

МАТЕРИАЛЫ
Юбилейной отчетной
научной сессии



посвященной

185-ЛЕТИЮ
ЗООЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА РАН



ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК (ЗИН РАН)

МАТЕРИАЛЫ ЮБИЛЕЙНОЙ
ОТЧЕТНОЙ НАУЧНОЙ СЕССИИ,
ПОСВЯЩЕННОЙ 185-ЛЕТИЮ
ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН

Санкт-Петербург, Россия
13–16 ноября 2017

СБОРНИК СТАТЕЙ

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2017

Материалы Юбилейной отчетной научной сессии, посвященной 185-летию Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, Россия, 13–16 ноября 2017 г.). Сборник статей / Зоологический институт РАН. СПб., 2017. 238 с.

Сборник содержит статьи по материалам докладов и стендовых сообщений, представленных на Всероссийской научной конференции с международным участием «Юбилейная отчетная научная сессия, посвященная 185-летию Зоологического института РАН» (Санкт-Петербург, Россия, 13–16 ноября 2017 г.). В него включены 68 статей 143 авторов из 35 научных учреждений России, Австрии, Испании, Китая, Польши, США и Японии. Тематика отражает все многообразие направлений и тем исследований, проводимых в Зоологическом институте в настоящее время, а также историю зоологических исследований в Санкт-Петербурге.

Издание предназначено для специалистов-зоологов, историков науки, студентов и аспирантов биологических специальностей, преподавателей биологических факультетов высших учебных заведений.

Материалы публикуются с максимальным сохранением авторской редакции.

Составители: *С.Ю. Синёв, М.К. Станюкович*

Издание осуществлено при поддержке гранта РФФИ № 17-04-20583.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Зоологический институт Российской академии наук, ведущий отечественный научный центр по изучению биоразнообразия животного мира, отмечает в этом году свой очередной, 185-летний юбилей. Впрочем, история создания коллекций института началась много раньше, еще со времен Петра Великого, который лично покупал экспонаты для созданного им в 1714 г. первого русского музея – Кунсткамеры. В XVIII и начале XIX вв. зоологическое собрание Кунсткамеры постоянно пополнялось в результате поступления материалов крупных морских и сухопутных экспедиций, и появилась настоятельная необходимость выделения из ее состава целого ряда специализированных музеев, в том числе и Зоологического. Официальное открытие Зоологического музея Российской императорской академии наук состоялось в июле 1832 г., что и принято считать датой его основания. Спустя почти столетие, уже в советское время, музей был преобразован в Зоологический институт Академии наук.

В дни юбилеев принято подводить некоторые итоги, и Зоологическому институту есть чем гордиться. Его коллекционный фонд, сформировавшийся в результате работы многих поколений отечественных зоологов, составляет сейчас около 60 миллионов единиц хранения, что делает институт одним из крупнейших в мире депозитариев представителей животного мира. Огромные и уникальные по своей репрезентативности коллекции института служат основой для разработки множества фундаментальных научных проблем, связанных с изучением разнообразия, эволюции, зоогеографии и экологии представителей всех таксономических групп животных в объеме как фауны России, так и мировой фауны в целом. Научные исследования ведутся большим коллективом сотрудников института, признанных специалистов по изучаемым ими группам, в составе 15 подразделений: лабораторий систематики насекомых, экспериментальной энтомологии и теоретических основ биометода, молекулярной систематики, орнитологии и герпетологии, ихтиологии, териологии, паразитологии, паразитических червей и протистов, эволюционной морфологии, пресноводной и экспериментальной гидробиологии, морских исследований, солоноватоводной гидробиологии, а также Беломорской биологической станции, биологической станции «Рыбачий» и Зоологического музея. В институте функционируют международно признанные ведущие научные школы и успешно развиваются как классические, так и самые современные направления исследований, многие из которых регулярно

поддерживаются грантами Российского фонда фундаментальных исследований и Российского научного фонда. В последние годы существенно интенсифицировалось международное сотрудничество, возросло количество публикаций, подготовленных совместно со специалистами из других учреждений ближнего и дальнего зарубежья.

Ежегодно сотрудниками института публикуются сотни научных статей в различных российских и зарубежных журналах, где обсуждаются актуальные вопросы общей биологии (и прежде всего – систематики), описываются многие десятки новых для науки видов животных. Результаты научной работы института наиболее полно отражены в его основных изданиях – монографиях серий «Фауна России» и «Определители по фауне России», а также в «Исследованиях фауны морей», журналах «Труды Зоологического института», «Энтомологическое обозрение», «Паразитология», «Zoosystematica Rossica» и др. В общем ряду изданий института стоят и материалы отчетных научных сессий.

Отчетные научные сессии, подводящие, как правило, итоги работ предыдущего года, традиционно проводятся в Зоологическом институте с 1921 г. На них все сотрудники института (как заслуженные специалисты, так и молодые ученые, аспиранты и стажеры-исследователи) имеют возможность вынести на всеобщее обсуждение результаты своих научных исследований. В публикуемом сборнике представлены материалы докладов, прочитанных учеными Зоологического института и некоторыми их отечественными и зарубежными коллегами на Юбилейной отчетной научной сессии, прошедшей с 13 по 16 ноября 2017 г. в Санкт-Петербурге. Как нам кажется, они достаточно полно отражают многообразие проводимых в институте исследований, а отчасти – и широту международных научных связей его сотрудников.

РОЛЬ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН

**А.Ф. Алимов, Н.Б. Ананьева, М.Б. Дианов, А.Л. Лобанов,
О.Н. Пугачев, А.Ю. Рысс, И.С. Смирнов, Р.Г. Халиков**

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Посвящается

*Оресту Александровичу Скарлато,
Михаилу Вячеславовичу Зайцеву,
Альберту Александровичу Умнову,
Софии Давидовне Степаньянц и
Алексею Александровичу Голикову,
которые стояли у истоков компьютеризации
Зоологического института РАН*

Более 40 лет прошло с тех пор, как зоологи Калининградской биологической станции Зоологического института РАН (ЗИН) начали сотрудничать с группой ученых Физико-технического института РАН, создавать базу данных (БД) по кольцеванию птиц и разрабатывать программное обеспечение для поддержки и эксплуатации этой базы (Морозов, Ефремов, 1997; Лобанов, Смирнов, 2004). В 1977 г. по инициативе А.Ф. Алимова в институт приглашен физик А.А. Умнов. Начались расчеты на БЭСМ-6 по моделированию продукционных процессов. В 1982 г., благодаря стараниям А.А. Умнова, в ЗИНе появился терминал БЭСМ-6. В 1985 г. опять же по инициативе А.Ф. Алимова приглашен А.Л. Лобанов, который положил начало разработкам зоологических БД и машинных определительных ключей. В 1988 г. институт получил электронно-вычислительную машину (ЭВМ) – СМ-1420, и это позволило расширить круг сотрудников, заинтересованных в применении ЭВМ в зоологии. И наконец, приобретение персональных компьютеров (первые амстреды появились в 1989 г.) стало началом широкого внедрения компьютерных методов в зоологические исследования. В 1990 г. в ЗИНе прошло совещание по БД в биологии (Лобанов, Смирнов, 2004).

Двадцать пять лет назад, 17 октября 1992 г. первое электронное письмо отправлено из профкома ЗИНа, с помощью модема, подаренного В.И. Овчаренко. Электронная почта UUPC просуществовала около 10 лет и в тяжелые времена почти полного отсутствия какой-либо почтовой переписки позволила сохранить научные связи и завязать новые контакты с коллегами из бывших республик СССР и дальнего зарубежья.

Также в 2017 г. исполнилось 25 лет Российскому фонду фундаментальных исследований (РФФИ). В 1993 г. получен первый грант РФФИ № 93-04-21216, поддержавший компьютеризацию: «Система компьютерной интегрированной обработки данных по биоразнообразию животных (ЗООИНТ)». Руководителем был О.А. Скарлато (21 августа 1920–13 октября 1994), исполнителями – М.Б. Дианов, А.Л. Лобанов, И.С. Смирнов и Е.П. Соколов. К этому моменту с начала освоения компьютерных премудростей прошло менее 10 лет, но за этот период интересы и предпочтения пользователей настолько разошлись в разных направлениях, что была предпринята попытка упорядочить разработку прикладных программ и БД, направленных на таксономические исследования. «ЗООИНТ» (ЗООлогическая ИНТегрированная информационно-поисковая система http://www.zin.ru/projects/zooint_r/) – проект-долгожитель, который использовал как таксономическую основу стандарт ZOOCOD (специализированный алгоритм представления иерархических данных в плоских таблицах реляционных БД), служил образцом для других проектов и источником информации о стандарте (Смирнов и др., 2002; Лобанов, Смирнов, 2004; Лобанов и др., 2008).

В 1995 г. с трех компьютеров началось построение первой локальной сети в ЗИНе (кабинеты 5, 11 и 25) в рамках проекта «ЗООИНТ» руками участников проекта и примкнувшего к ним А.А. Голикова, который позже волеется в группу по разработке компьютерных программ и затем перейдет в информационную группу.

Сейчас корпоративная локальная сеть института насчитывает свыше 350 рабочих станций и 10 выделенных серверов.

В 1997 г. в ЗИНе на короткое время появляется Интернет, а с 1999 г. институт уже обеспечивает постоянный доступ в глобальную сеть всем сотрудникам.

За годы компьютеризации в Зоологическом институте осуществлены разнообразные проекты, основанные на современных информационных технологиях. Кроме уже упомянутых работ по кольцеванию птиц, математических и имитационных моделей в продукционной биологии и информационно-поисковой системы (ИПС) «ЗООИНТ», это и создание интернет-портала института, информационно-аналитическая система по блохам земного шара и базы и банки данных по разнообразным паразитам, ИПС «ОКЕАН», энтомологические БД, диалоговые компьютерные диагностические системы, ИПС по пресноводным рыбам России, виртуальные коллекции («Протисты») и музеи в сети интернет, электронные публикации и технология гипербаз данных, использование географических информационных систем (ГИС) для анализа ареалов,

ИПС «Биоразнообразие России» (<http://www.zin.ru/BioDiv/>), ИПС «Биоразнообразие животных России» (<http://www.zin.ru/ZooDiv/>), БД Беломорской биологической станции и многое-многое другое (Лобанов, Смирнов, 2004). В 2015 г. начата работа по оцифровке фондовых коллекций ЗИНа, которая выполняется в рамках проекта РФФИ «Коллекции Зоологического института РАН как важный инструмент и информационная основа фундаментальных биологических исследований» (Ананьева и др., 2016). С использованием имеющейся серверной инфраструктуры и создаваемой информационной системы коллекционных образцов в институте развернута точка публикации данных GBIF IPT, выполняющая выборочную публикацию коллекционных данных ЗИН РАН в глобальную распределенную информационную систему международного консорциума по биологическому разнообразию GBIF (<http://gbif.ru/files/WorkShop2016/Khalikov.pdf>).

Работа выполнена в рамках тем государственного задания АААА-А17-117030310207-3, АААА-А17-117030310017-8, при многократной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (в частности, гранта РФФИ № 15-29-02457) и программы Президиума РАН «Таксономические исследования животных как основа инвентаризации биоразнообразия и его информационное обеспечение».

Литература

- Ананьева Н.Б., Войта Л.Л., Волкович М.Г., Голиков А.А., Дианов М.Б., Медведев С.Г., Петрова Е.А., Синев С.Ю., Смирнов И.С., Смирнов Р.В., Сыромятникова Е.В., Халиков Р.Г., Халин А.В., Шумеев А.Н.* Фондовые коллекции Зоологического института РАН как информационный ресурс для изучения биоразнообразия животных // Отчетная научная сессия по итогам работ 2015 г. Тезисы докладов. 12–14 апреля 2016 г. Санкт-Петербург: Издание Зоологического института, 2016: 9–10.
- Лобанов А.Л., Смирнов И.С.* Место и роль информационных технологий в исследованиях Зоологического института РАН // Фундаментальные зоологические исследования: Теория и методы. (По материалам Международной конференции «Юбилейные чтения, посвященные 170-летию Зоологического института РАН», проходившей 23–25 октября 2002 г.), М.–СПб.: Товарищество научных изданий КМК. 2004: 283–318.
- Лобанов А.Л., Смирнов И.С., Дианов М.Б., Голиков А.А., Халиков Р.Г.* Эволюция стандарта ZOOCOD – концепции отражения зоологических иерархических классификаций в плоских таблицах реляционных баз данных // Электронные библиотеки: перспективные методы и технологии, электронные коллекции: Труды 10-й Всероссийской научной конференции «RCDL'2008» (Дубна, Россия, 7–11 октября 2008 г.): – Дубна: ОИЯИ, 2008: 326–332.

Морозов Ю.Г., В.Д. Ефремов. Программное обеспечение для поддержки и эксплуатации орнитологических баз данных // Базы данных и компьютерная графика в зоологических исследованиях (Труды Зоологического института, т. 269). 1997: 91–99.

Смирнов И.С., А.Л. Лобанов, А.Ф. Алимов, С.Г. Медведев, А.А. Голиков. Итоги развития проекта ЗООИНТ и его дальнейшие перспективы // Электронные библиотеки: перспективные методы и технологии, электронные коллекции: Труды Четвертой Всероссийской научной конференции RCDL'2002, (Дубна, 15–17 октября 2002 г.): в 2 т. – Дубна: ОИЯИ, 2002. Т. 2: 308–315.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ФОНДОВЫХ КОЛЛЕКЦИЙ ЗИН РАН: НЕОЖИДААННЫЕ ОТКРЫТИЯ НА ПРИМЕРЕ ПОДСЕМЕЙСТВА ПОЛЕВОЧЬИХ

Н.И. Абрамсон, Т.В. Петрова

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Фундаментальные исследования в области изучения и систематизации биоразнообразия все больше зависят от развития геномных технологий. По мере снижения затрат на секвенирование накопление сиквенсов в международных генетических базах данных происходит с беспрецедентной скоростью. Значение ДНК последовательностей в эволюционных и таксономических исследованиях только возрастает. В то же время эти данные будут иметь очень ограниченное значение вне филогенетического контекста и без точной таксономической привязки. В то же время корректное употребление имен таксонов полностью зависит от того, насколько доказана конспекцифичность вновь собранных экземпляров с экземпляром, с которым связано название (голотип, типовой материал). В связи с этим генетические исследования музейных коллекций имеют первостепенное значение (в данном случае речь прежде всего о генотипировании типовых экземпляров) в номенклатурных вопросах. Кроме того, это также бесценный источник материала, собранный в предшествующие столетия в труднодоступных ныне (в силу политических и экономических причин) географических регионах. Музейный материал позволяет исследовать генетическими методами и недавно исчезнувшие популяции, и виды под угрозой исчезновения. В данном сообщении мы приводим результаты генетических исследований музейных коллекции представителей подсемейства полевочьих (*Agvicolinae*, *Rodentia*). Нами успешно выделена ДНК и получены фрагменты сиквенсов цит *b* от экземпляров, собранных в экспедициях

Н.М. Пржевальского, П.К. Козлова, В.И. Роборовского, Н.А. Северцова, Г.И. Радде и ф. Киттлица в 19 – начале 20-го века.

Наиболее интересные и неожиданные результаты получены нами при генетическом исследовании типовых коллекций настоящих леммингов. Род настоящих леммингов (*Lemmus*) представляет собой как раз тот случай, когда проблемы в изучении распространения, систематики и филогении в значительной степени связаны с труднодоступностью мест обитания, широким ареалом в Палеарктике (арктические тундры и таежная зона от Скандинавии до Чукотки и Камчатки) и крайней редкостью отдельных форм. Кроме того, с этим таксоном связано и немало номенклатурных проблем, именно поэтому генетическая информация, полученная от экземпляров, хранящихся в музейных коллекциях особенно ценна, так как многие места, откуда имеются сборы почти 200-летней давности, сегодня практически недоступны, а ландшафтная обстановка в иных случаях подверглась сильному антропогенному воздействию, и сегодня леммингов там уже нет. Так, невозможно больше получить материал из типовой территории амурского лемминга, так как сама территория затоплена Зейским водохранилищем. Анализ фрагментов цит б из типового экземпляра амурского лемминга показал, что ареал этого вида ограничен только Амурской обл., Забайкальским краем (где он, по-видимому, исчез) и Южной Якутией. Эти данные коренным образом меняют представление о его ареале, изложенные в крупнейших сводках (Carleton, Musser 2005; Shenbrot, Krasnov, 2005; Абрамсон, Лисовский, 2012). Кроме того, в ходе исследования типовых экземпляров описанных ранее форм выяснилось, что на п-ове Камчатка обитают 2 вида леммингов, а не один, как ранее считалось, подвид амурского лемминга, *L. a. ognevi* – синоним сибирского лемминга *L. sibiricus*, а *L. flavescens* и *L. chrysogaster* – синонимы *L. trimucronatus* (Abramson, Petrova, 2017).

По результатам генотипирования ряд экземпляров из группы родов «*Microtus*» были переопределены. Так, из 2 типовых экземпляров монгольской полевки, описанных как подвид «*baicalensis*» Fetisov, 1941, по результатам анализа один следует относить к полевке Миддендорфа (*A. middendorffii*), а второй – к полевке-экономке (*A. oeconomus*). Экземпляры, собранные в северо-западной Монголии в 1929 г. А.Н. Формозовым и записанные в коллекции как *A. limnophilus*, по данным молекулярной идентификации не относятся к данному виду, формируют отдельный кластер, сестринский по отношению к *A. gromovi*. Возможно, они относятся к новому, не описанному еще виду. Поставлена финальная точка в номенклатурном вопросе – центрально-азиатская

кустарниковая полевка *N. juldaschi* относится не к роду *Neodon*, а к роду *Blanfordimys*. Наши результаты анализа лектотипа и паралектотипа *Lasiopodomys fuscus* однозначно указывают на то, что они относятся к роду *Neodon*. При этом анализ последовательности цитб из лектотипа *N. leucurus strauchi* также подтверждает и видовой статус *Neodon fuscus* (в противовес мнению о его синонимии *N. leucurus*).

Работа выполнена при поддержке РФФИ грант № 15-04-04602.

Литература

- Абрамсон Н.И., Лисовский А.А. Подсемейство Arvicolinae Gray, 1821 // Млекопитающие России: систематико-географический справочник. 2012, с. 220–276 / Павлинов И.Я., Лисовский А.А. (ред.). Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Том 52. Москва: Т-во научных изданий КМК.
- Abramson N.I., Petrova T.V. Genetic analysis of type material of the Amur lemming resolves nomenclature issues and creates challenges for the taxonomy of true lemmings (*Lemmus*, Rodentia: Cricetidae) in the eastern Palearctic // Zoological Journal of the Linnean Society, 2017 (*in press*).
- Carleton M.D., Musser G.G. Order Rodentia // Wilson D.E., Reeder D.M. (eds.). *Mammal Species of the World, Third Edition*. 2005. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 745–752.
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R. An Atlas of the Geographic Distribution of the Arvicoline Rodents of the World (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). 2005. Sofia: Pensoft Publishing.

ЭОЦЕНОВАЯ ФАУНА ПОЗВОНОЧНЫХ МАОМИНГА (ЮЖНЫЙ КИТАЙ)

А.О. Аверьянов^{1,2}, И.Г. Данилов¹, Е.М. Образцова²,
Дзинь Дзиньхуа (Jin Jianhua)³

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

³Университет Сунь-Ятсена, Гуанжоу

В межгорных бассейнах Южного Китая часто встречаются толщи континентальных позвоночных со своеобразной фауной позвоночных. Наиболее южный из таких бассейнов в Китае расположен в провинции Гуандун близ г. Маоминг. Здесь долгое время разрабатывался карьер горючих сланцев, вскрывший мощную толщу палеогеновых отложений. Этот разрез широко известен как источник богатейших субтропических флор эоцена и олигоцена. Остатки позвоночных животных встречаются

в конкрециях, которые приурочены к верхнему уровню формации юганво. Возраст формации юганво по последним палеоботаническим данным датируется средним эоценом (Aleksandrova et al., 2015). Еще с конца 1950-х гг. Маоминг был известен как одно из крупнейших в Китае местонахождений палеогеновых рептилий. Первые остатки млекопитающих в формации юганво были найдены только в 2007 г. Рыбы представлены пресноводными карповыми *Eoprocyrpris maomingensis*, древнейшими представителями трибы Cyprinini (Chen et al., 2015). Из Маоминга известно огромное количество остатков черепах, среди которых доминируют двухкоготные черепахи *Anosteira maomingensis*; реже встречаются остатки пресноводных черепах семейства Geoemydidae (*Isometremys lacuna* и *Guandongemys pingi*) и мягкокожих черепах «Aspideretes» *impressus* (Chow and Liu, 1955; Chow and Ye, 1962; Tong et al., 2010; Claude et al., 2012; Danilov et al., 2017). Довольно неожиданной для данного комплекса была находка панциря черепахи *Adocus inexpectatus* из вымершего семейства Adocidae, палеогеновые представители которого ранее были известны из более северных районов Азии (Danilov et al., 2013).

Следующая группа позвоночных, богато представленная в Маоминге – крокодилы. Из этого местонахождения известны десятки целых скелетов и черепов крокодила *Maomingosuchus petrolica*, близкого к современному гавиаловому крокодилу (Ye, 1958; Li, 1975; Shan et al., In press). По одному неполному черепу установлено присутствие другого таксона крокодилов (Alligatoridae indet.), родственника современного китайского аллигатора (Skutschas et al., 2014). Первая находка млекопитающего из Маоминга была неправильно определена и отнесена к семейству Chalicotheriidae из непарнокопытных (Wang et al., 2007). Изучение этой и других находок позволило отнести их к роду *Anthracokeryx*, который является одним из древнейших представителей Anthracotheriidae (Artiodactyla), предковой группы для современных гиппопотамов. В Маоминге найден почти целый череп и фрагментарный скелет болотного носорога *Cadurcodon maomingensis* (Amynodontidae) (Averianov et al., 2017). Из других непарнокопытных в Маоминге представлены остатки крупных титанотериев (Brontotheriidae). Уникальна находка целого черепа древнейшего саблезубого хищника из семейства Nimravidae (*Maofelis cantonensis*) – древнейшего и наиболее примитивного представителя группы (Averianov et al., 2016). Другой череп хищного млекопитающего из Маоминга, к сожалению, менее полный, но найденный вместе с нижней челюстью, принадлежит представителю вымершей группы креодонтов. Это – наиболее полная находка креодонтов в Китае.

Литература

- Aleksandrova G.N., Kodrul T.T., Jin J.* Palynological and paleobotanical investigations of Paleogene sections in the Maoming basin, South China // *Stratigraphy and Geological Correlation*. 2015. Vol. 23. No. 3. P. 300–325.
- Averianov A.O., Danilov I.G., Jin J., Wang Y.* A new amynodontid from the Eocene of South China and phylogeny of Amynodontidae (Perissodactyla: Rhinoceroidea) // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2017. Vol. 15. No. 11. P. 927–945.
- Averianov A.O., Obratsova E.M., Danilov I.G., Skutschas P.P., Jin J.* First nimravid skull from Asia // *Scientific Reports*. 2016. Vol. 6. P. 25812.
- Chen G.J., Chang M.-M., Liu H.Z.* Revision of *Cyprinus maomingensis* Liu, 1957 and the first discovery of *Procypris*-like cyprinid (Teleostei, Pisces) from the Late Eocene of South China // *Science China Earth Sciences*. 2015. Vol. 58. No. 7. P. 1123–1132.
- Chow M.-C., Liu C.-L.* A new anostherine turtle from Maoming, Kwangtung // *Acta Palaeontologica Sinica*. 1955. Vol. 3. P. 275–282.
- Chow M.-C., Ye H.-K.* A new emydid from Eocene of Maoming, Kwangtung // *Vertebrata Palasiatica*. 1962. Vol. 6. No. 3. P. 225–229.
- Claude J., Zhang J.-Y., Li J.-J., Mo J.-Y., Kuang X.-W., Tong H.* Geoemydid turtles from the late Eocene Maoming Basin, Southern China // *Bulletin de la Société géologique de France*. 2012. Vol. 183. No. 6. P. 641–651.
- Danilov I.G., Obratsova E.M., Chen W., Jin J.* The cranial morphology of *Anosteira maomingensis* (Testudines, Pan-Carettochelys) and the evolution of pan-caretochelyid turtles // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2017. e1335735.
- Danilov I.G., Syromyatnikova E.V., Skutschas P.P., Kodrul T.T., Jin J.* The first ‘true’ *Adocus* (Testudines, Adocidae) from the Paleogene of Asia // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2013. Vol. 33. No. 5. P. 1071–1080.
- Li G.-I.* A new material on *Tomistoma petrolica* of Maoming, Kwangtung // *Vertebrata Palasiatica* 1975. Vol. 13. No. 3. P. 190–191.
- Shan H.-Y., Wu X.-C., Cheng Y.-N., Sato T.* *Maomingosuchus petrolica*, a restudy of ‘*Tomistoma*’ *petrolica* Yeh, 1958 // *Palaeoworld (in press)*.
- Skutschas P.P., Danilov I.G., Kodrul T.T., Jin J.* The first discovery of an alligatorid (Crocodylia, Alligatoroidea, Alligatoridae) in the Eocene of China // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2014. Vol. 32. No. 2. P. 471–476.
- Tong H., Zhang J.-Y., Li J.-J.* *Anosteira maomingensis* (Testudines: Carettochelyidae) from the Late Eocene of Maoming, Guangdong, southern China: new material and re-description // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. 2010. Bd 256. Hf 3. P. 279–290.
- Wang Y.-Y., Zhang Z.-H., Jin J.* Discovery of Eocene fossil mammal from Maoming Basin, Guangdong // *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*. 2007. Vol. 46. P. 131–133.
- Ye H.-K.* A new crocodile from Maoming, Kwangtung // *Vertebrata Palasiatica*. 1958. Vol. 2. No. 4. P. 237–242.

ТИПОВЫЕ МЕСТНОСТИ ВИДОВ МОШЕК (SIMULIIDAE) НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

С.В. Айбулатов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Часто перед зоологами различных специальностей встают вопросы морфологического, экологического или таксономического характера, разрешение которых требует повторного посещения типовых местностей различных видов. Для коллектирования свежих экземпляров, необходимых для цитологических и молекулярных исследований, нами было проведено небольшое обследование типовых местностей ряда видов сем. Simuliidae.

