.0002.

ЭВРИГАЛИННЫЕ ИНFUЗОРИИ КАК УДОБНЫЕ ТЕСТ-ОБЪЕКТЫ ДЛЯ БИОТЕСТИРОВАНИЯ СОЛОНОВАТЫХ И ПРЕСНЫХ ВОД

А.О. Смуров¹, О.С. Попова²

¹*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург;*

²*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург*

Сегодня разнообразие токсикантов, попадающих в воду, исчисляется тысячами наименований, и их число продолжает расти. Оценка концентрации каждого химического вещества и прогнозирование их воздействия на живые организмы становится трудно разрешимой задачей, поэтому в экологических исследованиях, наряду с методами химического и физико-химического анализа, все шире применяются методы биотестирования, позволяющие получить интегральную (обобщенную) оценку качества воды как среды обитания живых организмов.

Во многих странах мира принято использовать морских и пресноводных инфузорий для исследований качества морской и пресной среды: биотесты на инфузориях нередко оказываются более чувствительными, чем биотесты на клеточных линиях морских и пресноводных позвоночных.

В настоящее время набор тест-объектов, которые могут быть использованы для биотестирования солоноватых вод, невелик. Удобным тест-объектом для биотестирования как пресных, так и солоноватых и морских вод, по нашему мнению, могут быть виды эвригалинных парамеций. До настоящего времени нигде в мире не существует разработанных методик биотестирования пресных или морских вод с помощью эвригалинных инфузорий. Целью настоящей работы было получение доказательства возможности использования эвригалинных видов инфузорий для биотестирования пресной и соленой воды.

Экспериментальные исследования проводили на *P. nephridiatum* (клон SR98-2, выделен С.И. Фокиным в 1998 г. на Белом море). Изучалась реакция клеток в процессе акклимации к пресной среде и сре-

де соленостью 12‰ на различные концентрации Cu^{2+} . В наших опытах клетки первоначально были акклимированы к пресной среде и к среде соленостью 12‰. Затем инфузории акклимировали к новой солености: акклимированные к пресной среде – к 12‰, акклимированные к 12‰ – к пресной среде в течение 3, 6, 12, 24, 48, 72, 96 и 120 часов. После соответствующего выдерживания в новой солености они были помещены в воду аналогичной солености с добавлением разных концентраций ионов меди (0–4.5 мг/л). Спустя час после начала опыта подсчитывали долю активных клеток.

Анализ полученных данных показал достоверность влияния факторов концентрации Cu^{2+} в среде и фактора времени при акклимации в обоих направлениях. Влияние концентрации ионов меди в среде объясняет 75.7% общей вариации при акклимации к пресной среде и 76.5% при акклимации к соленой среде.

Проведенные нами опыты показали, что тест-система позволяет успешно выявлять концентрацию меди в среде от 2 мг/л и выше для культуры, акклимированной к пресной среде, и от 1 мг/л и выше для инфузорий, акклимированных к среде соленостью 12‰, т.е. тест-система способна реагировать на концентрации Cu^{2+} в среде, равные или большие ПДК. Наивысшая чувствительность тест-системы (наибольшее различие между долями активных клеток в контрольном опыте и тестируемой среде) показана для клеток на 3–6 ч акклимации к новой солености среды.

Предложенная нами методика проста для воспроизведения и не требует ни специального дорогого оборудования, ни высокой квалификации персонала и может быть (согласно полученным нами результатам) применена как для биотестирования пресных, так и солоноватых вод.

РАДУЛА МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА PLANORBIDAE (PULMONATA, GASTROPODA) И ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СИСТЕМАТИКЕ ГРУППЫ

Е.В. Солдатенко

Изучение радул легочных моллюсков (подкласс Pulmonata) активно проводилось ранее с помощью световой оптики (Baker, 1945; Demian, 1960; Hubendick, 1954, 1957, 1964, 1967a; Старобогатов, 1955, 1987, 1990), а также сканирующего и просвечивающего электронных микроскопов (Kerth, 1983 а, б). Был выяснен ряд общих закономерно-