В результате анализа литературы нам удалось выяснить, что из 270 видов мошек фауны России (Adler, Croskey, 2017) 194 имеют типовые местности на территории РФ. 29 видов мошек имеют типовые местности на территории европейского севера и северо-запада России: 9 – в Мурманской обл., 4 – в Республике Карелия, 2 – в Республика Коми, 3 – в Ненецком АО и 11 – в Ленинградской обл. (Рубцов, 1956; Усова, 1961; Rubzov, 1964; Rubzov et Carlsson, 1965; Чубарева, Янковский, 1992; Янковский, 1996, 2006; Yankovsky, 2011).

Поскольку предимагинальные стадии мошек обитают в различных водотоках, типовой местностью для большинства видов сем. Simuliidae являются реки и ручьи, поэтому сохранность таких типовых местностей складывается из сохранности водотока как такового и сохранности гидрологических и гидрохимических характеристик, необходимых для развития данного вида.

За полевой сезон 2017 г. нам удалось обследовать типовые местности 9 видов мошек, расположенные на территории Карелии и Ленинградской области (см. табл.).

Следует отметить, что типовая местность вида *Hellichiella dogieli* представляет собой набор водотоков, расположенных в разных частях Карелии и удалённых друг от друга на сотни километров. Типовые местности остальных видов представлены отдельными водотоками различного размера от ручьёв до средних рек. Типовые местности 5 видов (*Prosimulium luganicum*, *Greniera brachiata*, *Boreosimulium annae*, *Eusimulium silvaticum*, *Simulium paramorsitans*) в настоящее время являются водотоками, заселёнными большим количеством предимагинальных стадий разных видов. Типовая местность вида *Boreosimulium olonicum* – р. Олонка, а также типовая местность видов

**Типовые местности 9 видов мошек, расположенные
на территории Карелии и Ленинградской области**

Вид	Регион	Район	Точка привязки типовой местности	Водоток
<i>Prosimulium luganicum</i>	ЛО	Всеволожский	пос. Лемболово	ручей
<i>Greniera brachiata</i>	Карелия	Лоухский	д. Энгозеро	ручей
<i>Boreosimulium annae</i>	ЛО	Лужский	г. Луга	р. Луга
<i>B. olonicum</i>	Карелия	Олонецкий	д. Речная Сельга	р. Олонка
<i>Hellichiella dogieli</i>	Карелия	Пряжинский	д. Вилга	ручей
	Карелия	Пряжинский	д. Падозеро	ручей
	Карелия	Беломорский	г. Беломорск	ручей
	Карелия	Кондопожский	д. Мянсельга	ручей
<i>Eusimulium silvaticum</i>	ЛО	Лужский	д. Ситенка	ручей
<i>Schoenbaueria subpusilla</i>	ЛО	Лужский	д. Ящера	р. Ящера
<i>Odagmia bronchiale</i>	ЛО	Лужский	д. Ящера	р. Ящера
<i>Simulium paramorsitans</i>	ЛО	Лужский	д. Островенка	р. Каменка

Schoenbaueria subpusilla и *Odagmia bronchiale* – р. Ящера представляют собой сильно заиленные водотоки с очень бедной симулидофауной. Из водотоков, входящих в типовую местность *Hellichiella dogieli*, ручьи в окрестностях деревень Вилга и Мянсельга полностью сохранены. Ручей в д. Падозеро практически полностью перегорожен бобровыми плотинами и почти лишён фауны реофилов, в том числе и мошек. Ручей в окрестностях Беломорска из-за разработки щебневого карьера перестал существовать.

Литература

- Рубцов И.А. Мошки (сем. Simuliidae) // Фауна СССР. 1956. Т. 6. вып. 6, 2-е изд. Л. 860 с.
- Усова З. В. Фауна мошек Карелии и Мурманской обл. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 284 с.
- Чубарева Л.А., Янковский А.В. Новый вид мошек *Odagmia laplandica* Chubareva et Yankovsky sp. n. из Лапландского заповедника (Кольский полуостров) (Diptera: Simuliidae) // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 4. С. 326–328.
- Янковский А.В. Мошки (Diptera: Simuliidae) Лапландского государственного биосферного заповедника и описание нового вида рода *Argentisimulium* // Энтомологическое обозрение. 2006. Т. 85 (1). С. 226–234.
- Rubzov I.A. Simuliidae (Melusinidae) // Die Fliegen der Palaertischen Region 1959. В. 14. Stuttgart: E. Schweizerbartische Verlagsbuchhandlung. 689 s.
- Rubzov I.A., Carlsson G. On the taxonomy of black flies from Scandinavia and Northern USSR // Acta universitatis Lundensis. 1965. SECTIO II No. 18. Lund: C.W.K. Gleerup. 40 p.
- Yankovsky A.V. A revision of black flies of the genus *Taeniopterna* Enderlein, 1925 (Diptera: Simuliidae) from the fund collection of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2011. Vol. 315, No. 4. P. 412–440.

РЕЗУЛЬТАТЫ МНОГОЛЕТНИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН НА АРАЛЬСКОМ МОРЕ

**Н.В. Аладин, В.И. Гонтарь, Л.В. Жакова,
И.С. Плотников, А.О. Смуров**

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Большой вклад в изучение Аральского моря внесли исследователи, работавшие как в прошлом, так и в настоящее время в Зоологическом институте Российской академии наук. Первым из них был Лев Семёнович Берг (1876–1950), член-корреспондент (1928) и действительный член (1946) АН СССР. В 1900 г. Туркестанский отдел Императорского Русского географического общества поручил ему выполнить в течение 1900–1902 гг. комплексное исследование Аральского моря. Весь объем сведений об Арале он обобщил в книге «Аральское море. Опыт физико-географической монографии», изданной в 1908 г. В 1904–1913 гг. Л.С. Берг руководил отделом рыб Зоологического музея. С 1934 г. он заведовал в ЗИН лабораторией ископаемых рыб.

В обработке собранных Л.С. Бергом материалов по зоопланктону участвовал Сергей Алексеевич Зернов (1871–1945), академик АН СССР (1931), директор Зоологического института в 1931–1942 гг. Очередной этап в изучении Аральского моря был связан с именем Арвида Либорьевича Бенинга (1890–1943). Он в 1929–1930 гг. и с 1934 г. работал в ЗИН. Под его руководством в 1932 и 1933 гг. были выполнены комплексные исследования Арала.

Начало изучения паразитофауны Арала связано с именами члена-корреспондента АН СССР (1939) Валентина Александровича Догеля (1882–1955) и его ученика, академика АН СССР (1964) Бориса Евсеевича Быховского (1908–1974). С 1944 г. В.А. Догель заведовал лабораторией протистологии в ЗИН. Б.Е. Быховский работал в ЗИН в 1935–1940 гг. и в 1942–1974 гг., а с 1962 г. был его директором до своей кончины. В начале 1930-х гг. они выполнили первое широкомасштабное исследование паразитофауны Арала.

В 1960-е годы Л.А. Кутикова, Ю.В. Мамкаев и Я.И. Старобогатов участвовали в специальных исследованиях фауны Арала, результаты которых были отражены в изданном в 1974 г. «Атласе беспозвоночных Аральского моря».

В 1970–1980-х гг. Николай Васильевич Аладин исследовал особенности осморегуляции и соленостную толерантность у ветвистоусых и ракушковых ракообразных из Аральского моря, а также их фауну (Аладин, 1996). Заявка, поданная им в комиссию АН СССР по работе с молодёжью, победила в открытом конкурсе, и в конце 1989 г. он возглавил созданную в ЗИН лабораторию солоноватоводной гидробиологии. Ее первоочередной задачей стало изучение современного состояния Арала и его биоты, а также поиск путей спасения этого озера. Сотрудники лаборатории исследовали зообентос, зоопланктон, фитопланктон, высшую водную растительность, первичную продукцию, а также солеустойчивость некоторых беспозвоночных. Были получены новые данные по очень слабо изученной фауне инфузорий. Исследовались танатоценозы, чтобы проследить изменения в фауне остракод с ростом солености, изучалась гидрология Арала, проводились и палеолимнологические исследования.

Когда в конце 1980-х гг. из-за падения уровня Арала пересох пролив Берга между Малым и Большим Аралом, и море разделилось на 2 части, падение уровня Малого моря прекратилось, а Большого Арала – продолжилось. В 1990 г. уровень Малого Арала повысился, и начался сток воды в Большой Арал. Возникла опасность размыва естественной преграды и возобновления падения уровня Малого моря. В 1991 г. сотрудники ла-

боратории доложили об этом главе администрации Аральского района и предложили перекрыть сток плотиной в самой мелкой части пролива Берга. Это предложение было поддержано правительством Казахстана. Летом 1992 г. пролив был перекрыт дамбой. Уровень Малого Арала вырос, рост солености остановился, и она стала снижаться. Так как плотина не имела водослива, ее неоднократно прорывало (Аладин, 2012). В 2004–2005 гг. ее заменила новая надежная плотина с водосливом.

В 1989–1995 гг. вышли 5 полностью посвященных Аральскому морю томов трудов ЗИН (1989, 1990, 1991, 1993, 1995а, 1995б) со статьями сотрудников лаборатории. За более чем четверть века ими были опубликованы десятки статей как в отечественных, так и в зарубежных научных журналах и сборниках. Сотрудники лаборатории являются авторами нескольких глав вышедшей в издательстве «Springer» коллективной монографии об Аральском море (Micklin et al., 2014). Издана монография Д.Д. Пириулина (2014), посвященная фауне членистоногих Приаралья и закономерностям формирования энтомокомплексов на обнажившемся дне Аральского моря. Вышла в свет монография И.С. Плотникова (2016), посвященная фауне свободноживущих беспозвоночных Аральского моря и ее изменениям во второй половине XX – начале XXI века. Сотрудники лаборатории защитили одну докторскую и 4 кандидатских диссертации.

Зоологический институт и лаборатория солоноватоводной гидробиологии активно участвуют в национальных и международных конференциях, посвященных Аральскому морю. В 2009 г. по инициативе и при участии лаборатории была организована и успешно проведена Международная конференция «Арал 2009. Арал: прошлое, настоящее и будущее. Два века исследований Аральского моря». Зоологический институт и лаборатория солоноватоводной гидробиологии регулярно поднимали вопросы сохранения и восстановления биоразнообразия и биоресурсов Аральского моря на Невском международном экологическом конгрессе, а также на Международной парламентской конференции «ОБСЕ и СНГ: новые возможности и перспективы» (Санкт-Петербург, 28 октября 2010 г.). В 2017 г. Зоологический институт и наша лаборатория при поддержке Секретариата межпарламентской ассамблеи СНГ смогли организовать в рамках VIII Невского экологического конгресса специальный Круглый стол «Современные проблемы и возможное будущее Аральского моря».

Зоологический институт и наша лаборатория освещают в средствах массовой информации исследования биоразнообразия и биоресурсов, а также возможные пути восстановления Аральского моря. Сотрудники

Зоологического института, в том числе и нашей лаборатории, ведут педагогическую деятельность в университетах России, стран СНГ и дальнего зарубежья, где рассказывают о сохранении биоразнообразия и биоресурсов Арала, а также о возможных путях его спасения.

Литература

- Аладин Н.В.* Соленостные адаптации Ostracoda и Branchiopoda // Труды Зоологического института РАН. 1996. Т. 265. 206 с.
- Аладин Н.В.* Плотины жизни или плотина длиною в жизнь. Часть первая. «Пролог» или первая пятилетка (1988–1992 гг.) // Астраханский вестник экологического образования. 2012. № 3 (21). С 206–216.
- Биологические и природоведческие проблемы Аральского моря и Приаралья. Часть 1. Морские экосистемы // Труды Зоологического института РАН. 1995а. Т. 262. 250 с.
- Биологические и природоведческие проблемы Аральского моря и Приаралья. Часть 2. Экосистемы суши // Труды Зоологического института РАН. 1995б. Т. 262. 168 с. .
- Гидробиологические проблемы Аральского моря // Труды Зоологического института АН СССР. 1989. Т. 199. 151 с.
- Пирулин Д.Д.* Членистоногие временных водоемов и высохшего дна Аральского моря. СПб: ЗИН РАН, 2014. 110 с.
- Плотников И.С.* Многолетние изменения фауны свободноживущих водных беспозвоночных Аральского моря. СПб: ЗИН РАН, 2016. 168 с.
- Современное состояние Аральского моря в условиях прогрессирующего осолонения // Труды Зоологического института АН СССР. 1990. Т. 223. 154 с.
- Современное состояние отчленяющихся заливов Аральского моря // Труды Зоологического института АН СССР. 1991. Т. 237. 80 с.
- Экологический кризис на Аральском море // Труды Зоологического института РАН, 1993. Т. 250. 190 с.
- Micklin P., Aladin N., Plotnikov I.* (eds.) The Aral Sea. The Devastation and Partial Rehabilitation of a Great Lake. Springer, 2014. 453 p.

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ КОПЕПОД ВОДОЕМОВ ДЕЛЬТЫ ЛЕНЫ

В.Р. Алексеев¹, В.Н. Абрамова², Н.М. Сухих¹

¹*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург*

²*Усть-Ленский заповедник, Тикси, Саха (Якутия)*

Дельта Лены, одна из крупнейших в мире, по площади занимает второе место после дельты Маккензи. Большая часть её входит в состав

Усть-Ленского биосферного заповедника. Несмотря на то, что регулярные исследования зоопланктонных организмов водоёмов дельты Лены ведутся уже не одно десятилетие, фауна копепод этого региона остаётся ещё во многом неисследованной (Abramova, et al., 2017). Во многом это объясняется труднодоступностью региона, многообразием водоёмов, что характерно для речных дельт, а также общей его удалённостью от центров зоологических исследований. В основу данного сообщения положены результаты совместных экспедиционных изысканий авторов в 2016–2017 гг. в дельте р. Лены, обширные коллекционные материалы Е.Н. Абрамовой, собранные за более чем 20-летний период, а также многочисленные публикации по фауне копепод из этого региона. Всего в дельте Лены найдено свыше 65 видов копепод, относящихся к четырём основным отрядам, известным из внутренних водоёмов России: Cyclopoidea, Calanoida, Harpacticoida, Ergasilidae. Это заметно ниже, чем известно из дельтовых районов других крупных рек, впадающих в моря арктического бассейна (Северная Двина, Печора, Обь, Енисей), и может рассматриваться как одно из подтверждений неполной изученности биологического разнообразия водоёмов дельты Лены.

Фаунистические комплексы копепод этого региона можно рассматривать с разных позиций. По обусловленности особенностями биотопов в дельте Лены выделяются три таких комплекса: речной, тундровых водоемов и солоноватоводных водоемов. Речной комплекс видов в той или иной степени связан с поступлением воды в дельту из р. Лены, направление течения которой идет почти строго с юга на север. Именно этим транзитным путем в заполярный регион заносятся теплолюбивые виды, которые встречаются в реке в конце лета, например *Mesocyclops leucarti* (Claus, 1857). Следует также ожидать нахождения в реке и других видов копепод, не характерных для высоких широт и в дельте до сих пор не найденных (виды родов *Thermocyclops*, *Ectocyclops*, *Cryptocyclops*). Комплекс копепод тундровых водоемов лишь отчасти связан с речным; условия его существования весьма специфические, прежде всего из-за промерзания таких водоемов до дна. Это оказывает значительное влияние на морфологию копепод, и некоторые виды явно речного происхождения, приспособившиеся в течение длительного времени к обитанию в тундровых водоемах, обнаруживают значительные морфологические отличия, что позволяет говорить о процессах активного видообразования. Так, особи *Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901 из реки и полигональных водоемов существенно отличаются по меристическим признакам. Особи *Cyclops vivinus kikuichi* Smirnov, 1932 из реки и тундровых озер также весьма расходятся

по фуркальному индексу, а особи формы *Cyclops abyssorum lendei* Kozminsky, 1933 (comb. nov.), нередко доминирующего в тундровых мелководных водоемах, морфологически мало отличимы от таковых, обитающих далеко на юге (дельте Волги, Днепре и мелководных водоемах Испании), что может указывать на ее видовой статус. Специфику солоноватоводных водоемов, подверженных влиянию моря за счет колебания его уровня при приливах и отливах и ветров нагонного характера, определяют гарпактициды из родов *Tachidius* и *Harpacticella*.

По своему зоогеографическому происхождению фаунистические комплексы веслоногих раков водоемов дельты Лены объединяют, во-первых, широко распространенные голарктические и палеарктические формы, во-вторых, берингийские формы, в том числе и элементы синоиндийского происхождения, и в-третьих, виды с тихоокеанским ареалом. Первый комплекс представлен циркумполярными или евроазиатскими видами, такими как *Cyslops scutifer* Sars, 1863, *Cyclops kolensis*, *Macrocyclops albidus* (Jurine, 1820), *M. fuscus* (Jurine, 1820), *Microcyclops varicans* (Sars, 1863) и др. К берингийскому комплексу относятся *Eucyclops arcanus* Alekseev, 1990, описанный из водоемов Забайкалья и найденный также в большеземельской тундре (Алексеев, 1990), и *Neoergasilus japonicus* (Harada, 1930), широко распространенный в водоемах системы Амура, Лены и ее притоках. По-видимому, эндемичным видом этого комплекса окажется новая форма рода *Eucyclops*, описываемая из этого региона (Алексеев, Абрамова, в печати). Наибольший интерес, на наш взгляд, представляют виды тихоокеанского комплекса, присутствие которых в дельте Лены объяснялось ранее исключительно историческими причинами (рефугиумы межледниковых периодов). К их числу относятся калениды *Limnocalanus johanseni* Marsh, 1920, *Senecella siberica* Vyshkvartzeva, 1994 и несколько видов рода *Eurythomora*. В последнее время происхождение подобных изолятов, удаленных от основного ареала обитания, у ряда беспозвоночных объясняется также возможной биологической инвазией антропогенного характера, прежде всего за счет заноса с балластными водами судов (Alekseev et al., 2010).

На протяжении продолжительного использования Северного морского пути в советское время в дельту Лены ежегодно свозили не менее 1 млн. т грузов, прежде всего из портов Мурманска и Архангельска. Отсюда же вывозили лес и другие виды сырья, преимущественно в восточном направлении, прежде всего в Японию и Китай. В период максимального расцвета лесоторговли объем перевозок также достигал миллиона тонн ежегодно. Даже по минимальным расчетам это

соответствует поступлению балластных вод из тихоокеанского региона в дельту Лены в объеме не менее ста тысяч тонн ежегодно. Балластные воды позволяют совершать длительные перемещения живых организмов как в активной фазе, так и в состоянии биологического покоя (Рапов, Caseres, 2007). Веслоногие раки, и прежде всего представители отряда Calaniformes, к которым относятся виды рода *Eurythomora*, формируют диапаузирующие стадии (эмбрион, заключенный в многослойные защитные оболочки), отличающиеся максимальной устойчивостью к токсическим веществам балластных отсеков, нередко загрязненных нефтепродуктами, соединениями тяжелых металлов и т.п. (Alekseev et al., 2011). В настоящее время в дельте Лены обнаружены 8 видов *Eurythomora*, что является уникальным явлением для дельт рек, где обычно встречается не более 2–3 видов данного рода (Sukhich et al., 2016).

Это позволяет предположить, что необыкновенно высокое богатство представителей рода в дельте Лены по меньшей мере частично обусловлено не только историческими причинами, но и антропогенным расселением чужеродных видов. Косвенным подтверждением этого может служить взрывообразное расселение *Eurythomora arctica* Wilson et Tash, 1966, описанного из Аляски, которое наблюдается в дельте Лены в последнее время (Абрамова, собственные данные; Alekseev, Abramova, 2017). Окончательное решение вопроса следует ожидать в ходе использования молекулярно-генетических методов исследования.

Настоящее исследование проведено с использованием материалов фондовой коллекции ЗИН РАН и поддержано грантом РФФИ № 17-04-00027.

Литература

- Алексеев В.Р. *Euscyclops arcanus* sp.n. (Copepoda, Cyclopoidea) из водоемов Прибайкалья и Большеземельской тундры // Зоологический журнал. 1990. Т. 69. С. 135–138.
- Алексеев В.Р., Абрамова Е.Н. *Euscyclops delongi* sp. n. из водоемов дельты Лены // Труды Зоологического института РАН (в печати).
- Abramova E., Vishnyakova I., Boike J., Abramova A., Solovyev G., Martynov F. Structure of freshwater zooplankton communities from tundra waterbodies in the Lena River Delta, Russian Arctic, with a discussion on new records of glacial relict copepods // Polar Biology. 2017. Vol. 40, No. 8. P. 1629–1643.
- Alekseev V., Abramova E. Zooplankton investigations in summer 2016. Copepod speciation in Siberian Arctic: the case of the River Lena delta // Reports on Polar and Marine Research. 2017. P. 75–79.
- Alekseev V., Makrushin A., Jiang-Shiou Hwang. Survivorship of activated resting stages in toxic environments: provide treatment cues for ballast water // Marine Pollution Bulletin. 2010. Vol. 61. P. 254–258.

Panov V., Caceres C. Role of diapause in dispersal of aquatic invertebrates // Diapause in Aquatic Invertebrates Theory and Human Use. 2007. Vol. 84. P. 187–195.

Sukhikh N., Suissi A., Suissi S., Alekseev V. Invasion of *Eurytemora* sibling species (Copepoda Temoridae) from north America into the Baltic Sea and European Atlantic coast estuaries // Journal of Natural History. 2013. Vol. 46, No. 1. P. 1–15.

**МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭЛИТР
БИОЛЮМИНЕСЦЕНТНОГО ЧЕШУЙЧАТОГО ЧЕРВЯ
HARMOTHOE IMBRICATA LINNAEUS, 1767
(POLYCHAETA, POLYNOIDAE)**

Н. Анели¹, К. Шунькина², В. Вайс³, М. Плющева^{4,5}

¹Экспериментальный завод научного приборостроения со специальным конструкторским бюро РАН. Московская область, Черноголовка, Россия

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

³Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Москва, Россия

⁴Центр геномных регуляций (CRG), Институт науки и технологий Барселоны. Барселона, Испания.

⁵Университет Помпеу Фабра (UPF). Барселона, Испания

Впервые свечение чешуйчатых червей (полиноид) начал изучать Катрефагес (Quatrefages) в 1843 г., а лучшее описание этого феномена дал Панцери (1875), который изучал *Malmgreniella lunulata* (Delle Chiaje, 1830) (старое название *Polynoe lunulata*), и *Subadyte pellucida* (Ehlers, 1864) (старое название *Pholoe brevicornis* Panzeri, 1875). В этом семействе люминесценция проходит на чешуях-элитрах, расположенных по паре на каждом сегменте тела. Чешуи покрывают дорсальную поверхность в два ряда, как черепица на крыше. Панцери отметил, что, в зависимости от вида, светящаяся область может охватывать или всю элитру (за исключением места ее крепления к элитрофору) или же только небольшую серповидную область элитры в зоне места крепления к элитрофору. Также свечение происходит только при механической стимуляции и может идти по чешуйке от головы к хвосту или от хвоста к голове (Harvey, 1952).

Другой способ стимуляции свечения полиноид описан Haswell (1882), который писал: «Если воздействовать на некоторые виды *Polynoe* вспышкой света в темноте, свечение идет вдоль чешуй, каждая из которых ярко освещается, что делает особь сияющей, одетой в свое-

го рода световую броню из элитр. Вблизи центра элитры, у места её прикрепления, остается темное пятно, где, скорее всего, отсутствует способная светиться ткань. Свечение передается автовозбуждением от сегмента к сегменту, и, если световой стимул был достаточно мощным, вспышки биолюминесценции могут проходить по целому ряду чешуй, одна или несколько из которых затем отпадают. Животное тем временем быстро убегает, роняя светящиеся одну или несколько элитр, продолжая светиться».

Начальное представление о фотогенных клетках должно быть связано с Катрефагесом (1843), который ошибочно думал, что источником света являются мышцы. Вторую, тоже скорее всего, ошибочную точку зрения изложил Панцери (1878), который считал нервные окончания источником свечения из-за непропорционально развитого количества нервных волокон в чешуях, функциональность которых была не очевидна. Эта ошибка была исправлена Журденом (1885), который сначала приготовил серийные срезы и затем предположил, что модифицированные секреторные клетки вентрального эпителия функционируют как фотогенные клетки.

В 1909 г. Кутчера (Kutschera), исследуя *Acholoe astericola* (Delle Chiaje, 1841), у которого светится вся элитра целиком, пришел к выводу, что фотогенными органами являются кутикулярная папилла и секреторные клетки, которые, как он предполагал, выделяют светящийся секрет в морскую воду через канал и поры. В дополнение к светящейся папилле на переднем крае элитры были также отмечены просто зубоподобные бугорки – туберкулы – с несколькими базальными клетками. В 1916 г., исследуя *Lepidonotus squamatus* (Linnaeus, 1758), Дальгрэн, как и Кутчера, предположил, что туберкулы и папиллы являются источниками свечения.

Последующая серия исследований элитр светящихся полиноид была произведена Бонном (Bonhomme) в 1940 и 1942 гг. на примере *Harmothoe impar* с большим светящимся полумесяцем на каждой элитре и *Polynoe lunulata* с очень маленьким полумесяцем. Он подробно описал пигментные фотоциты вентрального эпителия, клетки которых имеют достаточно большие эллиптические ядра и крупные гранулы, деформирующиеся близостью друг к другу. Биохимические тесты показали, что в гранулах отсутствуют липиды, они не окрашиваются на полисахариды, но дают положительный тест на белок. Таким образом, Бонн предположил, что гранулы могут быть люминесцентной комбинацией белок-субстрат.

Ж.-М. Бассо в 1966 г. продолжил работу по биолюминесценции *Acholoe astericola*. Он поддержал идею Бона, что фотогенная ткань рас-

положена в вентральном эпителии, и описал фотосом (photosomes) – специальных органелл, которые состоят из эндоплазматического ретикулула, специфически изогнутого в виде регулярной паракристаллической структуры. Фотосомы расположены на периферии фоточитов, окружены мембраной и непосредственно соединены с целомом элитры (Bassot and Nicolas, 1995).

В 2009 г. Плющева и Мартин в своих исследованиях *Harmothoe imbricata*, *Harmothoe areolata*, *Lepidonotus squamatus* и *Lepidonotus clava* показали, что основной биолюминесцентный сигнал идет с дорсальной стороны элитры, и, следовательно, вентральный эпителий не может быть источником света. Они описали флуоресценцию туберкулюмов двух «биолюминесцентных» *Harmothoe imbricata*, *Harmothoe areolata* и двух «небиолюминесцентных» *Lepidonotus squamatus* и *Lepidonotus clava*. Они доказали наличие биолюминесцентного белка в «небиолюминесцентном» *Lepidonotus squamatus*. В этой работе Плющева и Мартин предлагают другую интерпретацию морфологии биолюминесцентной системы, основанную на до сих пор неисследованной флуоресценции туберкулюмов, которые, возможно, играют роль линзы, повышающей биолюминесцентный сигнал. В этом случае свет производится органами, которые должны быть расположены вокруг туберкулюмов (Plyushcheva and Martin, 2009).