стей закладки и развития радулы в онтогенезе и основные принципы ее морфогенеза. Большинство исследований, однако, проведено на примере единичных представителей некоторых отрядов и семейств (Kerth, 1979, 1983a). Данные по строению радул отдельных видов фрагментарны и не позволяют сделать обоснованных выводов о возможности использования морфологических признаков радулы в систематике пульмонат. Принято считать, что радула у этого подкласса – наиболее примитивная среди моллюсков, число и форма зубных пластин – крайне изменчивы, и поэтому использование этих признаков в систематике невозможно. В тоже время Д.Л. Иванов (1990) указывает, ссылаясь на исследования зарубежных коллег (Nixon, 1973; Wiesel, Peters, 1978; Mischor, 1979; Kerth, 1983b), «что окончательную форму зуб принимает уже в области одонтобластов...» и «в продольных рядах форма заметно не меняется, можно только отметить постепенное увеличение размеров зуба, связанное с ростом моллюска» (с. 17).

С помощью SEM была предпринята попытка изучения преобразования радулы в онтогенезе у представителей 4 родов семейства Planorbidae – *Ancylus*, *Anisus*, *Planorbis* и *Segmentina*. Изучена морфогенетическая изменчивость зубных пластин у 20 видов, внутривидовая изменчивость на примере 2 видов, видовая изменчивость у 20 видов, а также выявлены закономерности в строении радул у представителей 9 родов и 2 подсемейств изучаемого семейства.

Проведенные исследования позволили сформулировать некоторые предварительные положения, важные в оценке диагностического значения радулы:

1. При анализе радулярных элементов важно придерживаться единообразия в приготовлении препаратов и сравнивать структуры на одинаковых этапах морфогенеза.
2. Начало постэмбрионального периода характеризуется наличием центрального зуба и 12–14 первичных маргинальных зубов у представителей всех родов семейства.
3. Увеличение числа зубных пластин в поперечном ряду (сегменте) не заканчивается с наступлением дефинитивной стадии развития. Для составления зубных формул необходимо учитывать число оснований зубов, а не собственно зубных пластин (формула может иметь большой разброс и не является хорошим диагностическим признаком).
4. Форма центрального зуба у представителей одного вида мало изменчива, но использовать этот признак в систематике можно только

в совокупности с другими признаками (часть видов имеет сходную форму).

5. У детритофагов (большинство представителей семейства) радулы разных видов схожи, так как на их организацию большое влияние оказывает сходная среда обитания, характер пищи.

6. Изучение особенностей морфологии радулы позволяет хорошо идентифицировать моллюсков на уровне подсемейства и рода и более надежно дифференцировать виды.

7. При обработке сухого материала или корродированных раковин изучение радул облегчает идентификацию вида.

Таким образом, изучение радулы позволяет уточнить характеристику таксона любого ранга, облегчает определение видов (особенно с поврежденными раковинами), а также дает возможность прояснить филогенетические взаимоотношения групп внутри семейства.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ ЧЕРЕПАХ СЕМЕЙСТВ ADOCIDAE И NANHSIUNGCHELYIDAE В АЗИИ

Е.В. Сыромятникова, И.Г. Данилов

Семейства Adocidae и Nanhsiungchelyidae – родственные группы ископаемых черепах, в настоящее время рассматриваемые в качестве базальных представителей надсемейства Trionychoidea. Адоциды – это типичные пресноводные черепахи, а нансюнгхелииды сочетают черты пресноводных и сухопутных форм. Согласно литературным данным оба семейства впервые появляются в раннем мелу Азии, в позднем мелу достигают пика разнообразия и не позднее коньяка–сантона проникают в Северную Америку; в конце позднего мела нансюнгхелииды вымирают, а адоциды доживают до конца палеоцена в Северной Америке и до раннего олигоцена – в Азии.

Изучение опубликованных и оригинальных материалов (коллекций ЗИН РАН, ПИН РАН и AMNH) по этим группам позволило нам уточнить их геологическое и географическое распространение в Азии. Так, адоциды и нансюнгхелииды были впервые обнаружены нами в материалах из нижнего мела Монголии (Эндрингийн-Нуру, апт-альб), а адоциды – в нижнем миоцене Казахстана (Актау). На новых представительных материалах подтверждается присутствие нансюнгхелиид в верхнем мелу Узбекистана (ходжакульская свита, нижний сеноман). Напротив, указание на присутствие адоцид в верхнем палеоцене Монголии оказалось ошибочным. Вызывает сомнения

определение малочисленных фрагментов нансюнхелиид в нэмэгэтинской свите (маастрихт) Монголии. По нашим данным эти находки либо неверно определены, либо происходят из барунгойотской свиты (верхний кампан).