Целью настоящего исследования является проведение иммуногистохимического и ультраструктурного исследования элитр *Harmothoe imbricata* для выявления морфологических особенностей строения биолюминесцентной системы.

Литература

- Bassot J.M., Nicolas G. Bioluminescence in scale-worm photosomes: the photoprotein polynoidin is specific for the detection of superoxide radicals // *Histochemistry and Cell Biology*. 1995. 104. P. 199–210.
- Harvey N. Bioluminescence. New York: Academic Press, 1952. 649 pp.
- Plyushcheva M., Martin D. Morphology of elytra as luminescent organs in scale-worms (Polychaeta, Polynoidae) // *Proceedings of the Ninth International Polychaete Conference. Zoosymposia*. 2009. Vol. 2. P. 379–389.

**ТАРАКАНЫ ПОДСЕМЕЙСТВА EPILAMPRINAE
(DICTYOPTERA, BLABERIDAE):
ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И СОСТАВ**

Л.Н. Анисюткин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Происхождение таракановых (*Dictyoptera sensu lato*) связано с приобретением комплекса адаптаций к обитанию в верхнем рыхлом слое подстилки (Анисюткин, Горохов, 2005). Приобретенная жизненная форма без серьезных изменений сохранилась до настоящего времени. Прогрессивные эволюционные изменения происходили в сфере репродукции (Roth, 2003; Анисюткин, Горохов, 2005).

Семейство *Blaberidae* является голофилетической группой и включает наиболее эволюционно продвинутых тараканов, самки которых вынашивают оотеки в выводковой сумке (Roth, 2003).

В настоящее время в состав *Blaberidae* включают 12 подсемейств (Beccaloni, 2014): *Blaberinae*, *Diplopterinae*, *Epilamprinae*, *Geoscapheinae*, *Gyninae*, *Oxyhaoinae*, *Panchlorinae*, *Panesthiinae*, *Paranauphoetinae*, *Perisphaerinae*, *Pycnoscelinae* и *Zetoborinae*. Столь большое количество таксонов ранга подсемейства является пережитком времени, когда система тараканов строилась на признаках внешней морфологии.

Признаки генитальных комплексов самцов и самок наиболее адекватно отражают филогенетические отношения таксонов высокого ранга, т.к. они менее подвержены параллельной изменчивости (Gogochoy, 2014), будучи эндосоматическими в смысле Северцова (1912).

Подсемейство *Epilamprinae* является базальным в семействе *Blaberidae* и парафилетическим по отношению к ряду таксонов, в настоящее время рассматриваемых в ранге подсемейств.

Подсемейства *Blaberinae* и *Zetoborinae* имеют сходный тип строения гениталий с представителями трибы *Morphnini* из *Epilamprinae*. *Zetoborinae* в настоящее время не имеют надежных синапоморфий и могут рассматриваться в качестве потомков неспециализированных *Blaberinae* или *Epilamprinae*. *Gyninae* очень близки к эпилампринам и неспециализированным представителям *Perisphaeriinae* (Roth, 1972). *Pycnoscelinae* имеют ряд синапоморфий с *Epilamprinae* и, вероятно, могут рассматриваться в качестве специализированной группы последних. *Diplopterinae* и *Panchlorinae* также включают специализированные формы, что затрудняет выяснение их филогенетического положения. Для подсемейств *Paranauphoetinae*, *Perisphaeriinae* и *Panesthiinae* была предложена следующая

щая филогенетическая гипотеза: [Paranauphoetinae + [Perisphaeriinae + Panesthiinae]] (Anisyutkin, 2003). Geoscapheinae были выделены из Panesthiinae только на основании присутствия истинного живорождения (Rugg, Rose, 1984), т.е. панестины, скорее всего, парафилетичны по отношению к геоскафеинам. Охуhaloinae – наиболее обособленная группа блаберид, для которой характерна значительная специализация структур генитального комплекса (Roth, 1971; Anisyutkin, 2004).

Ситуация с трибальным составом Epilamprinae сложна и запутана: в настоящее время выделяются 8 триб (Epilamprini, Colapteroblattini, Morphnini, Notolamprini, Phoraspidini, Pinaconotini, Poeciloderrhini, Thoracini) (Beccaloni, 2014), выделенных в разное время по разным группам признаков.

Трибы Phoraspidini, Poeciloderrhini и, вероятно, Notolamprini морфологически сходны (Анисюткин, 2016) и должны быть синонимизированы с трибой Epilamprini. Триба Thoracini является синонимом Morphnini (Anisyutkin, 2014; Anisyutkin, Yushkova, 2017). Группы [*Rhabdoblattella* + *Africalolampra*] (Anisyutkin, 2016; Anisyutkin, Yushkova, 2017), [*Calolamprodes* + *Paracalolamprodes* + *Pseudocalolampra*] (Anisyutkin, 2014, 2015; Anisyutkin, Yushkova, 2017), а также роды *Aptera* и *Parapoeciloderrhis* заслуживают выделения в таксоны надродового ранга.

Работа выполнена в рамках гостем АААА-А17-117030310210-3, АААА-А17-117030310205-9 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант РФФИ № 16-04-01143 А).

Литература

- Анисюткин Л.Н. Новые данные о представителях подсем. Epilamprinae (Dictyoptera, Blaberidae) Нового Света с описанием нового рода и вида из Эквадора // Энтомологическое обозрение. 2016. Т. 95. С. 153–175.
- Анисюткин Л.Н., Горохов А.В. О предполагаемом эволюционном сценарии возникновения высших таксонов таракановых (Dictyoptera) / Розанов А.Ю., Лопатин А.В., Пархаев П.Ю. (ред.) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. I всероссийская школа – 2004. Москва, 2005. С. 109–116.
- Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции. Москва: Типография «Печатное дело». 1912. 302 с.
- Anisyutkin L.N. Contribution to knowledge of the cockroach subfamilies Paranauphoetinae (stat. n.), Perisphaeriinae and Panesthiinae (Dictyoptera: Blaberidae) // Zoosystematica Rossica. 2003. Vol. 12. P. 55–77.
- Anisyutkin L.N. Redescription of *Pycnoscelus rufus* Bey-Bienko, *Heminauphoeta picea* Shelford and *Eutheganopteryx mirabilis* Shelford (Dictyoptera: Blattina) // Zoosystematica Rossica. 2004. Vol. 12. P. 177–183.

- Anisyutkin L.N.* On cockroaches of the subfamily Epilamprinae (Dictyoptera: Blaberidae) from South India and Sri Lanka, with descriptions of new taxa // Zootaxa. 2014. Vol. 3847. P. 301–332.
- Anisyutkin L.N.* New and little known Epilamprinae (Dictyoptera: Blaberidae) from the collections of the Muséum d'histoire naturelle de Genève and the Zoological Institute of Saint Petersburg. Part 1 // Revue suisse de Zoologie. 2015. Vol. 122. P. 283–296.
- Anisyutkin L.N.* New and little known Epilamprinae (Dictyoptera: Blaberidae) from the collections of the Muséum d'histoire naturelle de Genève and the Zoological Institute of Saint Petersburg. Part 2 // Revue suisse de Zoologie. 2016. Vol. 123. P. 139–152.
- Anisyutkin L.N., Yushkova O.V.* New data on cockroaches of the subfamily Epilamprinae (Dictyoptera: Blaberidae) from India and Sri Lanka, with descriptions of new species and the genital complex of *Aptera fusca* (Thunberg, 1784) // Zootaxa. 2017. Vol. 4236. P. 41–64.
- Beccaloni G.W.* Cockroach Species File Online. 2014. Version 5.0/5.0. World Wide Web electronic publication. Available at <http://Cockroach.SpeciesFile.org> (accessed 4 August 2017).
- Gorochov A.V.* Evolution and taxonomic significance of the copulatory apparatus in Ensifera (Orthoptera). Part 1: General concepts and origin // Zoosystematica Rossica. 2014. Vol. 23. P. 197–209.
- Roth L.M.* The male genitalia of Blattaria. VI. Blaberidae: Oxyhaloinae // Psyche. 1971. Vol. 78. P. 84–106.
- Roth L.M.* The male genitalia of Blattaria. IX. Blaberidae, *Gyna* spp. (Perisphaeriinae) *Phoraspis*, *Thorax*, and *Phlebonotus* (Epilamprinae) // Transactions of the American Entomological Society. 1972. Vol. 98. P. 185–217.
- Roth L.M.* Systematics and phylogeny of cockroaches (Dictyoptera: Blattaria) // Oriental Insects. 2003. Vol. 37. P. 1–186.
- Rugg D., Rose H.A.* The taxonomic significance of reproductive behaviour in some Australian cockroaches (Blattodea: Blaberidae) // Journal Australian entomological Society. 1984. Vol. 23. P. 118.

ДОКТОР АНТУАН КЛОТ-БЕЙ И ЗООЛОГИЧЕСКИЙ МУЗЕЙ ИМПЕРАТОРСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

С.Н. Баккал

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

В XIX веке одним из важных методов пополнения коллекций академических музеев был обмен экспонатами между музеями из разных стран, а также покупка экспонатов у частных зарубежных лиц или фирм. Немало предметов поступало в музеи и в виде пожертвований (подар-

ков) от лиц самых разных сословий. Поскольку самостоятельных научных экспедиций Императорская Академия наук проводила немного, преимущественно сконцентрировавшись на своей обширной территории и прилегающих странах, то такие каналы были весьма существенны для получения сборов экзотических животных.

Объектом данного сообщения выбраны контакты Императорской Академии наук с французским врачом Антуаном Бартеlemi Клот-Беем (1793–1868), позволившие относительно широко представить фауну Египта в петербургском Зоологическом музее (ныне – ЗИН РАН). Эта загадочная фамилия нередко встречается в рукописных каталогах Зоологического музея Императорской Академии наук второй трети XIX столетия, а также в научных монографиях, основанных на изучении академических коллекций (например, акад. А.А. Штрауха в области герпетологии и другие). Тем не менее какая-либо информация об этом экзотическом персонаже зоологии XIX века в отечественной литературе (да и в зарубежной по истории зоологии) практически отсутствует. В качестве основы для работы были использованы архивные материалы, а также различные рукописные каталоги и внутренняя информация, полученная в разных подразделениях ЗИН РАН. Таким образом, в научный оборот вводится новый, ранее неизвестный аспект работы крупнейшего отечественного академического музея по зоологии.

При упоминании о многочисленных пожертвованиях А.А. Штраух (1832–1893) привёл пример с коллекцией египетских животных, подаренных доктором Клот-Беем, сравнив её по богатству с Демидовской коллекцией (Штраух, 1889, с. 24). Далее в своём отчёте он дважды назвал имя профессора Клот-Бея в «Списке пожертвований» за 1842 и 1848 гг. (там же, с. 79, 84). Судя по документальным фактам первые деловые контакты и посылки, предназначенные Императорской Академии наук, стали поступать от Клот-Бея уже в конце 1830-х годов. По сути это было время, когда происходило создание новых экспозиций Зоологического музея, руководство которым принял академик Ф.Ф. Брандт (1802–1879), и доктор Клот-Бей оказался одним из первых энтузиастов, кому мы обязаны поступлением разнообразных зоологических предметов из Египта в период организации одного из новых академических музеев в России. Удалось установить, что значительная часть орнитологической коллекции Зоологического музея Императорской Академии наук, имеющая отношение к птицам Египта, 175 лет назад состояла преимущественно из сборов доктора Клот-Бея. Ещё недавно этот факт с полным основанием можно было отнести к одной из наименее известных сторон его многогранной деятельности.

В 1824 г. правителем Египта Мухаммедом-Али А.Б. Клот был приглашён для организации медицинской военной службы и кардинального изменения отношения к государственному здравоохранению. По проекту Клот-Бея недалеко от Каира (около Гелиополиса) в 1827 г. был создан госпиталь и первая медицинская школа (в Abu-zabal) с больницей (Clot, 1830), которые впоследствии стали моделью для всех других подобных учреждений в Египте.

Личность и деятельность Мухаммеда-Али сыграли огромную роль в судьбе Клот-Бея, в том числе и в литературной сфере последнего. Клот-Бей был не только очевидцем развития и становления нового египетского государства, но и активным участником проводившихся реформ. В качестве государственного чиновника высшего класса, соратника и приближённого Мухаммеда Али, он имел возможность собирать и анализировать самые достоверные данные о состоянии египетского государства. В 1840 г. вышла его книга «*Aperçu général sur l'Égypte*». Через три года она была опубликована в Санкт-Петербурге в русском переводе А.А. Краевского под названием «Египет в прежнем и нынешнем своём состоянии». По охвату сфер жизни османского Египта она стала настоящим справочником, имеющим всеобъемлющий характер.

Клот-Бей много путешествовал по Египту и, воспользовавшись своим исключительным положением в стране при Мухаммеде-Али, а также проницательностью и энергией, приобрёл замечательную античную коллекцию древних памятников, большая часть которых до сих пор сохраняется в Марселе и Париже (Лувр).

При Мухаммеде-Али в Египте была хорошо налажена как практическая медицина, так и её преподавание (в том числе, благодаря Клот-Бею). Медицина была главным предметом обучения, но уже тогда А.Б. Клот почувствовал необходимость *«знакомить воспитанников с наукою, которая у всех образованных народов составляет предмет преподавания юношеству, соединена с <...> открытиями, и служит необходимым условием медицинского образования»* (Клот-Бей 1843, с. 324–325). Клот-Бей, размышляя о нуждах просвещения, строил планы создания Кабинета естественной истории. Но только в 1837 г., после переселения Абузабельского госпиталя и медицинской школы в Каир, такой кабинет был устроен. Благодаря помощи коллег-медиков, находящихся в различных местах арабского мира (Египет, Сирия, Йемен, Саудовская Аравия и т.д.), кабинет естественной истории наполнялся не только биологическими материалами, но и различными другими предметами. Необходимо было не ограничиваться только объектами, собранными в Африке, *«<...> чувствуя все выгоды от обмена наших*

предметов на европейские, мы отправили значительное число их во Францию, Англию, Россию, Германию, Италию и пр. и получили за них различные драгоценные предметы, другие нам обещаны. Таким образом, Египет <...> при небольших издержках приобретёт богатый музей» (Клот-Бей, 1843, с. 325).

Идею создания такого центра просвещения в Каире Клот-Бей, со свойственным ему энтузиазмом, последовательно воплощал в жизнь. Вполне вероятно, что создание такого кабинета в медицинской школе Каира послужило причиной возникновения первых академических международных контактов Клот-Бея, в том числе с Императорской Академией наук в Петербурге. От разового сотрудничества эти отношения в дальнейшем перешли к долговременному партнёрству.

В настоящее время Зоологический институт РАН хранит ценные коллекции животных, собранных в Египте А.Б. Клот-Беем, известным французским врачом-эпидемиологом, коллекционером египетских древностей, автором энциклопедического издания о Египте и целого ряда научно-просветительских статей. В России его зоологические сборы сохраняются только в фондах Зоологического института РАН. Благодаря целенаправленным поискам, предпринятым нами, в том числе среди экспонатов музея, по предварительным данным «коллекция Клот-Бея» может оцениваться не менее чем в 300 единиц хранения.

Литература

- Клот-Бей А.Б.* Египет в прошлом и нынешнем своём состоянии (в двух частях). СПб, 1843.: Ч. 1: I–LXXI, 1–277 с.; Ч. 2: I–XII, I–IX, 1–439 с.
- Штраух А.А.* Зоологический музей Императорской Академии наук. Пятидесятилетие его существования // *Записки Императорской Академии наук.* 1889. Т. 61. Прил. 3. 372 с.
- Clot A.* *Compte Rendu des Travaux de l'Ecole de Medicine d'Abou-zabel:* Marseille: Feissat. 1830. 76 s.

В ПОИСКАХ ЮЖНОЙ ГРАНИЦЫ ПАЛЕАРКТИКИ (ЗАПАДНО-ГИМАЛАЙСКИЙ ПРОЕКТ)

Л.Я. Боркин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Величественные Гималаи, огромной дугой протянувшиеся на 2900 км с запада на восток от Пакистана до Бангладеш и юго-запада Китая, образуют один из важнейших географических рубежей Азии, от-

30

деляя её умеренные широты от тропиков. Высочайшие в мире горы препятствуют проникновению тропических дождей (муссонов) на север. Климатически (а для многих групп растений и животных и физически), Гималаи – мощный барьер для их распространения. Сейчас общепринято, что Гималаи являются границей между Палеарктикой и Ориентальной (Индо-Малайской) областью (или царством), которая проходит примерно на высоте от 2000–3000 м над уровнем моря.

Сами Гималаи состоят из сложной системы хребтов, образующих несколько больших параллельных ступеней, расположенных между Индо-Гангской равниной и Тибетским нагорьем. На юге начинаются *Предгималаи*, известные как Сиваликские холмы (= Шивалик) высотой до 2600 м. Далее к северу идут *Малые Гималаи*, представленные на западе хребтами Дхауладхар и Пир-Панджал (в среднем 4100 м). За ними возвышаются уходящие в небо *Большие Гималаи* с вершинами за 8000 м. Их сменяют так называемые *Трансгималаи*, которые на западе включают Занскарский и Ладакский хребты. Западная и восточная части Гималаев заметно различаются по климату, растительности, составу фауны и общему биоразнообразию. Палеарктические виды характерны для запада.

Российские натуралисты в XIX и большей части XX столетия по разным причинам имели весьма ограниченный доступ к изучению Гималаев, и их экспедиции были единичны. Ситуация заметно изменилась в последние десятилетия, когда многие наши исследователи смогли побывать в этих удивительных горных краях. В Зоологическом институте РАН всегда интересовались фауной Гималаев. Среди его сотрудников, судя по собранной мною библиографии, по числу публикаций лидируют энтомологи; имеются также гималайские статьи герпетологов, орнитологов, териологов и гидробиологов.

Начиная с осени 2011 г., группа биологов и географов из разных научных учреждений, включая ЗИН РАН, и вузов реализует под эгидой Санкт-Петербургского союза учёных (СПбСУ) комплексный биогеографический проект, целью которого является изучение природы индийских Западных Гималаев (к западу от Непала). В 2011, 2013 и 2015 гг. были проведены три экспедиции, охватившие два штата: Химачал-Прадеш, а также Джамму и Кашмир. Весной 2014 г. нами были обследованы аридные территории на западе Индии (штаты Гуджарат и Раджастан) от побережья Индийского океана (полуостров Катч) и горного хребта Аравали до пустыни Тар, которые интересны как возможный юго-восточный фронт Палеарктики в данном регионе Азии. Таким образом, поездки проходили на высотах от уровня океана до примерно 5400 м в Ладаке (подробнее см. Боркин, 2014а–в; Боркин, Ганнибал, 2016).

В мае 2014 г. для координации мультидисциплинарных исследований был учреждён Центр гималайских научных исследований СПбСУ, который в настоящее время включает 13 человек, преимущественно биологов разных специальностей. Спектр зоологических исследований определяется научными интересами участников экспедиций и связанных с ними коллег, готовых обрабатывать привезённые материалы.

Орнитологу А.В. Андрееву (Магадан) в ходе поездок удалось зарегистрировать около 50% регионального списка видов птиц и наметить особенности их вертикального распределения. Распространение амфибий и рептилий изучали Л.Я. Боркин, С.Н. Литвинчук (Институт цитологии РАН), Г.А. Мазепа (Лозанна, Швейцария), Д.А. Мельников и В.В. Скоринов (ИНЦ РАН). Получен добротный материал по фауне амфибий, включая палеарктические виды. Собраны сведения по распространению гологлазов (род *Aymblypharus*, Scincidae), а также агам и круглоголовок (Agamidae). Змеи в Западных Гималаях редки, а в высокогорных районах (например, в Ладаке) не обитают.

Осенью 2011 г. А.Л. Львовский занимался изучением бабочек на востоке Химачал-Прадеша. Небольшие сборы чешуекрылых были привезены Л.Я. Боркиным в 2015 г., включая новый для науки вид из долины Куллу. Жуки в Гималаях были гораздо более редкими, поэтому их сборы незначительны. Сборами насекомых и наземных беспозвоночных в 2015 г. занимался Г.Л. Атаев (РГПУ им. А.И. Герцена).

Прибрежные пробы из водоёмов Западных Гималаев и запада Индии были привезены Л.Я. Боркиным и С.Н. Литвинчуком. Свободноживущих нематод обработал С.Я. Цалолихин, опубликовавший серию работ с описанием новых видов. Зоопланктон (42 вида) был изучен Л.Ф. Литвинчук. Гидробиологией в экспедициях занимались также С.Г. Денисенко и В.В. Скворцов (РГПУ им. А.И. Герцена).

В Западных Гималаях в целом с высотой состав фауны заметно изменяется, и число видов падает во всех изученных нами группах. Палеарктические виды преобладают в высокогорье, начиная примерно с 3000 м и выше, тогда как на более низких высотах доминируют индомалайские виды. Тем не менее палеаркты встречаются и на низких высотах, например в Кашмирской долине. Не подтвердилось мнение о том, что река Сатледж образует предел для распространения палеарктических видов далее на восток Гималаев (данные А.Л. Львовского).

В 2011 г. мы обнаружили на востоке штата Химачал-Прадеш гибридный вид зелёных жаб с облигатной триплоидией у обоих полов и необычным вариантом клонального наследования (Боркин и др., 2012б; Литвинчук и др., 2012).

Наш проект включает также сбор материалов по истории изучения Западных Гималаев и прилегающих территорий. Особое внимание уделяется экспедициям XIX – начала XX столетия (британский натуралист Фердинанд Столичка, военный путешественник В.Ф. Новицкий, экспедиция Н.К. Рериха и другие).

По результатам экспедиций СПбСУ нами опубликованы книга и порядка 40 научных и научно-популярных статей, включая цикл очерков в известной газете для учёных «Троицкий вариант-Наука» (февраль–декабрь 2015). Более детальные сведения о проекте, включая статьи его участников, будут опубликованы в сборнике «Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра» (СПб., 2017).

Литература

- Боркин Л.Я. Извара, Н.К. Рерих.* Гималаи. СПб.: Европейский Дом, 2014а. 254 с.
- Боркин Л.Я.* Три экспедиции Санкт-Петербургского союза учёных по Индии: Западные Гималаи (2011, 2013), пустыня Тар и Аравийское побережье (2014) // Историко-биологические исследования. Т. 6, № 4. С. 124–133.
- Боркин Л.Я.* От Индо-Гангской равнины через Западные Гималаи к окраинам Тибета и Каракорума (биогеографические экспедиции Санкт-Петербургского союза учёных) // Творческое наследие Н.М. Пржевальского и современность. Четвёртые международные научные чтения памяти Н.М. Пржевальского (материалы конференции). Смоленск: Маджента, 2014в. С. 140–146.
- Боркин Л.Я., Ганнибал Б.К.* Третья Западно-Гималайская экспедиция Санкт-Петербургского союза учёных (2015) // Историко-биологические исследования. 2016. Т. 8, № 4. С. 145–152.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Мазепа Г.А., Пасынкова Р.А., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В.* Западные Гималаи как арена необычного триплоидного видообразования у зелёных жаб группы *Bufo viridis* // Отчётная научная сессия по итогам работ 2011 г. Тезисы докладов. 3–5 апреля 2012 г. СПб.: ЗИН РАН, 2012. С. 10–12.
- Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В., Мазепа Г.А., Пасынкова Р.А., Дедух Д.В., Красикова А.В., Розанов Ю.М.* Необычное триплоидное видообразование у зелёных жаб комплекса *Bufo viridis* высокогорной Азии // Вопросы герпетологии. Материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. Минск: Право и экономика, 2012. С. 160–165.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ НАСЕЛЕНИЯ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ЛЕСОЛУГОВОГО ЭКОТОНА

А.Г. Воронин

Пермский государственный национальный исследовательский университет

Целью нашей работы было изучение закономерностей формирования населения жужелиц на экотоне леса и луга с учётом одной из важных характеристик составляющих его видов – их биотопического распределения. По последнему признаку виды объединялись нами в экологические группы. Вслед за К.В. Арнольди и соавт. (1972, с. 217), к одной экологической группе мы относим «виды, встречающиеся только в определённой группе биотопов и единично в других».

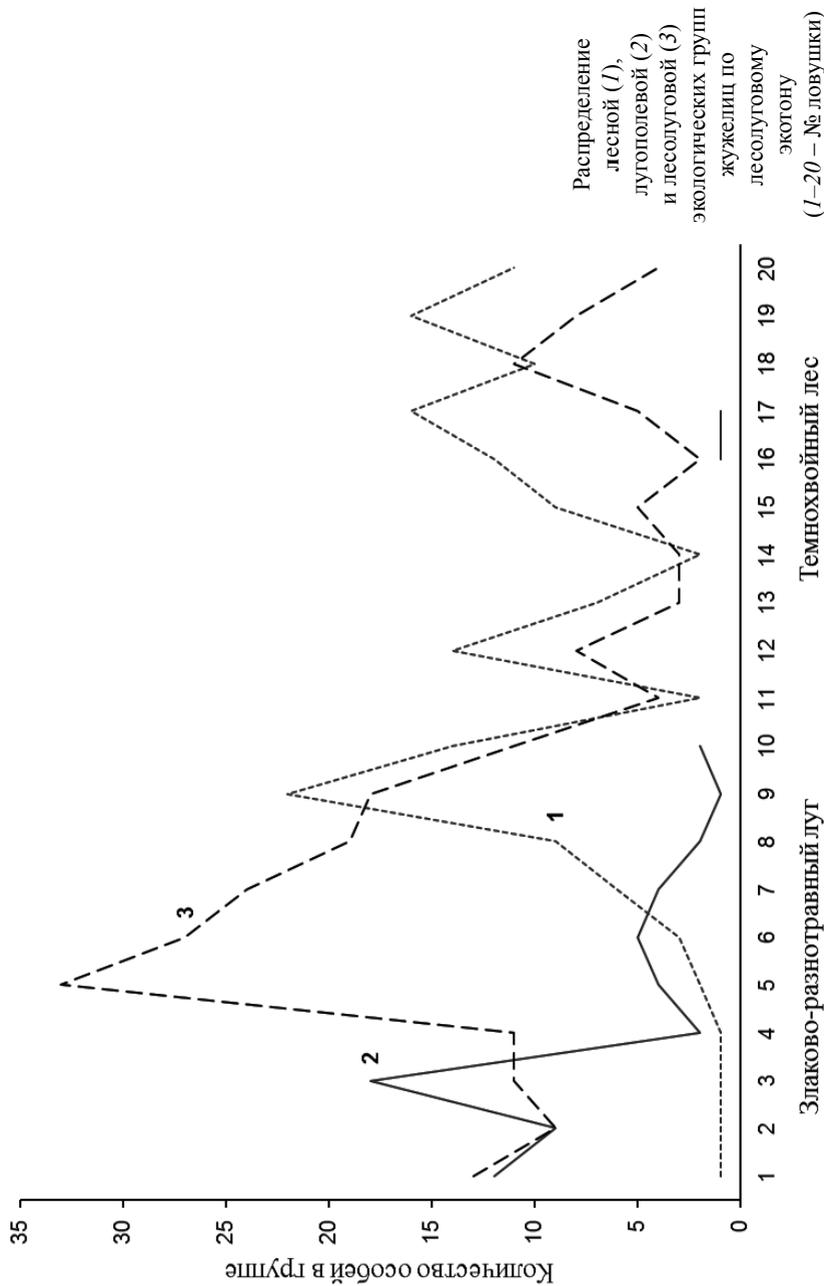
Материал собирали в июне и июле 2007 г. в заказнике «Предуралье», где расположена учебно-научная база Пермского государственного национального исследовательского университета. Заказник расположен в подзоне хвойно-широколиственных лесов на границе с островной Кунгурской лесостепью. В сборе материала принимал участие студент университета Л.Н. Чумаков.