Летопись адоцид в Азии прерывается с кампана до верхнего палеоцена, в то время как в Северной Америке она непрерывна до конца палеоцена. Этот факт может свидетельствовать о том, что адоциды в Азии дожили только до кампана, а их появление здесь в кайнозое вторично и объясняется миграцией из Северной Америки в верхнем палеоцене. Азиатские адоциды демонстрируют различные паттерны географического распространения. В частности, представители рода *Shachemys* обитали только в окраинных (приморских) районах древней Азии, в то время как представители рода *Adocus* имели широтное распространение, встречаясь как на периферии, так и в центре Азиатского материка.

По нашим и литературным данным широтное распространение адокусов как в Азии, так и в Северной Америке приурочено к зоне гумидного теплого климата. Среди причин поэтапного исчезновения адоцид и нансюнхелиид в различных районах Азии и в Северной Америке, по-видимому, главное место занимают климатические изменения, исчезновение биотопов, а также, возможно, конкуренция со стороны других групп черепах.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 08–05–00557–а, РФФИ № 07–04–91110–АФГИРа, CRDF RUB1–2860–ST–07.

ЯЙЦЕЖИВОРОЖДЕНИЕ У МУЧНИСТЫХ ЧЕРВЕЦОВ (НОМОРТЕРА: PSEUDOCOCCIDAE)

И.В. Трапезникова, И.А. Гаврилов

Настоящая работа представляет собой первую попытку анализа явления яйцеживорождения у одного из наиболее крупных и широко распространенных семейств кокцид – мучнистые червецы (*Pseudococcidae*), которое включает около 2000 видов в мировой фауне. Среди мучнистых червецов, по-видимому, нет видов с истинным или хотя бы псевдопланцентарным живорождением, характерным, например, для тлей и некоторых других групп животных (Nagan, 1951; Гаврилов, Кузнецова, 2007). В этой связи все виды мучнистых червецов следует считать яйцекладущими, т. е. обладающими на стадии эмбрионального развития развитым хорионом и существенным

запасом собственных питательных веществ в виде желтка, что позволяет развивающемуся зародышу не зависеть от поступления питательных веществ извне, в частности из организма матери.

При этом одни виды, например *Atrococcus paludinus* (Green), *Heterococcus nudus*, *Phenacoccus aceris* (Signoret), *Trionymus perrisii* (Signoret), по нашим исследованиям, откладывают яйца на самых ранних этапах дробления. Другие, такие как, например, *T. haancheni* McKenzie, *Dysmicoccus multivorus* (Kiritschenko), откладывают яйца на разных стадиях инвагинации зародышевой полоски, что может варьировать межпопуляционно (как у *D. multivorus*) и даже у разных самок одной и той же популяции (как у *T. aberrans*). Для таких видов, по-видимому, характерно факультативное яйцеживорождение, при котором стадия развития яйца на момент откладки напрямую зависит от условий окружающей среды. Примеры такой зависимости неоднократно были показаны на разных группах беспозвоночных животных (Захваткин, 1966; Климов, 1998 и др.). Третья группа видов постоянно откладывает яйца с уже полностью сформированными зародышами внутри яйцевой оболочки. Именно эти виды мы называем *яйцеживородящими* (или *облигатно яйцеживородящими*), проводя терминологическую границу между яйцеживорождением и обычным яйцерождением по стадии начала формирования конечностей у развивающегося эмбриона.

На основе анализа литературы, работы с обширными спиртовыми и препарированными материалами коллекций ЗИН РАН и Парижского музея естественной истории нами к настоящему времени выявлено более 500 видов яйцеживородящих мучнистых червецов из 50 родов, что составляет около 25% видов мировой фауны. При этом для 20 родов такие данные были получены нами впервые. Весьма вероятно, что при поступлении нового материала процент яйцеживородящих видов существенно увеличится.

Нами было установлено, что в некоторых случаях яйцеживорождение является родовым признаком. Например, такие рода, как *Antonina*, *Heliococcus*, *Puto*, *Fonscolombia*, *Coccura*, *Nudicauda*, *Adelosoma*, *Pleistocerarius*, включают в себя исключительно яйцеживородящие виды. Рода *Phenacoccus*, *Pseudococcus*, *Trionymus* содержат и яйцекладущие, и яйцеживородящие виды, а также виды с факультативным яйцеживорождением. При переходе к яйцеживорождению в первую очередь отпадает необходимость в построении яйцевого мешка, а, следовательно, и в многочисленных восковых железах, отвечающих за его построение и являющихся основными морфологическими структурами, используемыми в систематике кокцид.