Сбор материала проводили на экотоне суходольного злаково-разнотравного луга (поляны) и темнохвойного леса методом почвенных ловушек. В качестве ловушек использовали пластиковые стаканы объёмом 0.5 л, которые закапывали в землю так, что их верхний край находился на одном уровне с поверхностью почвы. Ловушки устанавливали в линию из 20 шт. с интервалом 1 м. Линия ловушек размещалась перпендикулярно экотону – по 10 ловушек на лугу и в лесу. Передвигающиеся по поверхности почвы жужелицы проваливались в ловушки, откуда их извлекали один раз в 3 суток. Всего было собрано 450 экз. имаго жужелиц, которые относятся к 19 видам.

Найденные виды отнесены к трём экологическим группам:

1. *Лесная группа*. Виды заселяют хвойные и лиственные леса; пойменные ивняки и ольшаники; антропоические биотопы, если в них выражен древесный ярус. В группу входят *Carabus glabratus* Pk., *C. schoenherri* F.-W., *Cychrus caraboides* L., *Pterostichus oblongopunctatus* F., *P. uralensis* Motsch., *Calathus micropterus* Duft., *Harpalus laevipes* Zett.

2. *Лугополевая группа*. Виды заселяют как луговые биотопы, так и агроценозы без выраженного древесного яруса. К ней относятся *Poecilus cupreus* L., *P. versicolor* Sturm, *Amara nitida* Sturm, *A. equestris* Duft., *Harpalus rufipes* Deg.



3. *Лесолуговая группа*. Виды заселяют как лесные, так и луговые биотопы, пойменные ивняки и ольшаники, антропогенный ландшафт. В группу входят *Carabus cancellatus* Ill., *C. granulatus* L., *Pterostichus niger* Schall., *P. melanarius* Ill., *Curtonotus gebleri* Dej., *Harpalus latus* L., *Badister bullatus* Schrnk.

Анализ полученного материала позволяет сделать следующие выводы. «Эффект экотона» (увеличение видового разнообразия и численности систематической группы на экотоне) проявляется у жуужелиц не только на самом экотоне, но и на прилегающем к нему участке луга (шириной примерно 6 м). Полученные графики распределения по экотону видов различных экологических групп представлены на рисунке. Из них видно, что жуужелиц лесной группы отлавливали на протяжении всей линии ловушек, но на лугу далеко от экотона они встречались единично. «Эффект экотона» у этой группы проявляется достаточно отчётливо, максимум численности был приближен к реальной границе между биоценозами.

Виды лугополевой группы заселяют в основном луг, их численность резко снижается, не доходя 6 м до экотона. Здесь они уступают жизненное пространство видам лесолуговой группы. «Эффект экотона» у них проявляется мало, максимум численности приходится на участок луга в 7 м от экотона. В то же время отдельные экземпляры видов лугополевой группы встречаются и в лесу, проникая сюда по лесным дорогам, поросшим травой, и заселяя травянистые места в «окнах» лесного полога.

Наиболее характерны для экотона виды лесолуговой группы. «Эффект экотона» проявляется у них очень сильно, но наибольшая численность приходится не на сам экотон, а на прилегающий к нему участок луга (в пределах 6 м). Эта зона обитания для них наиболее предпочтительна, и их численность здесь гораздо выше, чем на лугу и в лесу вдали от экотона.

Таким образом, численность видов жуужелиц различных экологических групп по-разному изменяется на экотоне суходольного злаково-разнотравного луга и темнохвойного леса. Их реакция варьирует от «избегания» собственно экотона и роста численности на некотором расстоянии от него (у лугополевой группы) до резкого увеличения здесь численности, максимум которой приходится на участок луга, примыкающий к экотону (у лесолуговой группы) или на сам экотон (у лесной группы). Лес оказывает влияние на распределение жуужелиц, как следует из полученных данных, и на некотором расстоянии от его видимых границ.

Литература

Арнольди К.В., Шарова И.Х., Клюканова Г.Р., Бутрина Н.Н. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности // Фауна и экология животных. Сб. статей. М., 1972. С. 215–230.

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ КРУГЛОПЕРЫХ РЫБ СЕМЕЙСТВА CYCLOPTERIDAE

О.С. Воскобойникова¹, А.А. Баланов², О.Ю. Кудрявцева³,
М.В. Назаркин¹, А.М. Орлов⁴, Н.В. Чернова¹

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Институт биологии моря РАН, Владивосток

³Мурманский морской биологический институт РАН

⁴Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Москва

Круглоперые – небольшое семейство костистых рыб подотряда Cottoidei, населяющее воды Дальнего Востока, Арктики и Северной Атлантики. В настоящее время известны 3 подсемейства, 8 родов и 31 вид круглоперых. История систематики круглоперов продолжительна, противоречива и запутана. Причинами этого являются описания новых редких видов по одиночным экземплярам, в том числе ювенильным, утеря части голотипов, разноречивые описания новых видов, которые часто включают преимущественно общие характеристики. Основными диагностическими признаками круглоперых до последнего времени признавались строение и распределение структур наружного скелета (Линдберг и Легеза, 1955; Ueno, 1970 и др.). Они легли в основу установления новых родов *Georgimarinus* и *Microanathus*, вида *M. tokranovi* и подвида *Eumicrotremus andriashevi aculeatus*, подтверждения валидности *E. eggvini* (Воскобойникова, Чернова, 2016).

Начатые с 2007 г. молекулярные исследования, основанные главным образом на изучении последовательностей CytB и COI, не добавили системе круглоперых упорядоченности. По их результатам были сведены в синонимию несколько родов и видов, морфологически хорошо различающихся между собой (Byrkjedal et al., 2007; Kai et al., 2014; Stevenson et al., 2017). Авторы молекулярных исследований объясняют несоответствие данных морфологического и молекулярного анализа существенной изменчивостью строения наружного скелета, связанного,

по их мнению, с половым диморфизмом круглоперых (Kai et al., 2014). С нашей точки зрения существенные расхождения молекулярных и морфологических данных могут, в том числе, объясняться некорректностью определения отдельных особей, связанной с упомянутым выше разнородием в диагнозах и описаниях видов.

Наличие полового диморфизма, проявляющегося в редукции наружного скелета у крупных самцов *E. asperrimus*, подтверждено экспериментальным исследованием Хатано с соавторами (Hatano et al, 2015). Нами при изучении изменчивости признаков внешней морфологии хорошо обособленного вида *E. pacificus* также установлено, что самцы до достижения *SL* около 60 мм не обнаруживают заметных отличий от самок, за исключением некоторой редукции наружного скелета. У преднерестовых самцов происходит его существенная редукция. Вместе с тем диагностические признаки вида – число и форма костных бляшек в окологрудном и жаберном рядах – остаются стабильными даже у преднерестовых самцов. У других видов – *E. soldatovi*, *C. lumpus* и *E. andria-shevi* – не выявлено различий по степени развития наружного скелета у самцов и самок на всем протяжении онтогенеза (Орлов, 1993; Кудрявцева, 2008; Воскобойникова, Назаркин, 2015). По-видимому, вопрос о половом диморфизме по этим признакам должен решаться отдельно для каждого вида круглоперых.

В последнее время сведения о признаках внешней морфологии были дополнены данными о строении внутреннего скелета (Воскобойникова и др., 2016; Oku et al., 2017). В обеих работах они были положены в основу филогенетического анализа круглоперых. Основным различием метода выбора признаков для анализа явилось использование признаков наружного скелета в первом исследовании и их игнорирование во втором. Полученные кладограммы демонстрируют сходную последовательность ветвления базальных видов *Aptocyclus ventricosus*, *C. lumpus*, *C. tentacularis*, однако более продвинутые таксоны круглоперых обнаруживают различные паттерны ветвления. В кладограмме Воскобойниковой с соавторами виды *Lethotremus* обособляются сразу после базальных таксонов, а остальные роды разделяются на две клады, одну из которых составляют виды родов *Cyclopteropsis*, *Georgimarinus* и *Microancathus*. Вторая клада представлена видами *Eumicrotremus*. В кладограмме Оку с соавторами (Oku et al., 2017) последние 4 рода объединяются в нерешенную политимию. Исходя из этого, авторы делают неправомерный вывод, что все 4 рода относятся к *Eumicrotremus*. Этому выводу противоречат различия в строении личинок и молоди отдельных видов перечисленных выше родов, на основании которых была под-

тверждена валидность рода *Georgimarinus* и видов *E. phrynooides* и *C. jordani* (Воскобойникова, 2016; Воскобойникова и др., 2017).

В заключение краткого обзора современного состояния систематики рыб семейства Cyclopteridae можно отметить необходимость изучения строения наружного скелета каждого вызывающего сомнения вида на всех этапах онтогенеза отдельно у самцов и самок. Мы считаем признаки наружного скелета пригодными в качестве диагностических для самок всех видов круглופерых, а также самцов до достижения ими преднерестового состояния. Очевидна необходимость поиска диагностических признаков для преднерестовых самцов.

Исследование частично поддержано проектами РФФИ №№ 12-04-00259, 16-04-00456.

Литература

- Воскобойникова О.С. Находка ювенильной особи редкого вида *Georgimarinus barbatus* (Lindberg et Legeza, 1955) (Cottoidei, Cyclopteridae) // Биология моря. 2016. Т. 42. № 4. С. 329–331.
- Воскобойникова О.С., Назаркин М.В. Переописание колчужного круглопера Андрияшева *Eumicrotremus andriashevi* с выделением нового подвида *Eumicrotremus andriashevi aculeatus* ssp. Nov. (Cyclopteridae) // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55. № 2. С. 139–145.
- Воскобойникова О.С., Назаркин М.В., Кудрявцева О.Ю., Чернова Н.В. Родственные отношения круглופерых рыб семейства Cyclopteridae // Материалы XVII международной научной конференции «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей». Петропавловск-Камчатский, 2016. С. 137–140.
- Воскобойникова О.С., Орлов А.М., Митенкова Л.В. Первое нахождение ювенильной особи редкого вида *Cyclopteropsis jordani* (Cyclopteridae) в Карском море // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57. № 5.
- Воскобойникова О.С., Чернова Н.В. Восстановление валидности круглопера Эггвина *Eumicrotremus eggvini* (Cyclopteridae) и его новая находка у Земли Франца-Иосифа (Баренцево море // Вопросы ихтиологии. 2016. Т. 56. № 1. С. 34–40
- Кудрявцева О.Ю. Пинагор Баренцева моря и сопредельных вод. М.: Наука. 2008. С. 1–164.
- Линдберг Г.У., Лезега М.И. Обзор родов и видов рыб подсемейства Cyclopterinae (Pisces) // Труды ЗИН АН СССР. 1955. Т. 18. С. 389–458.
- Орлов А.М. Некоторые особенности распределения и биологического состояния *Eumicrotremus soldatovi* (Cyclopteridae) в северо-восточной части Охотского моря в весенний период // Вопросы ихтиологии. 1993. Т. 33. № 5. С. 720–723.

- Byrkjedal I., Rees D.J., Willassen E. Lumping lumpsuckers: molecular and morphological insights into taxonomic status of *Eumicrotremus spinosus* (Fabricius, 1776) and *Eumicrotremus eggvinii* Koefoed, 1956 (Teleostei: Cyclopteridae) // Journal Fish Biology. 2007. Vol. 71. P. 111–131.
- Hatano M., Abe T., Wada T., Munehara H. Ontogenetic metamorphosis and extreme sexual dimorphism in lumpsuckers: *Eumicrotremus asperrimus*, *Cyclopteropsis bergi* and *Cyclopteropsis lindbergi*, may be synonymous // Journal Fish Biology. 2015. Vol. 86. P. 1121–1128.
- Kai Y., Stevenson D.E., Ueda Y., Hamatsu T., Nakabo T. Molecular insights into geographic and morphological variation within the *Eumicrotremus asperrimus* species complex (Cottoidei: Cyclopteridae) // Ichthyological Research. 2015. Vol. 1. 62. P. 396–408.
- Oku K., Imamura H., Yabe M. Phylogenetic relationships and a new classification of the family Cyclopteridae (Perciformes: Cottoidei) // Zootaxa. 2017. Vol. 4221. No 1. P. 1–59.
- Stevenson D., Mecklenburg K.V., Kai Y. Taxonomic clarification of the *Eumicrotremus asperrimus* species complex (Teleostei: Cyclopteridae) in the eastern North Pacific // Zootaxa. 2017. Vol. 4294. No 4. P. 419–435.
- Ueno T. Fauna Japonica: Cyclopteridae (Pisces). Acad. Press Japan, Tokyo. 1970. 233 p.

УНИКАЛЬНЫЙ ПРИМЕР СИМБИОЗА МЕЖДУ ЖИВОТНЫМ И ГРИБОМ У НОВОГО ВИДА КОКЦИД (INSECTA: НОМОПТЕРА: СОССИНЕА) ИЗ ИНДОКИТАЯ

И.А. Гаврилов-Зимин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

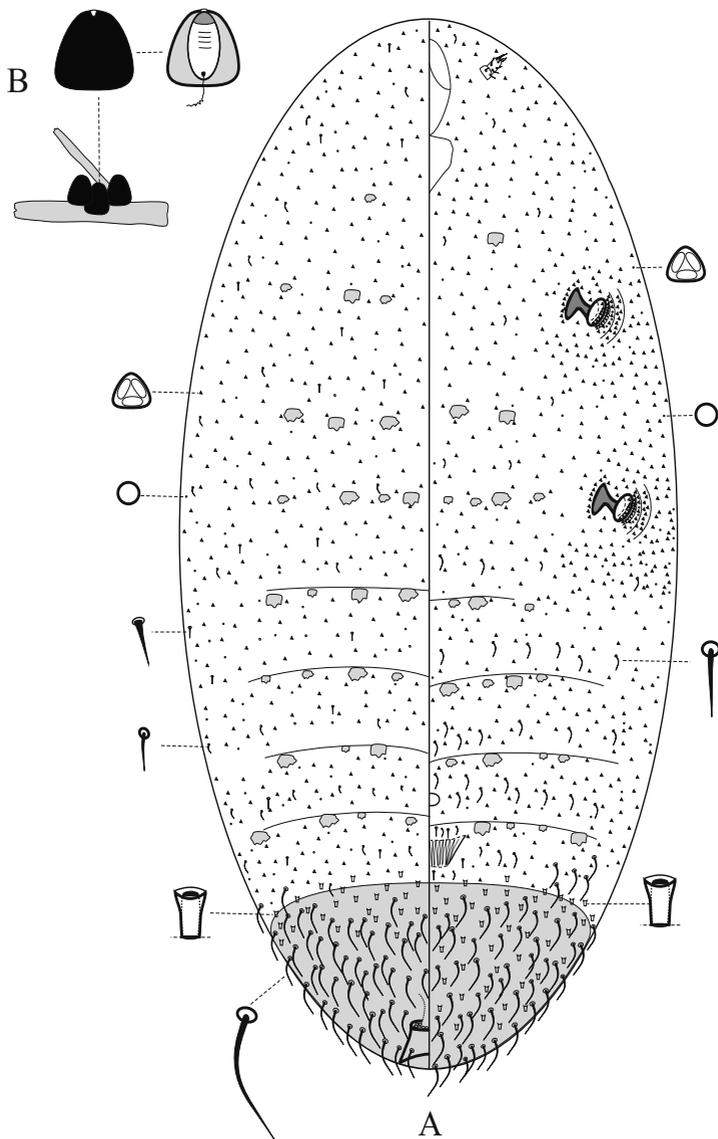
В ходе экспедиционных поездок в южный Индокитай (Малаккский полуостров) в 2010 и 2013 годах автором был собран новый вид и новый монотипный род мучнистых червецов (Coccinea: Pseudococcidae) – *Orbuspedum machinator* Gavrilov-Zimin, 2017. Личинки и самки нового вида живут на тонких веточках бамбука внутри своеобразных конических «домиков» около 7 мм шириной и 8 мм высотой, образованных плотно упакованными живыми гифами гриба *Capnodium* sp. (Capnodiaceae) и небольшим количеством воска, выделяемым самими насекомыми. Положение тела червеца внутри домика вертикальное – голова с ротовыми органами обращена вниз к поверхности кормового растения (бамбука), а анальное отверстие расположено у вершины (см. рисунок). Каждый конический «домик» имеет на вершине отверстие, через которое заключенное в домике насекомое выделяет наружу «медвяную росу» – продукт переработки растительных соков, содержащий

40

растворенные в воде сахара и небольшое количество белков. Эта медвяная роса используется гифами гриба *Capnodium* sp. для питания. В результате возникает облигатный мутуалистический симбиоз, при котором сапрофитный гриб получает питание от насекомого, а насекомое оказывается заключенным в грибной домик, защищающий его (червеца) от хищников и паразитов, а также предоставляющий опору его мягкому, лишенному конечностей телу. Других примеров подобного симбиоза между животным и грибом автору не известно.

Новый вид и род относятся к группе так называемых «безногих червецов», объединяющей 26 родов мучнистых червецов (семейство Pseudococcidae) мировой фауны (Gavrilov-Zimin, 2015). Семейство Pseudococcidae в свою очередь относится к подотряду кокцид (Coccinea) отряда равнокрылых хоботных насекомых (Homoptera). Кокциды являются единственной группой наземных свободноживущих животных, у которых во взрослом состоянии происходит утрата конечностей и переход к полностью неподвижному образу жизни. Это свойство, однако, характеризует не всех кокцид, а отдельные их семейства и/или отдельные рода и группы родов внутри семейств. При этом все кокциды (в том числе и подвижные) характеризуются резко выраженным половым диморфизмом: самки – личинкообразные, с полностью или частично слившимися отделами тела, бескрылые; самцы, как правило, имеют обычное для насекомых разделение тела на отделы – голову, грудь и брюшко, а также развитые крылья и конечности. Для большинства видов кокцид самцы неизвестны или крайне редки в связи с партеногенетическим размножением и специфическим образом жизни. В частности, самцы не были найдены и у *Orbuspedum machinator*.

Обнаруженный симбиотический гриб, *Capnodium* sp., относится к экологической группе так называемых «сажистых грибов» (sooty moulds), объединяющей представителей семейств Antennulariaceae, Capnodiaceae, Chaetothyriaceae, Coccodiniaceae, Euantennariaceae, Metacapnodiaceae, Trichomeriaceae, Schifferulaceae и некоторых других (Chomnunti et al., 2014). Сажистые грибы обычно развиваются на поверхности растений, там, куда попадает выделяемая хоботными насекомыми медвяная роса, и потребляют сахара, протеины, минералы и некоторые другие компоненты этих выделений. Однако примеров какой-либо мутуалистической связи между этими грибами и насекомыми ранее обнаружено не было. С другой стороны, хорошо известно, что различные беспозвоночные животные часто используют грибной мицелий в качестве укрытий; известны такие случаи и у некоторых червецов (Watson & Cox, 1990; Williams, 2004), которых находили на корнях кормовых



Orbusedum machinator Gavrilov-Zimin, 2017: A – микроскопические признаки самки: B – грибные «домики» с самками внутри

растений под мицелием высших базидиальных грибов (Basidiomycota). Во всех известных случаях такие экологические отношения носят факультативный характер, не связаны с какими-либо специализированными адаптациями и бесполезны для грибного организма, получающего питание посредством микоризной связи с высшими растениями. В отличие от этих примеров *Orbuspedum machinator* и его симбиотический гриб имеют глубокие структурные адаптации к совместной жизни и не встречаются в природе отдельно друг от друга.

Автор благодарен доктору Путарак Чомнунти (Putarak Chomnunti, Mae Fah Luang University, Thailand) за идентификацию симбиотического гриба. Работа выполнена в рамках бюджетной темы № 01201351189 в лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН.

Литература

- Chomnunti P., Hongsanan S., Aguirre-Hudson B., Tian Q., Peršoh D., Dhami M.K., Alias A.S., Xu J., Liu X., Stadler M., Hyde K.D.* The sooty moulds // *Fungal Diversity*. 2014. Vol. 66(1). P. 1–36.
- Gavrilov-Zimin I.A.* System of generic groups in mealybugs (Homoptera: Coccinea: Pseudococcidae) // *Zoosyst Rossica*. 2015. Vol. 24(2). P. 237–260.
- Gavrilov-Zimin I.A.* A remarkable example of symbiosis between an animal and a fungus in a new species of legless mealybug (Insecta: Pseudococcidae) // *Journal of Natural History*. 2017 (*in press*).
- Watson G.W., Cox J.M.* Identity of the African coffee root mealybug, with descriptions of two new species of *Planococcus* (Homoptera: Pseudococcidae) // *Bulletin of Entomological Research*. 1990. Vol. 80. P. 99–105.
- Williams D.J.* Mealybugs of southern Asia. Kuala Lumpur: Southdene Sdn. BHD. 2004. VI+896 pp.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ПАРАЗИТЫ: ВОЗМОЖНЫЙ ЭФФЕКТ ПОТЕПЛЕНИЯ АРКТИКИ НА ТРАНСМИССИЮ ГЕЛЬМИНТОВ В ЭКОСИСТЕМАХ МОРСКОГО ПРИБРЕЖЬЯ

К.В. Галактионов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Глобальные изменения климата особенно отчетливо выражены в Арктике (IPCC, 2013). Если в среднем повышение поверхностной температуры воздуха в 21 веке по сравнению периодом 1986–2005 гг. прогнозируется в диапазоне 1–3.7 °С, то в Арктике – 2.2–8.3 °С. Это опре-

делило лавинообразный рост исследований по влиянию меняющейся среды на биоразнообразие и экосистемные процессы в Арктике, среди которых только немногие посвящены паразитологическим вопросам (АВА, 2013). Между тем паразиты многочисленны и составляют значимый компонент экосистем. Происходящие и прогнозируемые изменения климата и связанные с ними преобразования арктических и субарктических экосистем не могут не затронуть разные стороны трансмиссии паразитов (Галактионов, 2016; Galaktionov, 2017). В настоящем сообщении остановлюсь на экосистемах морского побережья, одних из наиболее богатых паразитами. Связано это с высокой концентрацией разных групп животных в морском побережье, что создает благоприятные условия для реализации жизненных циклов паразитов.

Циркуляция паразитов в побережье морей Арктики и Субарктики имеет свои специфические черты. Они выражаются, с одной стороны, в уменьшении биоразнообразия, а с другой – в высокой интенсивности заражения теми паразитами, которые способны циркулировать в экосистемах побережья морей высоких широт. Доминируют виды гельминтов, в жизненном цикле которых отсутствуют активные во внешней среде личинки, наиболее чувствительные к неблагоприятным факторам среды. Среди трематод это – виды с двуххозяинными циклами, в которых только яйцо, содержащее личинку-мирацидия, оказывается во внешней среде. Заражение моллюска-хозяина происходит при заглатывании им такого яйца. Другим фактором, препятствующим проникновению в Арктику многих гельминтов, служит отсутствие здесь подходящих промежуточных хозяев – бореальных беспозвоночных и рыб.

Смягчение климата может привести к проникновению в Арктику видов со свободными во внешней среде личиночными стадиями. Другим фактором, который может способствовать экспансии паразитов, служит «бореализация» Арктики (АВА, 2013), т. е. проникновение в нее бореальных видов беспозвоночных и рыб. Многие из них служат промежуточными хозяевами гельминтов, которые могут последовать в Арктику вслед за своими хозяевами.

В морских птицах Арктики высока интенсивность заражения цестодам и скребнями, что связано с обилием в арктическом побережье промежуточных хозяев этих паразитов – ракообразных, которые составляют здесь значимую долю в рационе птиц. Этим, а также возможным ослаблением иммунитета птиц из-за высоких энергетических затрат на терморегуляцию обусловлен эффект неспецифического паразитирования, т. е. заражение хозяев (птиц) не специфичными для них видами гельминтов. Происходит колонизация паразитами новых хозяев, что мо-

жет привести к формированию генетически различных внутривидовых рас и к видообразованию по сценарию горизонтального перехода. Близкая ситуация, по-видимому, имела место в прибрежных рефугиумах плейстоцена, с которыми связывают процессы дивергенции гельминтов морских птиц и млекопитающих на севере Палеарктики (Hoberg, Adams, 2000). Исследования этого феномена в Арктике приблизит нас к пониманию процессов видообразования и становления фаун паразитов Северной Атлантики и Северной Пацифики.

Изменения миграционных путей птиц и других животных, обусловленные потеплением Арктики, могут изменить и ареалы их паразитов, в том числе способствовать трансарктическому переносу гельминтов. Это сделает реальным взаимопроникновение фаун паразитов Северной Атлантики и Северной Пацифики, что, по-видимому, имело место в теплые интергляциалы плейстоцена. Выполненный нами генетический анализ североатлантических и северотихоокеанских изолятов представителей двух семейств трематод (*Microphallidae* и *Notocotylidae*) (Galaktionov et al., 2012; Gonchar, Galaktionov, 2017) свидетельствует, что трансарктический перенос наиболее реален для видов с долгоживущей маритой (половозрелой стадией в окончательном хозяине) и использующих в качестве промежуточных хозяев широко распространенных в приарктических водах беспозвоночных.

Эффект собственно повышения температуры на трансмиссию паразитов неоднозначен и требует тщательного анализа. Априорное суждение о том, что более высокая температура приведет к большей продукции инвазионных личинок, что интенсифицирует трансмиссию гельминтов, в первую очередь трематод, в свете последних данных не выглядит очевидным. Это связано с действием высоких температур на поведение, продолжительность жизни и инвазионную способность церкарий, их эмиссию из зараженных моллюсков и мн. др. (Галактионов, 2016; Galaktionov, 2017). Кроме того, следует учитывать и взаимодействие с температурой иных факторов, определяемых глобальными изменениями, – усиление солнечной радиации, понижение солёности прибрежных вод и их закисление, интенсификация штормовой активности. Синергическое влияние этих факторов еще предстоит изучить, но имеющиеся немногочисленные данные свидетельствуют, что в определенном сочетании воздействие нескольких тестируемых факторов может оказывать положительное влияние на трансмиссию паразитов, а при другом сочетании – отрицательное.

На сегодняшний день представляется вероятным некоторая интенсификация трансмиссии гельминтов как следствие пролонгирования

сезонного «окна трансмиссии» (теплого сезона, когда возможна трансмиссия паразитов). Это может повлечь за собой усиление паразитарного пресса на популяции животных-хозяев. Особое значение для циркуляции гельминтов в Арктике будут иметь прогнозируемые изменения в арктических пищевых сетях, некоторые из которых происходят на наших глазах. Последствия этих изменений трудно прогнозируемы, поскольку они могут оказаться благоприятными для трансмиссии одних видов гельминтов и привести к угнетению других. Для объективной оценки влияния потепления Арктики на трансмиссию паразитов необходимы планомерные паразитологические исследования, сочетающие паразитологический мониторинг на реперных участках побережья арктических морей с экспериментами по оценке влияния на жизнедеятельность разных стадий жизненных циклов паразитов абиотических факторов, изменения которых обусловлены климатическими осцилляциями.

Литература

- Галактионов К.В. Особенности трансмиссии паразитов в прибрежье арктических морей и возможный эффект климатических изменений // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, № 9. С. 996–1016. [Galaktionov K.V. 2016. Transmission of parasites in the coastal waters of the Arctic seas and possible effect of climate change // Biology Bulletin. 2016. Vol. 43, No. 9. P. 1129–1147]
- Galaktionov K.V. Patterns and processes influencing helminth parasites of Arctic coastal communities during climate change // Journal of Helminthology. 2017. Vol. 91. P. 387–408.
- Galaktionov K.V., Blasco-Costa I., Olson P.D. Life cycles, molecular phylogeny and historical biogeography of the 'pygmaeus' microphallids (Digenea: Microphallidae): widespread parasites of marine and coastal birds in the Holarctic // Parasitology. 2012. Vol. 139. P. 1346–1360.
- Gonchar A., Galaktionov K.V. Life cycle and biology of *Tristriata anatis* (Digenea: Notocotylidae): morphological and molecular approaches // Parasitology Research. 2017. Vol. 116, No. 1. P. 45–59.
- Hoberg E.P., Adams A. Phylogeny, history and biodiversity: understanding faunal structure and biogeography in the marine realm // Bulletin of the Scandinavian Society of Parasitology. 2000. Vol. 10. P. 19–37.
- IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Stocker T.F. et al. (Eds). 2013. Cambridge: Cambridge University Press. 1535 pp.

**ДРЕВЕСНАЯ УЛИТКА *ARIANTA ARBUSTORUM* L.
В СЕВЕРНОЙ ЕВРОПЕ: ИНТРОДУЦЕНТ В СЕВЕРНОЙ
ЕВРОПЕ ИЛИ АБОРИГЕННЫЙ ВИД? ПОПУЛЯЦИОННО-
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И МОДЕЛИРОВАНИЕ
ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ
МЕТОДОМ МАКСИМАЛЬНОЙ ЭНТРОПИИ**

Е.А. Генельт-Яновский, О.В. Бондарева, Н.И. Абрамсон

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Древесная улитка *Arianta arbustorum* – один из наиболее массовых видов семейства Helicidae и наземных Gastropoda в центральной и западной Европе, широко распространен в Скандинавии и Британии. С 1980-х гг. находки данного вида отмечаются в нескольких регионах РФ, в том числе Московской, Тверской и Псковской областях (Шиков, 2016). В настоящее время *A. arbustorum* является массовым видом в Ленинградской области (Бондарева и др., 2016). Арианта населяет широкий спектр влажных местообитаний вплоть до альпийских лугов (Haase et al., 2003). Радиус индивидуальной активности животных составляет около 15 м в год и 30–50 м за время жизни особи. В скандинавских популяциях есть зимняя диапауза, многократно отмечены демографические взрывы и последующие сокращения численности (Terhivuo, 1978). По-видимому, именно этот факт способствует высокому расселительному потенциалу вида, который многократно в последние годы сформировал несколько устойчивых популяций в Канаде (McArlpine et al., 2009).

В нашей работе был проведен сравнительный анализ генетического разнообразия древесной улитки *A. arbustorum* на северо-западе России, Балтийском регионе и центральной Европе. Материал собрали в 18 точках на территории северо-запада России, стран Балтии и Скандинавии. Используя данные по изменчивости фрагмента (284 п.н.) митохондриального гена, кодирующего I субъединицу цитохромоксидазы (*COI*, Folmer et al., 1994) в сочетании со статистическим моделированием экологической ниши, мы проверяли три гипотезы об экспансии улиток на северо-восток: 1) взрывной рост численности вследствие многократной антропогенной интродукции (Шиков, 2016); 2) эффект инвазивного плацдарма, при котором крупная стабильная инвазивная популяция служит источником последующей инвазии в подходящие местообитания (Lombaert et al., 2010); 3) расселение под воздействием климатических изменений в северной Европе. Дополнительно в анализ

включены последовательности, опубликованные в базе NCBI GenBank; в результате итоговое выравнивание состояло из 380 сиквенсов.

Всего в пределах ареала *A. arbustorum* выявлены 138 гаплотипов, которые крайне неравномерно распределены на гаплотипической сети, формируя несколько клад, разделяемых десятками нуклеотидных замен. Все клады представлены в Альпах, при этом одна из них преобладает практически во всех изученных нами выборках из Скандинавии, Прибалтики и Ленинградской области. Исключения составляют единичные находки на Куршской косе и в восточной Швеции. Для древесной улитки характерно высокое гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие. При этом в Альпах, наиболее изученной части ареала улиток, отмечена высокая пространственная гетерогенность обоих параметров, однако выборки из Ленинградской области и Эстонии оказались мономорфными. Низкий уровень разнообразия характерен и для итальянских предгорий Альп.

Для каждой клады гаплотипов нами была проведена оценка времени популяционной экспансии методом mismatch-анализа в пакете DnaSP v.5.10.1 (Librado, Rozas, 2009). Графики распределения частот количества мутаций (mismatch distributions) альпийских клад бимодальны и свидетельствуют о выживании популяций улиток в рефугиумах. Балтийская клада сформирована одним доминантным гаплотипом и сателлитами, отличающимися на одну нуклеотидную замену. Используя мутационный параметр τ ($\tau=0.173$) и консервативную оценку скорости мутирования митохондриальной ДНК ($\mu=2\%$ за миллион лет), мы получили маловероятное время экспансии популяций Балтийского региона в ~ 34 тыс. лет назад. На основании данных по другим видам *Pulmonata* (см. обсуждение в Gittenberger et al., 2004) это свидетельствует о значительно более быстрой скорости мутирования ($\mu=10\%$ за миллион лет), при которой время популяционной экспансии *A. arbustorum* в Балтийском регионе оценивается в ~ 6 тыс. лет назад.

Моделирование экологической ниши *A. arbustorum* проводили в пакете MaxEnt (Phillips et al., 2006). Мы использовали данные WorldClim.org по 19 биоклиматическим параметрам. Наибольший вклад в современное распределение арианты вносят температура и влажность самой теплой четверти года, средний дневной перепад температур и разница между максимальной температурой наиболее теплого месяца и минимальной температурой самого холодного месяца. Для *A. arbustorum* наиболее благоприятны регионы со средней температурой в самой теплой четверти года в $+15\text{ }^\circ\text{C}$, суммой осадков более 200 мм в этот же период, а также среднегодовым суточным перепадом температур около $6\text{ }^\circ\text{C}$.

Экстраполяция современного распространения *A. arbustorum* на период последнего ледникового максимума (20000 лет назад) свидетельствует о существовании нескольких регионов с благоприятными условиями для вида условиями, в том числе крупный рефугиум в предгорьях Альп. Согласно климатической модели в период климатического оптимума 6000 лет назад благоприятная для улиток климатическая зона располагалась севернее, чем в настоящее время и сходна с прогнозом на 2050 г.

Литература

- Бондарева О.В., Орлова М.И., Абрамсон Н.И. Генетическая изменчивость древесной улитки *Arianta arbustorum* L. в ленинградской области по данным анализа фрагмента последовательности митохондриального гена COI // Ecological genetics. 2016. Т. 14. № 2. С. 19–27.
- Шиков Е.В. Адвентивные виды наземной малакофауны центра Русской равнины // Ruthenica. 2016. Т. 26. С. 153–164.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Molecular marine biology and biotechnology. 1994. Vol. 3. No. 5. P. 294–299.
- Gittenberger E., Piel W.H., Groenenberg D.S.J. The Pleistocene glaciations and the evolutionary history of the polytypic snail species *Arianta arbustorum* (Gastropoda, Pulmonata, Helicidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. Vol. 30. No. 1. P. 64–73.
- Haase M., Misof B. Dynamic gastropods: stable shell polymorphism despite gene flow in the land snail *Arianta arbustorum* // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2009. Vol. 47. No. 2. P. 105–114.
- Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. 2009. Vol. 25. No. 11. P. 1451–1452.
- Lombaert E., Guillemaud Th., Cornuet J.-M., Malausa Th., Facon B., Estoup A. Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird // PloS one. 2010. Vol. 5. No. 3. P. e9743.
- McAlpine D.F., Schueler F.W., Maunder J.E., Noseworthy R.G., Sollows M.C. Establishment and persistence of the copse snail, *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Gastropoda: Helicidae) in Canada // Nautilus. 2009. Vol. 123. No. 1. P.14.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modelling, 2006. Vol. 190. P. 231–259.
- Terhivuo J. Growth, reproduction and hibernation of *Arianta arbustorum* (L.) (Gastropoda, Helicidae) in southern Finland // Annales Zoologici Fennici. Finnish Academy of Sciences, Societas Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica Fennica Vanamo, 1978. P. 816.

**К ФАУНЕ МОНОГЕНЕЙ
(MONOGENEA, PLATHELMINTHES) –
ПАЗАРИТОВ РЫБ БЕЛОГО МОЯ**

П.И. Герасев, Ю.В. Стариков, П.Н. Ершов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Моногенеи являются в основном эктопаразитами рыб. Их систематика основана на структурах прикрепительного диска, несущего различного типа и числа крючья, присоски, клапана и т.д., что является ярко выраженной адаптацией к паразитизму. Этот класс червей можно считать модельной группой для изучения систематики, эволюции, коэволюции с хозяевами и молекулярной биологии паразитов.

Белое море – глубоководный внутренний водоем России, возникший в результате дегляциации Фенноскандии 10–12 тыс. лет назад. Первоначально водоем представлял собой набор пресных озер, осолонившихся после соединения с Баренцевым морем.

Полный список рыб, обитающих или встречающихся в Белом море, приведен Андрияшевым (1954). Данные последующих авторов немного подкорректировали состав беломорской ихтиофауны. Согласно их сведениям, ихтиофауна Белого моря насчитывает около 60 видов, что почти в 3 раза меньше по сравнению с Баренцевым морем.

Ихтиофауна Белого моря представлена рыбами 18 семейств, без учета редко встречающихся и заходящих на нагул из Баренцева моря видов. По числу видов в ихтиофауне Белого моря доминируют тресковые, керчаковые, бельдюговые и камбаловые. В Белом море некоторые виды представлены обособленными подвидами. Большинство семейств рыб представлены в Белом море видами, в основном обитающими в мелководной прибрежно-шельфовой зоне.

Все беломорские виды рыб и их моногенеи имеют значительный теоретический интерес в связи с их коэволюционными отношениями или гостальными переключениями, множественным видообразованием паразитов на одном виде хозяина и влиянием вспышек численности отдельных видов рыб на эти процессы. Важное значение имеет определение пресноводного или морского происхождения беломорских моногеней, а также проверка гипотезы «бутылочного горла», когда только часть рыб и какая-то часть (?) их паразитов приникают во внутренние морские водоемы такие как, например, Японское и Черное моря, и гипотезы об «экологическом комплексе хозяев», когда систематически далеко отстоящие хозяева имеют близкородственные виды паразитов.

Работ, посвященных моногенам Белого моря, немного и большинство из них на сегодняшний день имеет в большей степени библиографическое значение. Большинство типовых материалов, приведенных в этих публикациях, обнаружить пока не удалось, и практически все беломорские виды нуждаются в переописании согласно современным таксономическим критериям.

Моногенеи Белого моря представлены живородящим родом моногеней, не имеющим плавающей личинки, *Gyrodactylus*, и близким к нему родом *Gyrodactyloides*. На колючем скате встречается *Acanthicotyle werrilli*. Все они обладают артикулирующим типом краевых крючьев, что указывает на ту или иную степень их родства.

Основным методом сбора моногеней Белого моря для нас является метод осмотического шока. Рыбу помещают в пресную воду, паразиты отпадают, и затем их собирают при процеживании через мельничный газ (Герасев и др., 2010). Этот метод не позволяет определять локализацию паразита на теле хозяина. Ранее для гиродактилид в связи с архаичными методами их сбора, например, соскобом (попробуй поскобли керчака!), особое внимание уделялось их локализации или на жабрах, или на коже, или на плавниках. Однако неоднократно указывалось, что некоторые виды *Gyrodactylus* spp. были обнаружены во всех трёх местах вскрытия. Это связано с перемещениями живородящих гиродактилид с жабр на кожу и плавники для их последующего перехода (перепрыгивания) на другую особь хозяина.

Нами обнаружены моногенеи на 12 видах из 14 исследованных в этом отношении видах рыб.

На европейской морской лисичке и европейской песчанке нами пока не найдены моногенеи, хотя с близких видов хозяев в Охотском море были описаны гиродактилюсы. На треске в прибрежных районах Баренцева моря обнаружены пять видов гиродактилюсов. На треске губы Чупа Белого моря нами пока найдены всего два вида этих моногеней. Эти факты подтверждают гипотезу «бутылочного горла» для беломорских рыб и их паразитов.

«Мостом» между пресноводной и морской фаунами моногеней Белого моря может выступать весьма оригинальный по морфологии краевых крючьев *G. cotti* с бычков подкаменщиков. Два близких к нему вида обитают на колюшках, в том числе и на трёхиглой колюшке. На последней также встречается *G. rarus*. По мнению Мальмберга (Malmberg, 1970) именно от *G. rarus-group* spp. ведет свое происхождение *G. cyclopteri* Sci., 1948 с пинагора, и, казалось бы, здесь мы имеем дело с «экологическим комплексом хозяев», где ключевым субстратным эле-

ментом выступают гнезда колюшки, наверняка зараженные гиродактилюсами и поедаемые как бычками, так и пинагором. Если бы не одно «но»: на пинагоре нами обнаружены не один, а три вида этих моногеней (какой из них типовой – неясно, т.к. в сборах Сциборской, автора вида, присутствуют два из них). По морфологии они подразделяются на две группы, резко отличные от *G. rarus*-group spp. По нашему мнению, наиболее близок к этой группе гиродактилюсов *G. robustus* с речной камбалы, обитающей в прибрежных водах губы Чупа.

Кулачкова (1975) вскрыла 956 экз. *Clupea pallasii marisalbi* и 189 экз. *C. p. suworowi*. На них ею были обнаружены 9 видов рода *Gyrodactylus* и 3 вида *Gyrodactyloides*. По ее мнению из гиродактилюсов типичными паразитами сельдей выступают *Gyrodactylus harengi* и *G. pterigialis*, а остальные, обнаруженные в единичных экземплярах, являются «случайными видами» паразитов. При этом для *G. harengi* и *G. pterigialis* (включая литературные данным) ею описана феноменальная изменчивость размеров и морфологии срединных крючьев, превышающая межвидовые различия. Кулачкова (1975) считает, что столь сильная изменчивость определяется температурным фактором. В то же время *G. pterigialis*, по ее мнению, является типичным паразитом прибрежной трески, массово перешедшим на сельдь. Из 3 видов *Gyrodactyloides* только два признаются ею типичными паразитами сельди. По нашим многолетним сборам гиродактилид сельди на егорьевской форме паразитируют исключительно *Gyrodactyloides* spp., а на ивановской – только *Gyrodactylus* spp. И этот перечень сложной, оригинальной, трудно объяснимой встречаемости иногда нескольких видов гиродактилид на неродственных видах рыб можно расширить.

Очевидно, что необходимы дополнительные сборы беломорских гиродактилид для переописания большинства видов, анализа их биологии и их молекулярных исследований.

Литература

- Андряшев А.П. Рыбы северных морей. М., Л.: Изд-во «Наука», 1954. 566 с.
- Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Пугачев О.Н. Методы изучения моногеней (Monogenea; Platyhelminthes) на примере паразитов кефалей (Pisces: Mugilidae) // Зоологический журнал. 2010. Т. 89, вып. 8. С. 924–938.
- Кулачкова В.Г. Моногеней сельдей Белого моря // Исследования фауны морей Т. XVI (XXIV), Биология беломорской сельди. Л.: Изд-во «Наука», 1975. С. 134–168.
- Malmberg G. The excretory systems and the marginal hooks as a basis for the systematics of *Gyrodactylus* (Trematoda, Monogenea) // Arkiv for Zoologi. 1970. Bd. 23. S. 1–235.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ В ТЕЧЕНИЕ НЕРЕСТОВОГО ПЕРИОДА

П.В. Головин, Т.С. Иванова, М.В. Иванов, Е.В. Рыбкина, Д.Л. Лайус

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* является популярнейшим объектом эволюционной биологии и генетики, ее даже называют «супермоделью» для исследований в этой области (Gibson, 2005). Популяционной экологии колюшки уделяется несколько меньше внимания. В Белом море колюшка является сейчас самым многочисленным видом рыб (Ivanova et al., 2016). Разгар нереста вида приходится вторую половину июня, молодь начинает появляться с начала июня и проводит в прибрежье несколько недель, питаясь планктоном и бентосом (Demchuk et al., 2015). Численность колюшки в Белом море за последние полтора века претерпевала значительные изменения (Лайус и др., 2013).

Для понимания механизмов изменений в популяции важно описать процессы, протекающие в ключевой период жизненного цикла, – нерестовый. Задачами данной работы явилось изучение пространственного распределения, смертности, соотношения полов, возрастной и размерной структуры, упитанности, плодовитости и смертности колюшки в нерестовый период.

Материал собран в районе учебно-научной базы «Беломорская» Санкт-Петербургского государственного университета в Керетском архипелаге Кандалакшского залива Белого моря в мае–июле 2016 г. Пробы собирали в трех типичных биотопах: 1) губа Сельдяная (сильная связь с морем, высокая плотность зарослей морской травы зостера, являющейся важным условием успешного нереста), 2) пролив Сухая Салма (низкие плотности зостеры), 3) лагуна Сухая (сообщение с морем только во время высоких приливов, хороший прогрев воды, средняя плотность зостеры).

Наиболее высокая плотность рыб обоих полов отмечена в губе Сельдяная в начале нереста – до примерно 100 экз/м², причем самок здесь было примерно в два раза больше, чем самцов. Очевидно, такие нерестилища наиболее привлекательны и доступны для колюшки. В лагуне численность рыб в самом начале нереста оказалась примерно в два раза ниже при существенном преобладании самцов. По-видимому, освоение колюшкой лагуны происходит медленнее из-за ее более слабой

связи с морем. К середине нереста численность рыб и соотношение полов в Сельдяной и Сухой лагуне сравнивали, в основном за счет миграций самок. В проливе Сухая Салма численность рыб была в несколько раз ниже, чем в других местообитаниях, при преобладании самок. Условия нереста здесь, очевидно, гораздо менее благоприятны, и такие местообитания привлекают меньше рыб. К концу нереста на всех нерестилищах плотности рыб выровнялись; их в целом стало гораздо меньше, причем стали преобладать самцы, которые, очевидно, еще продолжали охранять гнезда и потомство. Небольшая продолжительность нерестового периода на Белом море и массовый отход колюшки в конце нереста позволяют предположить, что здесь самцы колюшки могут осуществить только один цикл размножения, хотя для других, более южных районов известно, что возможны два цикла.

Мы не отметили изменения средней длины тела как самцов, так и самок на протяжении нереста, а также различий между нерестилищами. При этом самки были несколько крупнее самцов.

Индивидуальная абсолютная плодовитость колебалась от 40 до 380 икринок, средняя плодовитость рыб в начале нереста составила 180 ± 10.1 икринок, в середине – 159 ± 9.6 икринок. Снижение средней плодовитости в середине нереста обусловлено снижением количества икры у отдельных особей, а не снижением доли особей с икрой. Это может говорить о том, что самки выметывают икру постепенно, а не одновременно. У незначительного количества самок, оставшихся на нерестилищах в конце нереста, в гонадах была обнаружена невыметанная икра, по-видимому, находящаяся в состоянии резорбции, причем средняя плодовитость самок снизилась более чем вдвое.

Возраст половозрелых рыб, определенный по отолитам (Головин и др., 2015), варьировал от 1 до 4 лет. Заметных отличий в возрастной структуре между разными станциями и в разные периоды нереста не обнаружено. В возрасте 1 год соотношение полов было близким к 1:1, а в более старших возрастных группах оно смещалось в пользу самок. Можно предположить, что соотношение полов вызывается преобладающей смертностью самцов после или во время нереста. В то же время, поскольку самки преобладали уже у рыб в возрасте 2 года, большинство которых пришло на нерест впервые (исходя из того, что половозрелые годовики составляют незначительную часть нерестового стада), сдвиг соотношения в пользу самок может вызываться также и факторами, не связанными с нерестом.

Упитанность (отношение массы тела без внутренностей к длине в третьей степени) заметно снижалась во время нереста. При этом

изменчивость упитанности увеличивалась к концу нереста. Это увеличение было сильнее выражено у самцов. Вероятно, это обусловлено более высокими репродуктивными тратами самцов, связанными со строительством гнезд и последующей заботой о потомстве, что неоднократно отмечалось разными авторами (Chellappa et al., 1989; FitzGerald et al., 1989). Отмеченное нами более интенсивное питание самок на нерестилищах икрой, скорее всего, также способствовало их более благоприятному физиологическому состоянию. Среди погибших после нереста особей доля самцов была лишь очень незначительно выше, чем их доля на нерестилищах. В целом полученные данные поддерживают предположение о том, что преобладание самок у рыб старше одного года может быть связано с повышенной смертностью самцов в связи с их более высокими затратами энергии во время нереста, хотя эта смертность, по-видимому, имеет место в основном уже после нереста.

Таким образом, в этой работе мы изучили динамику ключевых популяционных показателей производителей трехиглой колюшки в течение нерестового периода. Плотность колюшки сильно менялась в течение нереста и в разных местообитаниях в зависимости от качества нерестилищ. Размерные и возрастные характеристики выборок не зависели от фазы нереста и местообитания. На этом фоне происходило существенное снижение упитанности колюшки, более выраженное у самцов, чем у самок. Оно было связано, скорее всего, с более значительными энергетическими затратами самцов при охране территории и потомства. Это может приводить к их сравнительно более высокой смертности и объяснять преобладание взрослых самок на нерестилищах трехиглой колюшки в Белом море.

Литература

- Головин П.В., Иванова Т.С., Иванов М.В., Лайус Д.Л. Определение возраста трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета, серия 3. Биология, вып. 2. 2015. С. 47–60.
- Лайус Д.Л., Иванова Т.С., Шатских Е.В., Иванов М.В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4. С. 43–52.
- Chellappa S., Huntingford F.A., Strang R.H.C., Thomson R.Y. Annual variation in energy reserves in male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces: Gasterosteidae) // Journal of Fish Biology. 1989. Vol. 35. No. 2. P. 275–286.
- Demchuk A.S., Ivanov M.V., Ivanova T.S., Polaykova N.V., Mas-Marti E., Lajus D.L. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2015. Vol. 95. No. 8. P. 1635–1643.

- FitzGerald G.J., Guderley H., Picard P.* Hidden reproductive costs in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // *Experimental Biology*. 1989. Vol. 48. P. 295–300.
- Gibson G.* The synthesis and evolution of a super-model // *Science*. 2005. Vol. 307. P. 1890–1891.
- Ivanova T.S., Ivanov M.V., Golovin P.V., Polyakova N.V., Lajus D.L.* The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance // *Evolutionary Ecology Research*. 2016. Vol. 3. P. 301–315.

НОВЫЕ ВИДЫ ПРЕСНОВОДНЫХ МШАНОК В ФАУНЕ РОССИИ

В.И. Гонгарь

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

В конце 70-х годов в Великобритании была описана новая болезнь лососевых, получившая название «пролиферативной болезни почек» (Proliferative Kidney Disease, или PKD). Сперва ее обнаружили у выращиваемых лососевых (радужная форель, атлантический лосось и др.), а в дальнейшем – и в естественных популяциях лососевых, включая хариуса. Болезнь в настоящее время зарегистрирована и в других европейских странах, а также в Северной Америке. В России эта болезнь пока не отмечена. Несколько лет тому назад в теле пресноводной мшанки *Cristatella mucedo* из водоемов Великобритании были найдены споры миксоспоридий, на основании которых были описаны новый род и вид паразита (*Tetracapsula bryozoides*) и удалось тщательно проследить его спорообразование. В озерах ряда штатов Северной Америки, кроме *Cristatella mucedo*, споры *T. bryozoides* были найдены в *Pectinatella magnifica* и *Plumatella rugosa*. При обследовании мшанок *Plumatella emarginata* и *Fredericella sultana* из рек южной Англии, обеспечивающих водой форелевые хозяйства, примерно 50% зооидов *Fredericella* содержали капсулы *T. bryozoides*. Зараженность *Plumatella* была значительно слабее. Впервые хозяином *T. bryozoides* оказались мшанки, и в связи с этим возникла необходимость надежной видовой индентификации мшанок-хозяев паразита. В результате были просмотрены главные коллекции филактолемных мшанок в Великобритании, Ирландии и Европе и проведены интенсивные полевые исследования в течение 2000–2001 гг. Первоначальная цель состояла лишь в том, чтобы выявить морфологические различия для более легкого надежного определения видов. В процессе исследований авторы столкнулись с неожиданно вы-

соким уровнем морфологической изменчивости среди уже известных видов, а также с присутствием еще одного живущего в Великобритании и Европе филактолемного вида, описанного ими как *Plumatella geimermassardi* Wood & Okamura, 2004, который в течение более чем 150 лет оставался вне внимания бризоологов. Благодаря выявлению этого вида, сам факт такого описания сигнализирует о возможности обнаружения и других новых или криптических пресноводных видов мшанок.