Понимание этого явления существенным образом меняет тот подход к оценке сравнительных морфологических данных, который существовал многие десятилетия в изучении кокцид и позволяет с учетом данных о генетических системах таксонов постепенно подойти к подлинно биологической систематике группы.

Работа И.А. Гаврилова была поддержана грантом Президента РФ МК–3153.2007.4, программой INTAS Postdoctoral Fellowship 06–1000014–5958 и РФФИ № 08–04–00787.

ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ-ОБРАСТАТЕЛЕЙ В БЕЛОМ МОРЕ

В.В. Халаман

Схема развития макрообрастания в Белом море представляет собой сеть возможных состояний, а не линейную последовательность сменяющих друг друга сообществ. По какому пути в каждом конкретном случае пойдет формирование обрастания, зависит от многих факторов, а прогностическая ценность такой схемы невелика. Более перспективным представляется описание жизненных стратегий видов, которые позволили бы предсказать место организма в структуре сообщества и сукцессионной серии. Такой подход применяется для наземных растений. Наиболее известна треугольная система Раменского–Грайма (Раменский, 1935; Grime, 1974).

Цель настоящего исследования – проверить, применима ли данная система к морским седентарным организмам-обрастателям. Для этого сделана попытка дать сравнительную биоценотическую характеристику некоторым наиболее массовым видам, формирующим многолетние сообщества в Белом море. Это – двустворчатые моллюски *Mytilus edulis* и *Hiatella arctica*, асцидии *Molgula citrina* и *Styela rustica*, губка *Halichondria panicea*.

Оценка произведена по следующим параметрам: 1) дефинитивные размеры и скорость роста, продолжительность жизни; 2) плодовитость и объем личиночного пула; 3) устойчивость к изменениям основных абиотических факторов внешней среды (температура, соленость); 4) характер формируемых моновидовых поселений; 5) способность удерживаться на субстрате; 6) способность препятствовать вселению других организмов.

Потенции каждого вида были оценены в баллах и представлены графически в координатах *K*, *R*, *S*-стратегий. Полученные оценки

хорошо согласуются с реальным положением вида в структуре многолетних обрастаний и той ролью, которую он играет в развитии сообщества.

M. citrina обладает эксплерентными свойствами; характерна для ранних стадий развития обрастания, в более поздних занимает положение эпибионта. *H. arctica* демонстрирует свойства биоценологического пациента; всегда присутствует в обрастаниях, но не занимает лидирующих позиций. *H. panicea* находится между виолентами и эксплерентами; может доминировать в обрастаниях, подавляя любых конкурентов, но распределена крайне мозаично; колонии ее недолговечны. *M. edulis* и *S. rustica* – виоленты. Мидия – вид пластичный, обладающий, кроме виолентных, некоторыми пациентами и эксплерентными свойствами, поэтому в нестабильных условиях среды этот моллюск получает преимущество. *S. rustica* имеет ярко выраженные виолентные свойства, однако высокая конкурентная способность данного вида проявляется в достаточно узком диапазоне абиотических условий.

Таким образом, триангулярная система Раменского–Грайма вполне приложима к морским эпибентосным сообществам. Развитие этого подхода сдерживается не достаточным на сегодняшний день уровнем знаний по аутоэкологии гидробионтов.

ВИДОВЫЕ АДАПТАЦИИ В РОДЕ *HEDISTE* (POLYCHAETA, NEREIDIDAE)

В.В. Хлебович

Род *Hediste* Malmgren, 1867 состоит из небольшого числа солоноватоводных и эстуарных видов, ранее рассматривавшихся в составе рода *Neanthes* Kinberg, 1865 и имеющих характерный признак – большие простые (ложносложные) щетинки в верхней части невроподий. Лишенный таких щетинок глубоководный *H. kermadeca* Kirkegaard, 1995 из рода должен быть исключен. В настоящее время род состоит из 5 видов, близких морфологически, но различающихся размножением и личиночным развитием.

H. diversicolor (O.F. Müller, 1776) – Балтийское, Северное, Средиземное, Чёрное, Азовское, Каспийское (акклиматизирован) моря, атлантическое побережье Северной Америки от зал. Святого Лаврентия до Массачусетса. Физиологически пресноводный вид (нижняя соленость развития – 4–5‰). Оплодотворение – в норках или на поверх-

ности грунта (псевдокопуляция). Развитие личинок – в норках. Диаметр зрелых овоцитов – 190–275 мкм (Smith, 1977).

H. limnicola (Johnston, 1903) – тихоокеанское побережье Северной Америки от о. Ванкувер до Калифорнии. Облигатный живородящий самооплодотворяющийся гермафродит. Весь жизненный цикл может пройти практически в пресной воде. Отрождает молодь с 15–20 сегментами.

H. japonica (Izuka, 1908) – Япония, побережье Дальнего Востока. Половозрелые особи плавают, специализированных плавательных щетинок нет. Оплодотворение и личиночное развитие – в толще воды, личинки оседают 4-сегментными. Диаметр овоцитов – 180–210 мкм.

H. diadroma (Sato et Nakashima, 2003) – Япония, Китай (Желтое море). Половозрелые особи плавают, снабжены специализированными плавательными щетинками. Оплодотворение и личиночное развитие – в толще воды при солености выше 20‰, личинки оседают 6-сегментными и с этой стадии выдерживают сильное опреснение. Диаметр овоцитов – 130–170 мкм.

H. atoca (Sato et Nakashima, 2003) – Япония. Половозрелые особи и личинки не плавают. Оптимальная соленость развития около 15‰. Диаметр зрелых овоцитов – 200–250 мкм. Отсюда следующие выводы:

1. Местом формирования рода, очевидно, являются южнобореальные эстуарные экосистемы тихоокеанского побережья Азии с их муссонным климатом.

2. Первичными видами рода нужно признать роящихся, имеющих мелкие овоциты и пелагическую личинку *H. diadroma* (единственный вид с эпитокными щетинками) и *H. japonica*. Адаптации к размножению – выбор времени стабильной солености (зима) и регулирование таксисами циркуляции личинок в толще воды для оседания в нужном месте («наклонная плоскость эстуария»).

3. *H. atoca*, произошедшая, очевидно, от *H. japonica*, утратив плавание половозрелых и личинок, приобрела преимущества в бесприливных лагунах. По морфологии и биологическим свойствам *H. atoca* аналогична *H. diversicolor*. Это – или один вид, или второй как порождение первого. О связях низкобореальных восточноазиатских форм с лузитанскими (средиземноморскими и далее) уже писали (Кафанов, 1986; Хлебович, 1996). Так, *H. atoca* или его производное, *H. diversicolor*, проник в атлантический сектор океана.

4. Известно, что *H. diversicolor* предрасположен к партеногенезу и гермафродитизму (Bogucki, 1953–1962; Smith, 1977).

Отсюда один шаг к развитию личинок во внутренней среде, которая, благодаря осморегуляции (внутренняя соленость и в пресной воде выше 5–8‰), может быть средой развития личинок. Отсюда возникают способности *H. limnicola* осваивать пресные воды. При этом *H. limnicola*, очевидно, возникла от *H. atoca* (аналога *H. diversicolor*) как её амфиацифический вариант (Андряшев, 1939), проникнув через мелководья Берингии.