Копорская Губа – участок восточной части Финского залива, подверженный разноплановому воздействию Ленинградской атомной станции (ЛАЭС). Соловатоводные условия, отопление и общая для Финского залива вовлеченность участка в систему мирового водного транспорта привели к тому, что на акватории Копорской Губы получили массовое развитие чужеродные морские и пресноводные виды, включая обрастателей. В 2015 г. с 13 мая по 20 октября были обследованы понтоны садковой линии предприятия «ООО Рыбная федерация», расположенной в г. Сосновый Бор в зоне теплового воздействия ЛАЭС. В пробах, сделанных 27 мая, 9 и 24 июня 2015 г., были обнаружены колонии мшанки, использованные для дальнейших исследований; в остальных пробах колонии и их фрагменты отсутствовали. Колонии мшанки на понтонах располагались на глубине 10–20 см при полном освещении. Проведенное электронно-микроскопическое изучение колоний и статобластов подтвердило, что это – *Plumatella geimermassardi*, новый для фауны европейской части России вид пресноводной мшанки. Вид до сих пор регистрировали только в стоячих водоемах. Материал из р. Кэм (Великобритания) тоже не исключение – он был соскоблен с деревянных корпусов плоскодонок, находившихся на участке без заметного течения. В этом смысле находка из Копорской Губы позволяет утверждать, что вид способен существовать и в гидродинамически нестабильных биотопах, в том числе на техногенно трансформированных участках.

Plumatella geimermassardi, вероятно, встречается не часто повсюду в Великобритании, Ирландии, Бельгии, Франции, Югославии, Германии, Италии и Финляндии и, скорее всего, распространена на большей части Европы, включая бассейн Финского залива.

Пресноводная мшанка *Plumatella similirepens* Wood, 2001 была зарегистрирована первый раз в Европе в Италии в 2004 г. [Taticchi и др. 2004]. Вид был собран в одной из тринадцати форелевых ферм, осмотренных во время научно-исследовательской работы на РКД (пролиферативная болезнь почек). Это – новый вид для европейской пресноводной фауны мшанок. Ранее *P. similirepens* была известна только из Иллинойса, США [Wood, 2001]. Автор нашел его только в двух рыбоводче-

ских хозяйствах и, таким образом, он пришел к заключению что «любые инкубатории рыбы предоставляют условия, особенно подходящие для этого вида, или еще, что мшанки были занесены в эти места вместе с полученными поставками рыбы».

Новый для европейской части России вид пресноводной мшанки *Plumatella similirepens* Wood, 2001 был отмечен в южной оконечности озера Удомля как обрастание на камнях, на глубине 3м в 2014–2015 г., Калининская область. Проведенное электронно-микроскопическое изучение колоний и статобластов подтвердило, что это – первая находка вида пресноводной мшанки *Plumatella similirepens* Wood, 2001 в европейской части России, которая в 2014–2015 годы была отмечена в изученном районе.

Литература

- Taticchi M.I., Gustinelli A., Fiorovanti M.L., Caffara M., Pieroni G., M. Prearo O.* 2004. Is the worm-like organism found in the statoblasts of *Plumatella fungosa* (Bryozoa, Phylactolaemata) the vermiform phase of *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Muxozoa, Malacosporae)? // Italian Journal of Zoology, 71: 143–146.
- Wood T.S.* 2001. Three new species of plumatellid bryozoans (Ectoprocta: Phylactolaemata) defined by statoblast nodules. // Journal of the North American Benthological Society, 20(1): 133–143.
- Wood T.S., Okamura B.* 2004. *Plumatella geimermassardi*, a newly recognized freshwater bryozoan from Britain, Ireland, and continental Europe (Bryozoa: Phylactolaemata). // Hydrobiologia, 518(1–3): 1–7.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ЕВРОПЕЙСКОГО ЛЕСНОГО КЛЕЩА, *IXODES RICINUS* L., 1758 (ACARI: IXODIDAE) В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

Л.А. Григорьева

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Экологические исследования европейского лесного клеща не утратили актуальности, так как этот вид занимает второе место после таёжного клеща (*I. persulcatus* Sch.) по эпидемической значимости на территории России (Коренберг, 2016). Экологические исследования европейского лесного клеща проводились на территории нашей страны в основном в прошлом веке (Хейсин и др. 1955; Бабенко 1956, 1974; Белозёров, 1981). Глубоко и всесторонне исследуется *I. ricinus* на территории

Западной Европы (Rundolph, 2004; Dobson et al., 2011; Estrada-Pena et. al., 2014). Природно-климатические условия Великобритании или Испании, где проводятся наиболее значительные работы по изучению экологии европейского лесного клеща, существенно отличаются от условий северо-запада России; кроме того, многие положения, касающиеся сезонной активности, диапаузы, продолжительности жизненного цикла и др. требуют пересмотра в связи с новыми возможностями исследований с использованием метода многолетних закладок (Grigorieva et Stanyukovich, 2016).

С 2013 по 2017 гг. проводится исследование жизненного цикла европейского лесного клеща в условиях многолетних закладок в природных биотопах Ленинградской обл. Закладки основываются на потомстве самок, полученном из 5–15 кладок за сезон. Выплод личинок и количество яиц в кладке считали на примере одной кладки за сезон. За клещами в закладках на всех фазах наблюдали в течение всего периода их активности, учитывая количественные и качественные изменения в выборках (сроки выплода, активизации, рождаемость, смертность, выживаемость). Развитие клещей в закладках происходило в естественных природных биотопах, контрольные наблюдения проводили 1–2 раза в неделю в течение периода с апреля по октябрь ежегодно. На периоды кормления активизировавшихся особей извлекали из садков, кормили личинок и нимф на белых мышах, самок – на кроликах в лаборатории по стандартным методикам. Накормленных особей возвращали в закладки. Подробно методика содержания клещей в многолетних закладках описана в работе Григорьевой (2015). Всего за 5 сезонов наблюдений (три полных цикла) исследовано потомство 40 самок европейского лесного клеща: 40 яйцекладок с общей численностью яиц 65120. Из 62840 (96.5%) выплотившихся личинок было накормлено 2600, из них перелиняли в нимфы 1737 [66.8%(19.2–100%)] особей, из которых питались только 960 (55.3%) клещей. Из них перелиняли на имаго 847 (88.3%) особей.

В отличие от *I. persulcatus* взрослые клещи *I. ricinus* активны с апреля по октябрь без поведенческой диапаузы в середине лета. Самки питаются практически в течение всего теплого периода года, поэтому проведены контрольные кормления в течение теплого периода 2013–2017 гг. Самки, питавшиеся в апреле–мае, делали кладки к началу–середине июня, из которых к июлю–августу происходил выплод личинок, которые в свою очередь становились активными к концу августа–началу сентября. Самки, питавшиеся в июле–августе, успевали отложить яйца до зимовки, а выплод личинок происходил не ранее

августа следующего года. Самки, питавшиеся в сентябре, начинали кладку только в апреле–мае следующего года, личинки выплаживались не ранее августа. Самки, питавшиеся в июне, разделились на две группы: первая – кладки в июле, а выплод личинок – в августе этого же года, вторая – кладки в июле, а выплод личинок – в мае следующего года. Личинки, которые питаются в период с апреля по июль, успевают переварить кровь, завершить метаморфоз, и из них в августе–сентябре выплаживаются нимфы, часть из которых примерно через месяц активизируется и может питаться. Личинки, питающиеся в августе–октябре, не завершают метаморфоз и уходят в зимовку. Нимфы из таких личинок могут начать выплаживаться уже во второй половине мая–июне, доля перелинявших к этому времени составляла в наших закладках 19–34.5%. Остальные нимфы выплаживались к началу августа. Активные нимфы, питающиеся с апреля до середины июля, успевают завершить метаморфоз в том же году; выплод имаго из них происходит в период с конца июля по конец сентября, а нимфы, которые питаются со второй половины июля до октября, начинают переваривать кровь и могут зимовать в состоянии морфогенетической диапаузы. Линяют на имаго эти нимфы не раньше августа следующего года. Наши наблюдения за развитием клещей в закладках показывают, что в условиях северо-запада России минимальная продолжительность жизненного цикла европейского лесного клеща составляет 3 года, однако клещи на всех фазах развития, питающиеся во второй половине лета, осенью (а самки – и в июне–июле) удлиняют цикл развития, на каждой фазе – еще на год. В силу этого обстоятельства усложняется возрастная структура популяций на личиночных и нимфальных фазах цикла, у имаго дополнительных ранних выводов не наблюдали, только с конца июля до конца сентября (начала октября).

Сезон активности имаго *I. ricinus* не прерывается, имеет один пик, а не два, как предполагалось ранее; наибольшие показатели численности приходится на июль–август (сентябрь). В условиях северо-запада России минимальная продолжительность жизненного цикла европейского лесного клеща составляет 3 года. Однако клещи на всех фазах развития, питающиеся во второй половине лета, осенью (а самки и в июне–июле) удлиняют цикл развития на каждой фазе еще на год, что усложняет возрастную структуру популяции на личиночных и нимфальных фазах цикла. Абсолютный возраст взрослой особи европейского лесного клеща может составлять 3 года, а также 4 и 5 лет. Календарный возраст личинок и нимф при благоприятных абиотических и биотических факторах достигает 13–14 месяцев, календарный возраст имаго в 60

основном составляет 13–15 месяцев, однако в некоторые годы до 9% взрослых особей могут перезимовывать и оставаться активными до конца июня следующего сезона (23 мес.).

Литература

- Бабенко Л.В. К вопросу о сезонных явлениях в жизни клещей *Ixodes ricinus* L. и *I. persulcatus* Sch // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1956. № 4. С. 346–352.
- Бабенко Л.В. Суточные колебания активности голодных нимф *Ixodes ricinus* L. и *I. persulcatus* Sch (Parasitiformes: Ixodidae) // Мед. паразитол и паразитарн. болезни. 1974. № 4. С. 520–527.
- Белозёров В.Н. Экологические ритмы у иксодовых клещей и их регуляция // Паразитологический сборник. 1981. Т. 30. С. 22–46.
- Григорьева Л.А. Особенности развития таёжного клеща (*Ixodes persulcatus* Sch.: Ixodinae: Ixodidae) в условиях природных биотопов Ленинградской области // Труды Зоологического института РАН. 2015. Т. 319. № 2, С. 269–281.
- Коренберг Э.И. Пути совершенствования эпидемиологического надзора за природноочаговыми инфекциями // Эпидемиология и вакцинопрофилактика. 2016. Т. 91. № 6. С. 18–28.
- Хейсин Е.М., Бочкарева К., Лавренко Л. К вопросу о сезонной активности взрослых *Ixodes ricinus* L. в природных условиях Карело-Финской ССР // Труды Карело-Финского государственного университета. 1955. Т. 6. С. 92–101.
- Grigoryeva L.A., Stanyukovich M.K. The features of the taiga tick life cycle *Ixodes persulcatus* Sch., (Acari: Ixodinae) in the North-West of Russia // Experimental and Applied Acarology. 2016. Vol. 69. No. 3 P. 347–357.
- Randolph S.E. Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid tick Vectors // Parasitology. 2004. Vol. 129. P. 37–65.
- Dobson A.D., Finnie T.J.R., Randolph S.E. A modified matrix model to describe the seasonal population ecology of the European tick *Ixodes ricinus* // Journal of Applied Ecology. 2011. Vol. 48. P. 1017–1028.
- Estrada-Pena A., Estrada-Sanchez D. Deconstructing *Ixodes ricinus*: a partial matrix model allowing mapping of tick development, mortality and activity rates // Medical and Veterinary Entomology. 2014. Vol. 28. P. 35–49

РЕВИЗИЯ ЧЕРЕПАХ ИЗ КИЕВСКИХ ГЛИН (СРЕДНИЙ ЭОЦЕН, УКРАИНА) И ИСТОРИЯ ИСКОПАЕМЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ А.С. РОГОВИЧА

И.Г. Данилов¹, Е.А. Звонок²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Национальный Луганский университет им. Т. Шевченко, Луганск

Богатая коллекция ископаемых позвоночных среднеэоценового возраста из так называемых *киевских глин* (местонахождения Вышгород и Триполье в окрестностях г. Киева) была собрана русским натуралистом, профессором Афанасием Семеновичем Роговичем (1813–1878) в третьей четверти XIX века. Из этой коллекции им были подробно изучены лишь многочисленные материалы по рыбам (Рогович, 1860, 1871). Из других позвоночных были кратко описаны или упомянуты остатки млекопитающих, птиц, крокодилов и черепах (Рогович, 1875а–в). В данном сообщении представлены предварительные результаты ревизии части материалов из коллекции Роговича, относящихся к черепахам, а также сделана попытка проследить судьбу всей его коллекции по ископаемым позвоночным.

Из черепах Рогович (1875в: 2) упомянул только «несколько обломков щита черепахи». Значительно позднее появились упоминания остатков морской черепахи (*Cheloniidae*) из киевских глин (Хозацкий, 1949; см. Avegianov, 2002), которые впоследствии были отнесены к *Puppigerus* sp. (Чхиквадзе, 1983). Эти остатки (T1), представленные костями панциря одной особи из местонахождения Вышгород и хранящиеся в настоящее время в Национальном научно-природоведческом музее НАН Украины (ННПМ, Киев), скорее всего, происходят из коллекции Роговича (см. ниже). T1 и другой материал (T2) из того же местонахождения были отнесены к новому виду морских черепах – *Dollochelys rogovichi* (Avegianov, 2002). Судя по публикациям и этикеткам, T2, представленный костями черепа и панциря и частично хранящийся в ЗИН, относился Роговичем к рыбам, млекопитающим и крокодилам (Avegianov, 2002; наши данные). Некоторые авторы (Hirayama, 2006) сомневаются в валидности *D. rogovichi*, рассматривая его как *nomen dubium* (*Chelonioida* indet.).

Недавно в палеогерпетологической коллекции ЗИН (ZIN PH) нами были обнаружены дополнительные материалы по черепахам из коллекции Роговича: фрагменты панциря и задняя часть черепа мор-

ской черепахи в породе из Вышгорода (Т3) и фрагменты панциря другого таксона морских черепах из Триполья (Т4). Изучение этих материалов показало, что Т3 относится к тому же индивиду, что и часть материала, ранее отнесенного к *D. rogovichi* (Т2). Возможно, к тому же индивиду принадлежит и материал, хранящийся в ННПМ (Т1). Этот индивид (?Т1+ часть Т2+Т3) определяется как представитель рода *Argillochelys* по наличию лабиальных, симфизного и лингвальных гребней на нижней челюсти, присутствию гребней на невральных пластинках и другим признакам. *Dollochelys rogovichi* характеризуется зубными костями со скошенными альвеолярными поверхностями и является валидным таксоном неясной родовой принадлежности (*Cheloniidae* gen. indet.). Фрагменты панциря из Триполья (Т4) имеют поверхностную скульптуру, сходную с представителями рода *Syllomus*. Судя по оригинальным этикеткам, именно эти фрагменты определялись Роговичем как принадлежащие крокодилу (*Crocodylus spenceri*), по-видимому, из-за сходства поверхностной скульптуры с таковой черепа крокодилов.

По-видимому, после смерти Роговича его коллекция ископаемых позвоночных была разделена и впоследствии оказалась в различных учреждениях Москвы, Санкт-Петербурга и Киева. В Москве она впервые обнаруживается в Геологическом кабинете Императорского Московского университета (Павлова, 1910; млекопитающие), впоследствии – Геолого-Палеонтологический музей им. А.П. и М.В. Павловых в составе Московского геологоразведочного института (МГРИ, черепахи Т3), а ныне – в составе Государственного геологического музея им. В.И. Вернадского РАН (рыбы; Несов, 1992; Е.В. Попов, личное сообщение, 2017). Материал по черепахам из МГРИ (Т3) в неизвестный период был передан на изучение Л.И. Хозацкому и ныне хранится в ZIN РАН. В Санкт-Петербурге коллекция ископаемых позвоночных Роговича оказалась в составе Палеонтолого-стратиграфического музея Санкт-Петербургского Императорского университета (Guide..., 1897; ныне – Палеонтолого-стратиграфический музей СПбГУ), а в 1971 г. ее части (все, кроме акул) были переданы на кафедру зоологии позвоночных СПбГУ (рыбы) и в ЗИН (рыбы, птицы, млекопитающие и черепахи Т2, ?Т4; Аверьянов и др., 1990; Несов, 1992), где и хранятся в настоящее время. В Киеве, в Институте геологических наук НАН Украины (ИГН), находятся рыбы из коллекции Роговича (Банников, 2010). Из ИГН также указывалась черепаха (Тарашук, 1971), которая позднее оказалась в Институте зоологии АН УССР (Чхиквадзе, 1983), а ныне хранится в ННПМ (Т1).

Авторы благодарят М.В. Назаркина, Е.В. Попова, М.В. Синуцу, И.А. Стародубцеву, Ф.А. Триколиди и Г.О. Черепанова за информацию о коллекции Роговича. Работа выполнена в рамках плановой темы лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН РАН № 00125-2016-0002.

Литература

- Аверьянов А.О., Потапова О.Р., Несов Л.А.* О первых отечественных находках костей древних птиц // Труды Зоологического института АН СССР. 1990. Т. 210. С. 3–9.
- Банников А.Ф.* Ископаемые ключеперые рыбы (Teleostei, Acanthopterygii) // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран / Ред. Н.В. Парин. М.: ГЕОС, 2010. 244 с.
- Несов Л.А.* Обзор местонахождений остатков птиц мезозоя и палеогена СССР и описание новых находок // Русский орнитологический журнал. 1992. Т. 1. № 1. С. 7–50.
- Павлова М.В.* Каталог коллекций Геологического кабинета Императорского Московского университета. Выпуск первый. Отдѣл П₂ Млекопитающія. М.: Тип. Имп. Моск. универ. 1910. 184 с.
- Рогович А.С.* Об ископаемых рыбах губерній Киевскаго учебнаго округа. Выпуск первый. Рыбы широкочешуйчатя. Placoidi Ag. и блестящечешуйчатя. Ganoidei. Ag. // Естественная исторія губерній Киевскаго учебнаго округа. Палеонтологія. Часть систематическая. Киевъ, 1860. 87 с. + IX табл.
- Рогович А.С.* Ископаемые костистые рыбы Киевского третичного бассейна и прилежащих к нему формаций // Труды 2 Съезда русских естествоиспытателей. М., 1871 (1868). С. 19–54.
- Рогович А.С.* Заметка о местонахождении костей ископаемых млекопитающих животных в юго-западной России // Зап. Киев. о-ва естествоиспыт. 1875а. Т. 4. Вып. 1. С. 33–45.
- Рогович А.С.* Исследование формации бурого угля Киевской губернии. Записка об экскурсии, произведенной в 1874 г. по предложению Киевскаго общества естествоиспытателей // Записки Киевскаго общества естествоиспытателей. 1875б. Т. 4. Вып. 1. С. 46–49.
- Рогович А.С.* О первобытном мѣстонахожденіи янтаря около Кіева // Труды 4 Съезда русских естествоиспытателей. М., 1875в. С. 1–6.
- Таращук В.И.* Черепахи неогеновых и антропогеновых отложений Украины. Сообщение I. Семейство большеголовых черепах (Platysternidae) // Вестник зоологии. 1971. № 2. С. 56–62.
- Хозацкий Л.И.* История фауны черепах СССР в свете палеогеографии // Труды Второго Всесоюзного географического съезда. М.: Гос. изд-во по геогр. лит-ре, 1949. Т. 3. С. 221–230.
- Чхиквадзе В.М.* Ископаемые черепахи Кавказа и Северного Причерноморья. Тбилиси: Мецниереба, 1983. 149 с.

- Averianov A.O.* Review of Mesozoic and Cenozoic sea turtles from the former USSR // Russian Journal of Herpetology. 2002. Vol. 9. No. 2. P. 137–154.
- Hirayama R.* Revision of the Cretaceous and Paleogene sea turtles *Catapleura* and *Dollochelys* (Testudines: Cheloniidae) // PaleoBios. 2006. Vol. 26. No. 2. P. 1–6.
- Guide de Musées Minéralogique et Géologique de l'Université Impériale à St.-Petersbourg. St.-Petersbourg, 1897. 53 p.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ МШАНОК АРКТИЧЕСКОГО РЕГИОНА

Н.В. Денисенко

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Оценка биоразнообразия морских систем является одним из приоритетных направлений в отечественных и зарубежных исследованиях. Мшанки (Vryozoa) – одна из наиболее богатых в видовом отношении групп донных беспозвоночных в Арктике (Sirenko, 2001), но эти беспозвоночные редко образуют массовые скопления, и их определение связано с определенными трудностями. В этой связи во многих публикациях, посвященных изучению донных сообществ того или иного района, сведения о мшанках ограничены.

Данные о видовом богатстве фауны мшанок Арктики накапливались более двух веков. Тем не менее, несмотря на длительную историю пробоотбора, большая часть акваторий сибирских морей и открытого шельфа западного сектора Арктики оставалась не охваченной исследованиями вплоть до конца 1980-х годов. Первые попытки оценить биоразнообразие мшанок в российской Арктике, отличные от представления простых списков видов, были сделаны в конце 1980-х годов (Gontar, Denisenko, 1989; Денисенко, 1990). Публикация 1989 г. была основана на данных, собранных в период с 1870-х и до 1950-х годов. Работа 1990 г. включала также данные о мшанках Баренцева моря, собранные в 1960–1980-х годах.

Многочисленные экспедиции, выполненные в Арктическом регионе в 1980–2000-х годах в рамках обширных программ, позволили собрать новый богатый материал по мшанкам, как в хорошо-, так и в малоизученных районах этого региона. Результаты обработки этого материала были опубликованы в основном в виде статей с описанием новых видов, фаунистических обзоров или видовых списков (Гонтарь, 2004; Денисенко, 2008, 2010; Hayward, 1994; Brattegard, 1997; Palerud, 2004 и др.) а работы, посвященные оценке биоразнообразия мшанок

в Арктике, остаются все еще достаточно редкими (Денисенко, 1996; Denisenko, Grebmeier, 2015; Denisenko et al., 2016).

Целью наших исследований является оценка богатства фауны Вгуюзоа и изучение особенностей распределения этих беспозвоночных в Арктике. Оценка современного разнообразия мшанок была выполнена на локальном и региональном уровнях (α - и γ -разнообразии) с учетом всех доступных данных, собранных с 1780-х и до 2012 г.

Полученные нами результаты показали, что, по сравнению с данными последней сводки (Сиренко, 2001), видовое богатство мшанок в сибирских морях выше, чем считалось ранее: в Карском море – более, чем на 19%; в морях Лаптевых и Восточно-Сибирском, а также в районе Фарерских островов – более, чем на 30%, в районе Исландии почти на 60% и на 98% оно больше в Чукотском море. Компьютерные методы, разработанные для оценки биоразнообразия, позволили обнаружить, что фауна мшанок все еще остается недоизученной, и число видов может увеличиться на 10–30% в разных районах Арктического региона.

Вопреки сложившимся представлениям о сокращении биоразнообразия по направлению к Северному полюсу, значимого снижения разнообразия как на местном, так и на региональном уровнях с увеличением широты не наблюдалось ни в одном из рассмотренных районов. Вместе с тем на региональном уровне отмечены заметные в изменения видового богатства при продвижении с запада на восток и обратно, но они были обнаружены не для всех районов Арктики.

Уменьшение таксономического богатства с увеличением долготы наблюдается в Карском море ($R = -0.58$; $p < 0.01$) в связи с резким ослаблением влияния атлантических вод. В отличие от Карского моря, γ -разнообразие Чукотского моря показывает противоположную тенденцию между числом видов и увеличением долготы ($R = 0.5$; $p < 0.01$). Там видовое богатство увеличивается за счет проникновения тихоокеанских видов с берингоморскими водами. В Баренцевом море взаимосвязь уменьшения видового богатства мшанок с увеличением долготы прослеживается, но статистически она недостоверна ($R = -0.57$; $p > 0.05$). Обеднение фауны мшанок Баренцева моря с запада на восток в целом можно объяснить ослаблением влияния атлантических вод, но пространственная неоднородность абиотических условий на акватории моря вызывает резкие скачки в изменении числа видов с изменением долготы, что и обуславливает статистическую недостоверность этой зависимости.

Статистически значимая зависимость видового богатства была выявлена только для одного океанографического параметра – глубины, но и это явление наблюдалось только в нескольких районах Арктики: в Карском море ($R = -0.63$; $p < 0.001$), в море Лаптевых ($R = -0.58$; $p < 0.01$) и в районе Фарерских островов ($R = -0.98$; $p < 0.001$); в Баренцевом море эта взаимосвязь была статистически недостоверна ($R = -0.69$; $p > 0.05$).

Вместе с тем анализ дифференциального или β -разнообразия мшанок на разных глубинах показал наличие двух батиметрических комплексов в изученных районах. Мелководный комплекс видов зарегистрирован в Чукотском и Восточно-Сибирском морях и в районе Фарерских островов на глубинах менее 100 м, а Карском и Лаптевом морях – на глубинах менее 150 м. В Баренцевом море, где условия обитания весьма разнообразны, мелководный комплекс четко прослеживается только на глубинах менее 25 м. Расположение глубоководных комплексов в большинстве районов Арктики приурочено к кромке шельфа, положению глубоководных желобов и континентальному склону.

Оценка сходства фаун Bryozoa разных участков Арктического региона между собой и с прилежащими районами Атлантики и Пацифики выявила существенные различия в их видовом составе. Сравнение фаун методом многомерного шкалирования обозначило сегрегацию фауны Чукотского моря от остальных фаун и ее объединение с населением Берингова моря. Фауна юго-западной части Баренцева моря совместно с фаунами из районов Южной и Северной Норвегии, Фарерских островов и Исландии образуют самостоятельный кластер. Фауны мшанок остальной части Баренцева моря, Земли Франца-Иосифа, Западного Шпицбергена (Гренландское море) и сибирских морей (Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского), а также западного сектора арктической Атлантики (западные и восточные районы Гренландии) и Канадского Арктического Архипелага формируют единую группу, которая достоверно отличается от остальных рассмотренных районов. На основании исследований можно заключить, что региональные γ - и β -разнообразие определяются океанографическими процессами в арктических морях, а также являются следствием геологических и эволюционных процессов.

В докладе представлены результаты исследования, которое было бы невозможно выполнить без сотрудничества с коллегами из The Natural History Museum of Denmark, Copenhagen; Greenland Institute of Natural resources, Nuuk; Icelandic Institute of Natural History, Reykjavik; Tromsø University Museum, Tromsø; Faroe Islands National Heritage, Archives, Library and Museums, Kaldbak, Faroe Islands.

Литература

- Гонтарь В.И.* Список видов мшанок моря Лаптевых / Сиренко Б.И. (ред.) Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков арктического бассейна // Исследования фауны морей. СПб: ЗИН РАН. 2004. Т. 54(62). С. 152–156.
- Денисенко Н.В.* Распределение и экология мшанок Баренцева моря. Апатиты: Издательство Кольского научного центра РАН. 1990. 156 с.
- Денисенко Н.В.* Структура и распределение фауны мшанок в юго-восточной части Баренцева моря / Матишов Г.Г., Тарасов Г.А., Денисенко С.Г., Денисов В.В., Галактионов К.В. (ред.) // Биоценозы гляциальных шельфов Западной Арктики. Апатиты: Изд. КНЦ РАН. 1996. С. 224–237.
- Денисенко Н.В.* Мшанки Чукотского моря и Берингова пролива / Сиренко Б.И., Василенко С.В. (ред.) Фауна и зоогеография бентоса Чукотского моря // Исследования фауны морей. Т. 61(69). СПб: ЗИН РАН. 2008. С. 163–198.
- Денисенко Н.В.* Мшанки (Bryozoa) Восточно-Сибирского моря / Сиренко Б.И., Денисенко С.Г. Фауна Восточно-Сибирского моря, закономерности развития и количественное распределение донных сообществ // Исследования фауны морей. Т. 66(74). СПб: ЗИН РАН. 2010. С. 89–129.
- Brattegard T.* Bryozoa / Brattegard T., Holthe T. (eds) Distribution of Marine, Benthic Macro-organisms in Norway. Research Report for DN 1997-1. Trondheim: Directorate for Nature Management. 1997. P. 278–295;
- Denisenko N.V., Grebmeier J.M.* Spatial patterns of bryozoan fauna biodiversity and issues of biogeographic regionalization of the Chukchi Sea // Oceanography (Washington D.C.). 2015. Vol. 28, № 3. P. 134–145.
- Denisenko N.V., Hayward P.J., Tendal O.S., Sørensen J.* Diversity and biogeographical patterns of the bryozoan fauna of the Faroe Islands // Marine Biology Research, 2016. Vol. 12. № 4. P. 360–378.
- Gontar V.I., Denisenko N.V.* Arctic Ocean Bryozoa / Herman Y. (ed.) // The Arctic Seas. Climatology, oceanography, geology and biology. New York: van Nostrand Reinhold Company. 1989. P. 341–371.
- Hayward P.J.* New species and new records of cheilostomatous Bryozoa from the Faroe Islands, collected by BIOFAR // Sarsia. 1994. Vol. 79. № 3. P. 181–206.
- Palerud R., Gulliksen B., Brattegard T., Sneli J.-A., Vader W.* The marine macroorganisms in Svalbard waters / Prestrud P., Strøm H., Goldman H.V. (eds) // A Catalogue of the Terrestrial and Marine Animals of Svalbard. Tromsø: Norwegian Polar Institute. 2004. P. 5–56.
- Sirenko B.I.* Introduction / Sirenko B.I. (ed) List of species of free-living invertebrates of Eurasian arctic seas and adjacent deep waters // Исследования фауны морей. СПб: ЗИН РАН. 2001. С. 5–8.

РОСТ АРКТИЧЕСКИХ ОФИУР *OPHIACANTHA BIDENTATA* В МОРЕ ЛАПТЕВЫХ

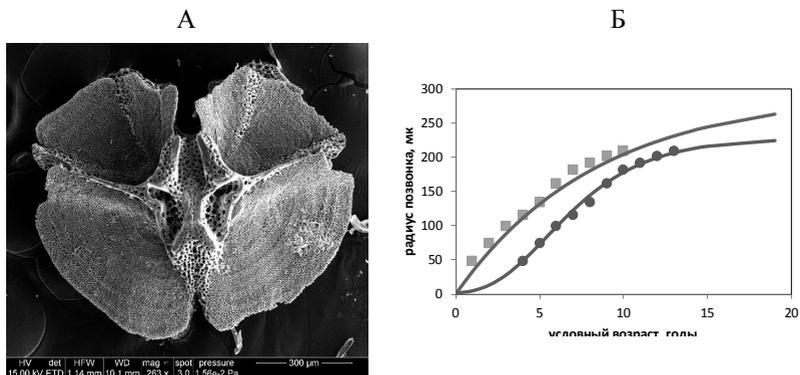
С.Г. Денисенко, Е.А. Стратаненко

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Змеехвостки или офиуры (*Ophiuroidea*) – обширный класс донных беспозвоночных типа иглокожих (*Echinodermata*). Биоразнообразие офиур в арктических морях невелико, но представители отдельных видов могут образовывать весьма плотные и обширные скопления в шельфовых областях региона. При этом роль змеехвосток в донных экосистемах остается малоизученной, хотя имеются многочисленные сведения о питании ими бентосоядных рыб. Косвенная оценка биоресурсов офиур на основе такой информации представляется малореальной, поскольку неизвестна кормовая избирательность рыб по отношению к этим беспозвоночным. Прямые подсчеты офиур с помощью качественных и количественных орудий лова также дают искаженную картину о плотности их поселений (Денисенко, 1995). Мало изучены и продукционные возможности *Ophiuroidea*, поскольку для соответствующих расчетов недостаточно имеющихся сведений о характере их роста.

Последней проблеме посвящено лишь несколько работ (Gage, Tyler, 1982; Dahm, Brey, 1998), в которых исследуется рост антарктических и североатлантических видов офиур. Согласно этим публикациям возраст змеехвосток можно определять либо по дискретности размерной структуры популяций (Анисимова, 2000), либо – по естественным кольцам, образующимся на торцевой поверхности лучевых позвонков и представляющим собой уплотнения в кальцитовой структуре скелета животного (см. рис. 1А). В последнем случае для анализа используются только первые придисковые образования, так как лучи после повреждений способны к регенерации, и более удаленные от диска позвонки могут формироваться после утраты части луча.

Используя опыт зарубежных коллег, мы попытались оценить темпы роста арктических офиур *Ophiacantha bidentata* (Retzius, 1805), собранных экспедицией на судне «PolarStern» в 1993 г. в море Лаптевых у архипелага Северная Земля. Для изучения были отобраны 30 экземпляров с разными размерами диска. У каждой особи изымали все первые придисковые позвонки, очищали их раствором хлорной извести и исследовали с помощью сканирующего микроскопа. На полученных фотоснимках измеряли ширину кольцеобразных приростов, по



А – кольца приростов на торцевых поверхностях придисковых позвонков *Ophiacantha bidentata*, Б – типичная аппроксимация роста позвонков одной и той же особи уравнениями Бергаланфи (верхняя кривая) и Гомперца (нижняя кривая).

величинам которых методом Форда-Уолфорда для рекуррентных зависимостей рассчитывали параметры уравнения роста Бергаланфи:

$$R_t = R_\infty * (1 - e^{-kt}),$$

где R_t – расстояние (мк) от центра луча до возрастной метки (кольца) в конкретный момент времени t (годы), R_∞ – теоретически предельный радиус луча, e – основание натурального логарифма, k – константа роста.

По результатам произведенных индивидуальных вычислений для 150 позвонков от 30 экз. офиур среднее значение k составило 0.13 ± 0.014 , R_∞ – 550 ± 55 . Параметры так называемого группового роста (Мина, Клевезаль, 1976), найденные по единой рекуррентной регрессии, оказались весьма далекими от реальных ($R_\infty > 3000$, $k < 0.013$).

Оценка максимальной продолжительности жизни *Ophiacantha bidentata* в популяции из моря Лаптевых была найдена по величине второй производной (Алимов, Казанцева, 2004) для уравнения весового роста Бергаланфи с усредненными параметрами. Согласно выполненным расчетам представители изученных офиур могут доживать до 14–15 лет, что достаточно близко к результатам, полученным зарубежными исследователями для других видов из Антарктики и северо-восточной Атлантики. При этом количество видимых колец роста, принятых нами за годовые, у проанализированных особей варьировало от 4 до 17 и составляло в среднем 8 ± 0.4 .

В дальнейшем детальный анализ индивидуальных кривых роста показал, что метод Форда-Уолфорда, не требующий обязательной при-

вязки последовательных возрастных меток к определенному возрасту, во всех рассмотренных нами случаях «присваивал» первой видимой метке прироста (см. рис. А) условный возраст в 1 год, и вся кривая роста особи строилась с учетом этой «изначальной» точки (см. рис. Б). При этом на всех торцевых поверхностях исследованных позвонков совершенно отчетливо наблюдалось постепенное зарастание начальных меток роста уплотняющимся кальцитом, и распознать можно было лишь те из них, которые находились за пределами зоны уплотнения и являлись на самом деле далеко не первыми с момента начала роста организма (см. рис. А). Из этого следует вывод – полученные нами уравнения Бергаланфи не отражают реальные закономерности роста офиур.

По обозначенной выше причине мы воспользовались часто употребляемым в последнее время уравнением Гомперца (Winsor, 1932) и попытались на его основе построить более адекватную модель роста *Ophiacantha bidentata*. Уравнение применялось в следующей форме:

$$R_t = R_{\infty} \cdot e^{t \ln(R_0/R_{\infty})} \cdot e^{-gt}$$

где R_t – расстояние (мк) от центра луча до возрастной метки (кольца) в конкретный момент времени t (годы), R_0 – радиус луча при $t = 0$, R_{∞} – теоретически предельный радиус луча, g – скорость экспоненциального замедления удельной скорости роста. Все параметры уравнения находили путем анализа зависимости $\ln(R_{t+1})$ от $\ln(R_t)$ по аналогии с методом Форда-Валфорда.

Для проанализированной группы особей получены следующие средние значения параметров: $R_{\infty} = 530 \pm 27$ мк, $R_0 = 1.44 \pm 0.08$ мк, $g = 0.242 \pm 0.011$. Аналогичные показатели группового роста, найденные на основе единой рекуррентной регрессии, заметно отличаются от вышеприведенных ($R_{\infty} = 413 \pm 23$; $R_0 = 1.00 \pm 0.05$; $g = 0.383 \pm 0.018$).

В отличие от кривых, моделируемых уравнением Бергаланфи, на кривых, аппроксимируемых уравнением Гомперца (см. рис. Б), радиус изначально различимых меток на позвонках приходится на возраст 2–4 г., что представляется вполне реальным и совпадает с результатами зарубежных исследований (Dahm, Brey, 1998). Теоретически предельный радиус при этом меньше, а сама кривая имеет четко выраженную S-образную форму, что в случае с уравнением Бергаланфи проявляется только при моделировании роста массы особей, а также при введении дополнительного параметра (Золотарев, 1989).

Теоретически предельные размеры в уравнениях Бергаланфи и Гомперца для изученной выборки офиур хорошо коррелируют между собой при показателе детерминации, равным 0.64. Еще более

тесная положительная связь наблюдается между константами роста k и g ($r^2 = 0.66$). В обоих случаях зависимости между переменными соответствующих регрессий – степенные. Вместе с тем, результаты аппроксимации роста офиур вышеназванными уравнениями сильно различаются и фактически не сопоставимы, даже несмотря на близкий смысл и биологическую трактовку параметров.

Полученные нами результаты демонстрируют определенные сложности в адекватном подборе математических моделей роста *Ophiacantha bidentata* из моря Лаптевых и нахождении параметров этих моделей. Существующие методы оценки максимальной продолжительности жизни также дают неоднозначные результаты. Возможно, эффективному разрешению возникших вопросов будут способствовать исследования размерно-возрастной структуры конкретных популяций офиур на основе одномоментных массовых выборок.

Литература

- Алимов А.Ф., Казанцева Т.И. Основные количественные характеристики популяций и связь между ними // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65. № 1. С. 3–18.
- Анисимова Н.А. Иголкожие (Echinodermata) Баренцева моря. Экология массовых видов иглокожих // Современный бентос Баренцева и Карского морей. – Апатиты: Изд. КНЦ РАН. 2000. С. 300–347.
- Денисенко С.Г. и др. Количественное распределение бентоса и структура донных сообществ на Приновоземельском шельфе Баренцева моря // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (архипелаг и шельф). – Апатиты: Изд. КНЦ РАН. 1995. С. 66–79.
- Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков – Киев: «Наук. думка». 1989. 112 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. – М.: «Наука». 1976. 291 с.
- Dahm C., Brey T. Determination of growth and age of slow growing brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) from natural growth bands // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1998. Vol. 78. P. 941–951.
- Gage J.D., Tyler P.A. Growth and reproduction of the deep-sea brittlestar *Ophiomusium lymani* Wyville Thomson // Oceanologica Acta. 1982. Vol. 5, No. 1, P. 73–83.
- Winsor Ch. P. The Gompertz curve as a growth curve // Proceedings of the National Academy of Sciences. 1932. Vol. 18. No. 1. P. 1–8.

СИНЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РАБОТЫ ПО МАКРОБЕНТОСУ В АРКТИКЕ, ВЫПОЛНЕННЫЕ ЛАБОРАТОРИЕЙ МОРСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗИН РАН

С.Г. Денисенко, В.В. Петряшѐв, С.Ю. Гагаев, Б.И. Сиренко

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Проведение работ по изучению закономерностей развития и существования сообществ организмов (биоценозов) в морях российской Арктики чрезвычайно затруднено из-за меняющихся условий среды обитания, сурового климата и тяжелой ледовой обстановки, а потому возможно преимущественно в благоприятный для экспедиционных работ летний период. Первые синэкологические исследования в Арктике были выполнены на побережье наиболее доступных и фаунистически относительно изученных Баренцева и Белого морей. Пионерами этих работ были ученики профессора К.М. Дерюгина – Е.Ф. Гурьянова и П.В. Ушаков, впоследствии ставшие сотрудниками лаборатории морских исследований Зоологического института. В 1921–1925 гг. они обследовали литораль Кольского залива и Мурманского побережья Баренцева моря, в 1926 г. выполнили комплексное описание макробентоса Чѐшской губы Баренцева моря, к 1940 г. обобщили материалы всех экспедиций, работавших ранее в Чукотском море, а в 1951 г. изучили Мезенский залив Белого моря (Гурьянова и др., 1929; Гурьянова, 1929, 1957; Ушаков, 1952). Это еще не были всеобъемлющие биоценологические изыскания, но именно они послужили основой для таких работ в будущем.

Дальнейшее развитие биоценологических исследований в лаборатории было связано с деятельностью А.Н. Голикова, который вместе со своими ближайшими коллегами разработал основы водолазного метода сбора морского гидробиологического материала, до сих пор широко применяемого и в нашей стране, и за рубежом. Наиболее эффективно метод работает при сочетании водолазных сборов на малых глубинах, не доступных для исследовательских судов, с последующим корабельным пробоотбором на больших глубинах. Результатами этих исследований были не только структурные описания донных сообществ, но и расчеты функциональных характеристик экосистем, включая биоэнергетические. Апробация и совершенствование водолазного метода ежегодно проводили в губе Чупа Белого моря на базе Беломорской биологической станции Зоологического института в 1967–1968 гг. В последующие годы сотрудники лаборатории под руководством А.Н. Голикова, совместно с сотрудниками биостанции, неоднократно проводили аналогичные

работы (Голиков и др., 1988) в губах Чупа и Палкина (Кандалакшский залив, 1977 г.), в Онежском заливе (1982 г.) и в районе Сонострова (Кандалакшский залив, 1985 г.).

На протяжении трех десятилетий в летние сезоны А.Н. Голиков вместе с коллегами осуществлял также изучение прибрежных биоценозов в труднодоступных и не охваченных ранее исследованиями арктических регионах. По отработанной стандартной методике были обследованы экосистемы верхней сублиторали ряда островов Земли Франца-Иосифа в 1970 г., устья р. Лены и Новосибирского мелководья в 1973 г., о. Врангеля и пролива Лонга в 1976 г., Чаунской губы и южных районов Чукотского моря в 1986–1989 гг., литорали и верхней сублиторали губы Ярнышной Баренцева моря в 1987–1988 гг. (Голиков и др., 1977, 1990, 1994, 2009; Сиренко и др., 2009а). В результате этих работ были описаны закономерности распределения и функционирования арктических прибрежных экосистем, а в Чаунской губе обнаружены сообщества, характерные для северной части Тихого океана и являющиеся в настоящее время реликтовыми для Восточно-Сибирского моря. В 1982–1983 гг. синэкологические исследования по упомянутой выше водолазной методике проводились группой сотрудников под руководством В.Г. Аверинцева в бухте Тихой на о. Хейса (Земля Франца-Иосифа). Уникальность этих работ заключалась в том, что они выполнялись круглогодично, без перерывов (Averintzev, 1993).

На рубеже веков, несмотря на многочисленные трудности постперестроечного периода, изучение биоценозов макробентоса Арктики продолжалось, в основном благодаря международному сотрудничеству. В 1993–1998 гг. сотрудники лаборатории Б.И. Сиренко, В.В. Петряшев и В.В. Потин принимали участие в пяти корабельных экспедициях в море Лаптевых по российско-германской программе «Трансдрифт». Полученные ими данные, в совокупности с немногочисленными уже имевшимися ранее, позволили охватить биоценогическими исследованиями почти всю акваторию этого моря (Петряшев и др., 2004; Сиренко и др., 2004). В 1995 г. и 2004 г. три корабельных экспедиции под руководством В.В. Хлебовича и с участием А.Ю. Воронкова исследовали южные районы Восточно-Сибирского моря. Обобщение всех имевшихся данных, с учетом результатов этих последних экспедиций, позволило построить первую достаточно подробную схему распределения донных сообществ для большей части Восточно-Сибирского моря (Денисенко и др., 2010).

В 2003 г. под руководством С.Г. Денисенко и при участии В.В. Потина и А.Ю. Воронкова в рамках международного проекта

«BASSIC» была выполнена судовая экспедиция, охватившая 2/3 акватории Баренцева моря и подтвердившая важную роль ледовой кромки в повышении продуктивности зообентоса. В 2004–2012 гг. Б.И. Сиренко, С.Ю. Гагаев, В.В. Петряшев, В.Л. Джуринский, В.В. Потин, С.Г. Денисенко и А.В. Меркулев участвовали в комплексных исследованиях Чукотского моря по российско-американской программе «РУСАЛКА», итогом которых, с учетом ранее полученных данных, стало описание биоценозов макробентоса практически по всему морю (Голиков и др., 2009; Сиренко и др., 2009а, 2009б; Denisenko et al., 2015).

Накопленные знания о высокоширотных экосистемах позволили проанализировать условия обитания и многолетние изменения в распределении структурных и количественных характеристик зообентоса в Баренцевом и Печорском морях, выявить закономерности формирования наиболее продуктивных зон в бентали Арктического региона и дать оценку антропогенного воздействия на донное население (Денисенко, 2013). В настоящее время лаборатория морских исследований активно продолжает работы по изучению синэкологии макробентоса не только в арктическом регионе, но и в акваториях северо-западной Пацифики и Антарктики.

Литература

- Голиков А.Н., Аверинцев В.Г. Биоценозы верхних отделов шельфа архипелага Земля Франца-Иосифа и некоторые закономерности их распределения // Исследования фауны морей. 1977. Т. 14(22). С. 5–54.
- Голиков А.Н., Сиренко Б.И., Гальцова В.В., Голиков А.А., Новиков О.К., Петряшев В.В., Потин В.В., Федяков В.В., Владимиров М.В. Экосистемы юго-восточной части Кандалакшского залива в районе Сонострова // Исследования фауны морей. 1988. Т. 40(48). С. 1–135.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., Аверинцев В.Г., Мениуткина Т.В., Новиков О.К., Шереметевский А.М. Экосистемы Новосибирского мелководья и некоторые закономерности их распределения и функционирования // Исследования фауны морей. 1990. Т. 37(45). С. 4–79.
- Голиков А.Н., Гагаев С.Ю., Гальцова В.В., Голиков А.А., Дантон К., Мениуткина Т.В., Новиков О.К., Петряшев В.В., Потин В.В., Сиренко Б.И., Шонберг С., Владимиров М.В. Экосистемы, флора и фауна Чаунской губы Восточно-Сибирского моря // Исследования фауны морей. 1988. Т. 47(55). С. 4–111.
- Голиков А.Н., Сиренко Б.И., Голиков А.А., Петряшев В.В., Гагаев С.Ю. Распределение донных биоценозов мелководий Чукотского моря по материалам водолазных исследований // Исследования фауны морей. 2009. Т. 64(72). С. 56–62.

- Гурьянова Е.Ф. К вопросу о составе и распределении бентоса Чешской губы // Труды Института по изучению Севера. 1929. Вып. 43. С. 58–110.
- Гурьянова Е.Ф. Краткие результаты гидробиологических исследований Мезенского залива летом 1952 года // Материалы по комплексному изучению Белого моря. 1957. Вып. 1. С. 252–281.
- Гурьянова Е.Ф., Закс И.Г., Ушаков П.В. Литораль Кольского залива. Ч. 2. Сравнительное описание литорали Кольского залива на всем его протяжении // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 1929. Т. 59, вып. 2. С. 47–152.
- Денисенко С.Г. Биоразнообразие и биоресурсы макрозообентоса Баренцева моря. Структура и многолетние изменения. СПб.: Наука, 2013. 285 с.
- Денисенко С.Г., Сиренко Б.И., Гагаев С.Ю., Петряшев В.В. Состав и распределение донных сообществ Восточно-Сибирского моря на глубинах более 10 м // Исследования фауны морей. 2010. Т. 66(74). С. 130–143.
- Петряшев В.В., Голиков А.А., Шмид М., Рахор А. Макробентос шельфа моря Лаптевых и сопредельных акваторий // Исследования фауны морей. 2004. Т. 54(62). С. 9–27.
- Сиренко Б.И., Денисенко С.Г., Дойбель Х., Рахор А. Глубоководные сообщества моря Лаптевых и прилежащих частей Арктического бассейна // Исследования фауны морей. 2004. Т. 54(62). С. 28–73.
- Сиренко Б.И., Денисенко С.Г., Гагаев С.Ю., Петряшев В.В. Донные сообщества шельфа Чукотского моря глубже 10 м // Исследования фауны морей. 2009а. Т. 64(72). С. 32–55.
- Сиренко Б.И., Денисенко С.Г., Гагаев С.Ю. Донные сообщества восточной части Восточно-Сибирского моря и пролива Лонга // Исследования фауны морей. 2009б. Т. 64(72). С. 231–237.
- Ушаков П.В. Чукотское море и его донная фауна // Крайний северо-восток Союза ССР. Т. 2. Фауна и флора Чукотского моря. 1952. С. 5–82.
- Averintzev V.G. Communities of the Franz Josef Land shallows // Environment and ecosystems of the Franz Josef Land (Archipelago and Shelf). Apatity, 1993. P. 142–171.
- Denisenko S.G., Cochrane S., Carroll M.L., Emblow Ch., Dahle S. Zoobenthos distribution and vertical organic flux of organic carbon in the Barents Sea: preliminary results of 2003 expedition on R/V «Ivan Petrov» // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2006. Vol. 310. P. 35–45.
- Denisenko S.G., Grebmeier J.M., Cooper L.W. Assessing bioresources and standing stock of zoobenthos (key species, high taxa, trophic groups) in the Chukchi Sea // Oceanography. 2015. Vol. 28, No. 3. P. 126–137.

К ВОПРОСУ О ТИПОВЫХ ЭКЗЕМПЛЯРАХ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ЭДУАРДА ЭЙХВАЛЬДА

И.В. Доронин¹, Н.Б. Ананьева¹, А.В. Барабанов¹,
К.Д. Мильго¹, И.З. Хайрутдинов²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань

Имя Эдуарда Ивановича (Карла Эдуарда) Эйхвальда (нем. Carl Eduard von Eichwald, 1795–1876) широко известно в зоологии и палеонтологии. Блестящий естествоиспытатель первой половины XIX в., он оставил значительный вклад в этих науке. Достаточно подробно его биография освещена в работе Б.Е. Райкова (1951). При этом научное наследие ученого остается во многом неизученным. До сих пор отсутствует полная библиография публикаций Эйхвальда и остается неопределенной судьба его зоологических коллекций

Палеонтологические сборы ученого (в особенности монографические коллекции), хранящиеся в Палеонтолого-стратиграфическом музее Санкт-Петербургского государственного университета и Горном музее Санкт-Петербургского государственного горного института, в наше время востребованы и активно изучаются специалистами (Столбова и др., 2009; Гатаулина, Аркадьев, 2010; Аркадьев, Гатаулина, 2014 и др.).

Нами предпринята попытка ревизии его герпетологических коллекций. Было установлено, что сборы амфибий и рептилий Эдуарда Ивановича достоверно известны в собраниях трёх учреждений: Зоологического музея им. Э.А. Эверсманна Казанского (Приволжского) федерального университета (ЗМКФУ), Зоологического института РАН (ЗИН РАН) и кафедры биологии им. Е.Н. Павловского Военно-медицинской академии им. С.М. Кирова. В предшествующих исследованиях эти экземпляры фигурировали в публикациях А.М. Никольского (1915, 1916) (ЗИН РАН) и В.И. Гаранина (2005) (ЗМКФУ). Кроме того, замечания о номенклатуре амфибий, описанных Э.И. Эйхвальдом, были приведены в публикациях А. Дюбуа, А. Олер (Dubois, Ohler, 1994) и С.Л. Кузьмина (2012).