Содержание

С.В. Айбулатов. Особенности экологии <i>A. communis</i> De Geer, 1776 (Diptera, Culicidae) в условиях территорий, прилегающих к южной части Финского залива	3
А.Н. Алексеев, Е.В. Дубинина, Г.Р. Леднев, Г.В. Митина, А. Мовилэ, И.К. Тодераш, Ю.С. Токарев. О половой передаче патогенов у клещей рода <i>Ixodes</i> и использование этого феномена как элемента борьбы с клещами	4
А.Ф. Алимов, Т.И. Казанцева. Продолжительность жизни животных в единицах физического и биологического времени	5
Е.В. Балушкина, С.М. Голубков, М.С. Голубков, Л.Ф. Литвинчук. Влияние биотических и абиотических факторов на функционирование малых озер с разной минерализацией воды	7
А.В. Бочков. Филогения клещей надсемейства Cheyletoidea (Acari: Prostigmata)	9
Е.Б. Виноградова, Е.В. Шайкевич. Изучение распространения комаров комплекса <i>Culex pipiens</i> (Diptera, Culicidae) в России молекулярными методами диагностики	10
О.С. Воскобойникова. Ранние этапы развития скелета в онтогенезе и филогенезе низших позвоночных	12
С.М. Голубков. Оценка современного состояния биологического разнообразия эстуария р. Нева	13
В.И. Гонтарь, А.Г. Тарасов. <i>Coporeut seuratii</i> – вселенец в Каспийское море или <i>Coporeut</i> sp. n. – новый вид в Каспии	15
О.В. Зайцева. Организация нервной системы пищеварительного тракта гастропод: сходство и различия с другими беспозвоночными и позвоночными животными	16
О.В. Зайцева, Т.Г. Маркосова. Нитроксид-, моноамин-, пептид- и холинергические регуляторные системы немертин: значение для филогении и систематики	18
С.Г. Карпова, К. Томиока. Термопериодическая настройка циркадианного ритма локомоции у сверчка <i>Gryllus bimaculatus</i>	20
Е.А. Котикова. Нервная система Acoela и Plathelminthes: сравнительный аспект	22
В.Г. Кузнецова, В.А. Лухтанов. Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики	23
Е.С. Лабина, В.Г. Кузнецова, А. Марьянска-Надаховска. Внутреннее строение половой системы самцов и спермиогенез псиллид (Homoptera, Psyllinea)	24

<i>А.Л. Лобанов, И.С. Смирнов, М.Б. Дианов, А.А. Голиков, Р.Г. Халиков.</i> Стандарт ZOOCOD – концепция отражения зоологических иерархических классификаций в плоских таблицах реляционных баз данных: эволюция продолжается	26
<i>Ю.В. Мамкаев, Р.В. Селиванова.</i> Сравнительно-анатомическое иссле- дование нервной системы вестиментифер.....	29
<i>Е.Л. Мархасева.</i> Фауна глубоководных придонных Calanoida (Crusta- sea, Copepoda) Мирового океана и пути происхождения Clausoca- lanoidea.....	31
<i>Д.А. Мельников.</i> К систематике и филогеографии такрыной круглго- головки <i>Phrynoscephalus helioscopus</i> (Pallas, 1771).....	32
<i>А.Г. Мосейко.</i> Строение полового аппарата самок и особенности био- логии жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae).....	34
<i>А.Н. Овчинников.</i> Сравнительный анализ строения яйцекладов дву- крылых семейства Scathophagidae (Diptera, Insecta)	35
<i>Е.А. Петрова.</i> Плейстоценовые лошади Волжско-Камского региона.....	37
<i>И.С. Плотников.</i> Динамика фауны свободноживущих беспозвоноч- ных и рыб Аральского моря.....	38
<i>А.А. Пржиборо.</i> Хирономиды (Diptera: Chironomidae) в прибрежной зоне озер северной Карелии: видовой состав и изменения сообществ за 30-летний период	40
<i>О.Н. Пугачев, М.Б. Дианов, А.Л. Лобанов, И.С. Смирнов, Р.Г. Халиков,</i> <i>А.А. Голиков.</i> Итоги разработки проекта «Информационная сис- тема по биоразнообразию животных России» (ZooDiv).....	42
<i>А.О. Смуров, О.С. Попова.</i> Эвригалинные инфузории как удобные тест-объекты для биотестирования солоноватых и пресных вод.....	44
<i>Е.В. Солдатенко.</i> Радула моллюсков семейства Planorbidae (Pulmo- nata, Gastropoda) и ее использование в систематике группы	45
<i>Е.В. Сыромятникова, И.Г. Данилов.</i> Распространение ископаемых черепаш семейств Adocidae и Nanhsiungchelyidae в Азии	47
<i>И.В. Трапезникова, И.А. Гаврилов.</i> Яйцеживорождение у мучнистых червецов (Номортера: Pseudococcidae)	48
<i>В.В. Халаман.</i> Жизненные стратегии видов-обрастателей в Белом море.....	50
<i>В.В. Хлебович.</i> Видовые адаптации в роде <i>Hediste</i> (Polychaeta, Nereidi- dae)	51

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

Подписано в печать 31.03.08. Формат 60×84 ¹/₁₆.
Объем 3.25 п. л. Тираж 150 экз.

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