Наиболее известными и цитируемыми публикациями Эйхвальда являются его работы, опубликованные в 1831 и 1841 гг. – «Zoologia Specialis» и «Fauna Caspio-Caucasica». Однако чрезвычайно важный отчет (по содержанию – полевые дневники с комментариями) об экспедициях 1825–1826 гг. по Черноморско-Каспийскому региону (Eichwald, 1834, 1837), результаты которых поставили его имя в один ряд с выдающимися натуралистами XIX в., оставался неизвестен герпетологам. Его ана-

лиз и изучение коллекционного материала позволяют сделать ряд выводов. В данной публикации мы остановимся лишь на некоторых из них.

Считается, что типовой территорией *Bufo colchicus* Eichwald, 1831 (младший синоним *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814)) является «западный Кавказ (in Colchide – в Колхиде), а типовые экземпляры не установлены» (Кузьмин, 2012: 134). Однако в разделе отчета «Reise nach Imeretian und Mingrelien» Эйхвальд указывает, что в районе «*Suram*» был пойман один экземпляр (голотип) этого вида, дается описание его внешней морфологии (Eichwald, 1837: 269–270).

Нерешенным остается вопрос и о типовом местонахождении *Lacerta strigata* Eichwald, 1831. В первоописании было указано «*Hab. in orientali littore caspii maris, prope Krasnowodsk*» (Eichwald, 1831: 189). Всеми последующими исследователями факт обнаружения полосатой ящерицы в районе Краснодарска (в настоящее время – г. Туркменбаши, Туркмения) ставился под сомнение, либо признавался ошибочным. В публикации известного специалиста по систематике рода *Lacerta* Г.Ф. Сухова (1948) в качестве типовой территории указан г. Кисловодск (Ставропольский край, Россия) (с. 104). Делая примечание к этому обозначению, он отметил: «Указание у Эйхвальда (1831) на Краснодарск ошибочно, так как в Краснодарске ящерицы рода *Lacerta* не встречаются» (с. 104). Такой выбор типовой территории, вероятнее всего, был связан с тем, что в 1841 г. Эйхвальд указал при описании вида «*etiam ad aquas carbonicas Kislawodskienses Caucasi*» (р. 87), что в свою очередь, вероятно, связано с описанием *Lacerta quinquevittata* Menetries, 1832 с территории Кавказа. Однако в отчете об экспедиции Эйхвальд привел *L. strigata* в списке герпетофауны Краснодарска (Eichwald, 1834: 279). Это может косвенно свидетельствовать о последующем вымирании популяции этого вида на указанной территории.

В коллекции ЗМКФУ (№ ДК 21/2) хранятся два экземпляра ящериц, записанных в каталог музея как «*Lacerta viridis*», пойманных 8–12 июля по старому стилю, 20–24 июля по новому стилю 1825 г. (определено по датировкам маршрутов в отчете) Эйхвальдом в районе Тарки (Дагестан, Россия). В отчете Эдуард Иванович также указывает для Тарки «*Lacerta viridis*» (Eichwald, 1834: 97), которые переопределены нами как *L. strigata*. Таким образом, автор описания полосатой ящерицы ошибочно идентифицировал этот вид в своих сборах с территории Кавказа, а известные два экземпляра не могут рассматриваться как синтипы.

Как следует из всех публикаций Эйхвальда, *Psammosaurus caspius* Eichwald, 1831 [сейчас *Varanus griseus caspius* (Eichwald, 1831)] был описан по одному экземпляру, добытому на «*peninsula Dardsha*» (Eich-

wald, 1831: 190). Г. Де Лисл (De Lisle, 2009) указал в качестве голотипа экземпляр *V. g. caspius* из коллекции ЗМКФУ (без номера). Действительно, в коллекции музея хранится скелет ящерицы, относящейся к этому таксону, однако его размеры не совпадают с указанными в работе Эйхвальда (Eichwald, 1838), а сохранность явно не соответствует времени сбора голотипа. Таким образом, место хранения типового экземпляра *Psammosaurus caspius* остается неизвестным.

Учитывая общенаучную ценность опубликованного отчета Эйхвальда о поездке 1825–1826 гг. (помимо зоологии, он включает оригинальную информацию по географии, почвоведению, ботаники, этнографии и истории региона) и его библиографическую редкость целесообразно переиздать его (либо сделать перевод) с комментариями специалистов

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ (№ 15-04-01730).

Литература

- Аркадьев В.В., Гатаулина Г.М. Палеонтологическая коллекция Э.И. Эйхвальда в палеонтолого-стратиграфическом музее Санкт-Петербургского государственного университета // Палеонтология в музейной практике. Сборник научных работ (ред. С.В. Наугольных). М.: Медиа-Гранд. 2014. С. 15–17.
- Гаранин В.И. Э.И. Эйхвальд – первый казанский зоолог-путешественник // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Сб. науч. тр. Тольятти, 2005. Вып. 8. С. 14–18.
- Гатаулина Г.М., Аркадьев В.В. История палеонтологической коллекции Эдуарда Ивановича Эйхвальда к монографии «Палеонтология России» // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 7. Геология. География. 2010. Вып. 3. С. 48–58.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. Издание второе, переработанное М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 370 с.
- Никольский А.М. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 1. Chelonia и Sauria. Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Императорской Академии наук. Петроград: Типография Императорской Академии наук, 1915. 532 с.
- Никольский А.М. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 2. Ophidia. Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Императорской Академии наук. Петроград: Типография Императорской Академии наук, 1916. 350 с.
- Райков Б.Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. Материалы к истории эволюционной идеи в России. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 2. 588 с.
- Столбова В.П., Беляева Е.А., Кудинова О.В. История поступления монографических палеонтологических коллекций XIX века в Горный музей // Науч-

ная конференция, посвященная памяти члена-корреспондента Петербургской академии наук, основателя кафедры геологии, геологического музея и геологического кабинета, профессора Санкт-Петербургского университета А.А. Иностранцева: Материалы конференции, 19–21 ноября 2009 г. / Под ред. В.В. Аркадьева. СПб.: С.-Петербург. ун-т, 2009. С. 107–114.

- Сухов Г.Ф.* Обзор ящериц подрода *Lacerta* (Sauria), встречающихся в СССР // Труды Зоологического института АН СССР. 1948. Т. 7. Вып. 3. С. 101–117.
- De Lisle H.* Catalog of the Genus *Varanus* (Reptilia: Squamata: Varanidae) with new designations of a neotype and a lectotype // ZooNova. 2009. Vol. 1, № 2. P. 8–32.
- Dubois A., Ohler A.* Frogs of the subgenus *Pelophylax* (Amphibia, Anura, genus *Rana*): a catalogue of available and valid scientific names, with comments on the name-bearing types, complete synonymies, proposed common names, and maps showing all type localities // Zoologica Poloniae. 1994. Vol. 39, Fasc. 3–4. P. 139–204.
- Eichwald E.* Fauna Caspio-Caucasica nonnullis observationibus novis illustravit // Nouveaux mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou. 1841. T. VII. S. 1–292.
- Eichwald E.* Reise auf dem Caspischen Meere und in den Kaukasus. Unternommen in den Jahren 1825–1826. Erster band. Stuttgart: Verlag der J.G. Gotta'schen Buchhandlung, 1834. 472 s.
- Eichwald E.* Reise auf dem Caspischen Meere und in den Kaukasus. Unternommen in den Jahren 1825–1826. Zweite band. Stuttgart: Verlag der J.G. Gotta'schen Buchhandlung, 1837. 894 s.
- Eichwald E.* Sceleton *Psammosauri caspii*. Descripsit // Bulletin de la Societe imperiale des naturalistes de Moscou. 1838. T. XI. S. 479–503.

ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ СИСТЕМЫ «КЛЕЩ–ВОЗБУДИТЕЛЬ ТРАНСМИССИВНЫХ ИНФЕКЦИЙ» В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ И ГЛОБАЛЬНОГО ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА

Е.В. Дубинина

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Техногенная эра планеты Земля, продолжающаяся в течение последних трех столетий, активно влияет на биоту, постепенно меняя состав и свойства выживающих в новых условиях популяций животных (Алексеев, 2004). Развитие явления Эль-Ниньо, ставшего «необычным» ещё в середине 70-х годов прошлого столетия, есть возможный знак появления глобального изменения климата, всё более интенсивного [www. WMO]. Одно из основных задач исследователей-паразитологов состоит в прогнозировании распространения инфекций, в частности клещевых, в условиях техногенного загрязнения среды и потепления климата.

В год 2017, объявленный в нашей стране «Годом экологии», уместно подвести итог тому, что дали наши исследования для понимания функционирования иксодовых клещей как переносчиков болезней человека и возможных способов избегания их воздействий. Работы «Группы по изучению функционирования паразитарных систем в условиях антропогенного пресса» и продолжившиеся затем исследования смешанных клещевых инфекций в плане прогноза их распространения под влиянием потепления и наблюдаемых сдвигов ареалов переносчиков рода *Ixodes* (под руководством ныне покойного профессора Андрея Николаевича Алексева), вскрыли некоторые новые аспекты поведения иксодид-переносчиков.

Организм клеща как любого другого переносчика трансмиссивных инфекций является составной частью сложной системы, действующей под влиянием присутствия патогена/патогенов и продуктов их жизнедеятельности, системы, обладающей эмерджентными свойствами взаимодействия с окружающей (абиотической) средой и их позвоночными хозяевами. Анализ показал, что стабильность системы обеспечивает именно переносчик. В частности, например, эти свойства в системе «клещ–возбудитель КЭ» очень велики и коренным образом отличают её от незараженной особи. Именно поэтому так трудна борьба с инфекцией КЭ, а достигнутый успех подчас является временным в силу сохранения в этой системе хозяев зверьков-прокормителей и перелетных птиц, несущих возбудителей.

Предвидение академика Е.Н. Павловского (создателя учения о природной очаговости трансмиссивных инфекций) – «паразиты как хозяева своих собственных паразитов увеличивают распространение в природе паразитизма как явления», постоянно подтверждается (Павловский, 1934).

Клещевые инфекции, передаваемые при присасывании клещей рода *Ixodes*, выходят на первый план по их значимости для здоровья людей и напрямую связаны с состоянием переносчиков и среды их обитания. В настоящее время они стали обязательным компонентом заболевания горожан. Колебания в распространении кровососущих переносчиков и возбудителей болезней определяют следующие факторы:

- 1) климат, температура и влажность среды, доминирующие растительные сообщества, зависящие как от смены климатических условий, так и от антропогенного воздействия;

- 2) устранение условий, лимитирующих развитие переносчиков болезней на данной территории;

3) изменение ареалов и видового состава (или доминирования) основных прокормителей кровососов – переносчиков болезней;

4) интродукция животных вместе с переносчиками и возбудителями на прежде свободные от них территории;

5) удлинение периода активности переносчиков (прежде всего кровососущих комаров и иксодовых клещей, в течение сезона), проникновение и укоренение их популяций в городах;

6) занос перелетными птицами новых (или ранее не определявшихся) возбудителей болезней на территории, ставшими благоприятными для осуществления жизненных циклов переносчиков-вселенцев;

7) расширение контактов населения с природой и завоз патогенных микроорганизмов в результате миграций людей-паразитоносителей в регионы, не свободные от переносчиков (Алексеев, Дубинина, 2013).

Анализируя многолетние климатические данные, получаемые со спутников (наблюдения с 2000 г.), профессора Оксфордского университета Роджерс и Рандолф прогнозируют к 2020 г. значительное продвижение очагов клещевых инфекций в северо-восточном направлении (Randolph, Rogers, 2006). Сопоставление накопленных экологами данные об ареалах и численности кровососущих членистоногих служат основой прогнозирования тенденций изменения или расширения территорий их распространения, степени опасности передаваемых ими возбудителей. Глобальное потепление климата играет в проблеме клещевых инфекций всё большую роль: смещение ареалов птиц и возбудителей в них в северо-восточном направлении способствует выживанию и размножению в северных районах не только самих переносчиков, но и завершать цикл развития клещевым возбудителям в них. Удлинение весенне-осеннего сезона активности клещей увеличивает время их нападения на людей; завершение развития нимф *Ixodes* в текущем сезоне без сомнения, сказывается на наблюдаемом росте численности иксодид.

Смещение ареала *Ixodes persulcatus* Schulze в северо-восточном направлении неизменно приведет к колебаниям не только уровня зараженности клещей (например, боррелиями), но и к генотипическому его разнообразию в популяциях клещей на разных территориях (Alekseev et al., 2009), что, в свою очередь, обуславливает гетерогенность популяций самих переносчиков (Movila et al., 2014). Молекулярно-генетические исследования двух видов – *Ixodes ricinus* (L.) и *I. persulcatus* – подтвердило правило множественного заражения переносчиков вне- и внутриклеточными возбудителями, характерными для многокомпонентной паразитарной системы. Проведенные исследования в нескольких точках России, Беларуси и Молдовы на присутствие трансмиссивных клеще-

вых патогенов (*Borrelia* sp., *Rickettsia* sp., *Anaplasma* sp., *Babesia* sp.) показали доминирование видов *Borrelia* sp. во всех очагах. Были обнаружены также два вида – *Borrelia lusitaniae* и *Borrelia valaisiana*, встречающиеся у *I. ricinus* практически только в смешанных инфекциях: либо с *B. garinii*, либо с *B. afzelii*. Кроме того, *Borrelia burgdorferi* s. s. находят в клещах на северо-западе России совместно с другими клещевыми патогенами (Дубинина, 2017). Значимость экологических индексов показала больший процент моно- и микст-инфицированность *I. persulcatus* по сравнению с *I. ricinus*; однако, в отличие от *I. ricinus*, меньшее видовое разнообразие микроорганизмов в *I. persulcatus* представлено патогенами, имеющими важное медико-ветеринарное значение.

Наблюдают наступление более теплолюбивого *I. ricinus* с преобладанием в нем видов боррелий, либо расширение симпатричных территорий, а также оттеснение *I. persulcatus* (переносчика серьезных клещевых инфекций) на северо-восток в сравнительно редко населённые районы России. Продвижение в том же направлении лесного клеща *I. ricinus* – носителя менее опасных патогенов (прежде всего штаммов КЭ) – имеет некоторое положительное значение для ситуации по клещевым инфекциям среди населения.

Перелетные птицы играют огромную роль в разное возбудителей инфекций по земному шару, большую, чем миграция людей. В течение многолетних исследований миграций птиц на Куршской косе чаще наблюдают транспортировку возбудителей в клещах с юга на север. Генетический анализ клещей, снятых с птиц во время осеннего пролета, показал, что мигранты, возвращающиеся из Швеции и Дании, несут возбудителей «скандинавского» происхождения. Наблюдают увеличение численности клещей, зараженных боррелиями (весна 3%/осень 18,8%), возбудитель боррелиоза – единственный вид *B. garinii*, характерный для более теплого климата городов (Movila et al., 2014).

Имеется множество подтверждений продвижения очагов КЭ в высокие широты: вирус обнаружен в клещах *I. ricinus* на о. Борнхольм (Дания) (Alekseev et al., 2009), открыт вирус среднесибирского типа на архипелаге Коккола (в 300 км к югу от северного Полярного круга, Финляндия) в *I. persulcatus*, принесенных птицами-мигрантами (Jääskeläinen et al., 2010). Эпидемиологи Архангельской области (Россия) сопоставили динамику изменений климата (по данным со спутников) с ростом активности иксодид и увеличением числа лиц, страдающих от нападения клещей: 60 человек на 100 000 населения в 1990 г. и 460 – в 2008 г.

Именно смягчение климата способствовало проникновению видов южных кровососущих клещей на север: в 2008 г. на перелетных дроздах

Куршской косы впервые обнаружены *Hyalomma marginatum marginatum* Koch и *Ixodes frontalis* Panzer (Дубинина, Шаповал, 2017). Средиземно-морской вид *H. m. marginatum* (единственный вид этого рода в Европе) встречается на территории современной России в ряде южных регионах бывшего СССР, в 5% случаев присасывается к людям. Все фазы развития вида *I. frontalis* питаются и разносятся исключительно птицами; в России его находили в Предкавказье и Ставропольском крае. Однако эти виды были обнаружены также в 2005 г. на птицах-мигрантах в Скандинавии. Наблюдаемое глобальное потепление не позволяет исключить возможность акклиматизации обоих видов и возможное превращение случайного заноса этих переносчиков в состоявшуюся натурализацию. Вероятность такого сценария, однако, мала: данные кольцевания черных дроздов указывают, что в большинстве случаев они летят с юго-запада Европы.

Продолжающиеся наблюдения накопления тяжелых металлов (Cd, Pb, Cu, Zn) в организме клещей *I. ricinus* и *I. persulcatus*, прежде всего Cd, высокое содержание которого проявляется в «аномалиях» экзоскелета клещей, является маркером антропогенного загрязнения территории и степени эпидемиологического состояния. В Иркутской области впервые выявлена достоверная положительная корреляция доли клещей, зараженных КЭ, и численностью особей формы аномалии P9, с повышенным объемом Zn в клещах. Содержание ионов Cu и Zn в популяциях *I. persulcatus* Сибири повышало содержание этих ионов в клещах северо-запада России (превышало также в 2 раза их фоновое содержание в земной коре) (Морозов и др., 2015). Механизм проявления Zn (участвующего в метаболизме нуклеиновых кислот и клеточном делении) иной, чем Cd (замещающего Ca в клещах), однако, несомненно, эти ионы оказывают влияние на состав возбудителей клещевых инфекций в исследованном паразитоценозе переносчика, а, следовательно – на эпидемиологическую составляющую природных очагов Сибири и требуют детального дальнейшего исследования.

Одну из работ А.Н. Алексеев заключил так: «Ни комарам, ни мошкам, ни москитам, ни тем более клещам не грозит попадание в «Красную книгу» ни при каких обстоятельствах. Следовательно, исследования, посвященные кровососущим членистоногим – переносчикам возбудителей болезней человека и животных, продолжают оставаться чрезвычайно актуальными. Это – единственный путь к ограничению вредного (с точки зрения *Homo sapiens*) их воздействия».

Работа выполнена в рамках гостемы № АААА-А17042410167-2.

Литература

- Алексеев А.Н.* Возможные последствия вероятного глобального потепления климата для распространения кровососущих эктопаразитов и передаваемых ими патогенов // Изменение климата и здоровье населения России в XXI веке. Сб. матер. междунард. семинара. 5–6 апреля 2004 г., Москва. М.: Товарищество «АдамантЪ», 2004: 67–79.
- Алексеев А.Н., Дубинина Е.В.* Особенности фауны клещевых патогенов иксодовых клещей в парках мегаполисов и факторы их определяющие // Научно-практическая конференция с международным участием: «Современные проблемы инфекционной патологии человека» Минск, Беларусь, 31 октября–1 ноября 2013 г. Сб. науч. трудов. 2013. 6: 8–12.
- Дубинина Е.В.* Глобальное потепление климата, изменение ареалов переносчиков, появление видов-вселенцев и переносимых ими возбудителей болезней // Пест-Менеджмент. 2017. 1(191): 14–24.
- Дубинина Е.В., Шаповал А.П.* Паразитологические проблемы миграций птиц: изменение ареалов переносчиков и возбудителей клещевых инфекций // Scientia. Биология. 2017. 6(6): 6–10.
- Морозов И.М., Алексеев А.Н., Дубинина Е.В., Никитин А.Я., Мельникова О.В., Андаев Е.И.* Полиморфизм фенотипической структуры популяции таежного клеща и его эпидемиологическое значение // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2015. 3: 42–45.
- Павловский Е.П.* Организм как среда обитания // Природа. 1934. 1: 80–91.
- Alekseev A.N., Dubinina H.V., Efremova G.A., Golovleva I.V., Lundkvist A., Mishayeva N.P.* Some peculiarities of up-to-date pathogen ecology in the system «tick vector–its microflora» // Contemporary problems of human infection pathology. The collection of scientific articles. 2009. 2. Minsk: «FUAIinform», 27–31.
- Jääskeläinen A.E., Sironen T., Murueva G.B., Subbotina N., Alekseev A.N., Castrén J., Alitalo I., Vaheri A., Vapalahti O.* Tick-borne encephalitis virus in ticks in Finland, Russian Karelia, and Buryatia // Journal of General Virology. 2010. 91: 2706–2712.
- Movila A., Dubinina H.V., Sitnicova N., Bespyatova L., Efremova G., Toderas I., Alekseev A.N.* Comparison of tick-borne microorganism communities in Ixodes spp. Of the Ixodes ricinus species complex at the various distinct geographical regions // Experimental and Applied Acarology. 2014. 63(1): 65–76.
- Randolph S.E., Rogers D.J.* Tick-borne disease systems: mapping geographic and phylogenetic space // Advances in Parasitology. 2006. 62: 263–291.

**КНИГИ МАРИИ СИБИЛЛЫ МЕРИАН (1647–1717)
В БИБЛИОТЕКЕ ЗИН РАН И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ
ДЛЯ ИДЕНТИФИКАЦИИ ЗООЛОГИЧЕСКИХ ЭКСПОНАТОВ
КУНСТКАМЕРЫ В ПЕРВОЙ ПОЛОВИНЕ XVIII ВЕКА**

Ю.А. Дунаева

Отдел БАН при Зоологическом институте РАН, Санкт-Петербург

Книги выдающейся западноевропейской художницы и натуралистки Марии Сибиллы Мериан [Maria Sibylla Merian (1642–1717)] давно признаны частью мирового культурного наследия. Они служат украшением коллекций редких книг лучших библиотек планеты, таких как Библиотека Конгресса, Британская библиотека, Национальная библиотека Франции и Королевская национальная библиотека Нидерландов. На фоне этих гигантов научная библиотека Зоологического института РАН (отдел БАН при ЗИН РАН) выглядит маленьким узкоспециализированным книжным собранием, но, тем не менее, в ее фондах хранится одна из лучших в мире коллекций книг знаменитой художницы. Особую ценность представляют экземпляры изданий, вышедших при жизни Марии Сибиллы Мериан. В библиотеке Зоологического института РАН таких экземпляров шесть.

Первое издание первой части «Книги о гусеницах»¹ вышло в 1679 г. в Нюрнберге на немецком языке. Это – первая книга Марии Сибиллы Мериан с гравюрами, изображающими растения и насекомых «во взаимодействии» (Лукина, 1980). Создание композиций, показывающих стадии развития бабочек и других насекомых в сочетании с их кормовыми растениями, стало впоследствии основным направлением творчества художницы и принесло ей известность. Первое издание второй части «Книги о гусеницах»² вышло во Франкфурте на Майне в 1683 г. также на немецком языке. В библиотеке ЗИН РАН хранится один экземпляр первого издания первой части «Книги о гусеницах» и один экземпляр первого издания второй части. Оба экземпляра – с раскрашенными вручную гравюрами; в обоих случаях текст книги и иллюстрации находятся в отдельных переплетах. Особую ценность представляет экземпляр первой части, так как гравюры в нем выполнены методом так называемой *зеркальной печати*. В этом случае оттиск производят не непосредственно с металлической гравированной пластины, а с только что напечатанного с пластины влажного листа. Изображения получаются зеркально перевернутыми и с более тонкими линиями (Юрьев, 1963; Лукина, 1980). Считается, что гравюры, полученные

методом зеркальной печати, Мария Сибилла Мериан раскрашивала сама (Юрьев, 1963; Лукина, 1980), поэтому такие экземпляры особенно ценятся.

Есть еще одна особенность у экземпляров этих изданий, которая делает их уникальными. При переплетении подборок иллюстраций были перепутаны гравированные фронтисписы: подборка иллюстраций первой части сопровождается фронтисписом ко второй части «Книги о гусеницах», а подборка иллюстраций второй части сопровождается фронтисписом к первой³. Из-за этого ранее ошибочно сообщали, что в экземплярах библиотеки ЗИН РАН методом зеркальной печати выполнены иллюстрации второй части «Книги о гусеницах», а не первой (Юрьев, 1963; Лукина, 1980).

В начале XVIII века, уже в последние годы своей жизни, Мария Сибилла Мериан подготовила переиздания первых двух частей «Книги о гусеницах» на голландском языке. Они вышли в 1713 и в 1714 гг.⁴ (Лукина, 1980). В библиотеке ЗИН РАН хранится по одному экземпляру этих изданий. Они переплетены вместе. В том же старинном переплете темно-коричневой кожи находится и третья часть «Книги о гусеницах», которую художница составила, но опубликовать не успела. Книга была издана младшей дочерью Марии Сибиллы Мериан в 1717 г.⁵ Иллюстрации во всех трех голландских частях выполнены методом прямой печати и раскрашены от руки. На форзац книги помещен гравированный гербовый экслибрис известного российского государственного деятеля петровского времени Якова Вилимовича Брюса [James Daniel Bruce (1670–1735)] (Савельева, 1989).

В 1699 г. Мария Сибилла вместе со своей младшей дочерью отправилась из Амстердама, где на тот момент проживала, в Южную Америку, в голландскую колонию Суринам, и провела там почти два года (Лукина, 1980). Вернувшись в Амстердам, она написала, проиллюстрировала и опубликовала на свои средства великолепное издание – «Метаморфозы суринамских насекомых». Книга вышла в 1705 г. сразу в двух вариантах – на голландском⁶ и латинском⁷ языках.

В библиотеке ЗИН РАН есть оба варианта этого издания. Книга на латинском языке – с черно-белыми (не раскрашенными) гравюрами, выполненными методом прямой печати. На титульном листе этого экземпляра есть владельческий автограф лейб-медика Петра I Роберта Арескина (Robert Erskine (1674–1718)) (Хотеев, 1989). Книга на голландском языке – с раскрашенными гравюрами. Большая часть гравюр выполнена методом прямой печати, но таблица № 12 выполнена методом зеркальной печати и вплетена в том в перевернутом виде. В книге

отсутствует таблица иллюстраций № 60, вместо нее в конце тома вплетена таблица № 9; таблица иллюстраций № 1 по формату превышает размер книги, из-за чего ее край загнут. Таким образом, экземпляр данного издания библиотеки ЗИН РАН имеет несколько характерных черт, делающих его легко узнаваемым.

Все описанные выше экземпляры книг Марии Сибиллы Мериан оказались в фонде библиотеки ЗИН РАН благодаря тому, что в 1831 г. Конференция Императорской академии наук приняла решение отделить книги зоологического и зоотомического содержания от основного фонда Академической библиотеки, чтобы работавшим в Академии зоологам было удобней ими пользоваться⁸. На основе этого выделенного фонда была сформирована библиотека Императорского зоологического музея, ставшая впоследствии отделом БАН при ЗИН (Гроздилова, 1992; Гроздилова, Дунаева, 2008).

В Академическую библиотеку все описанные выше экземпляры книг Марии Сибиллы Мериан поступили в первой половине XVIII века. Экземпляр из собрания Роберта Арескина мог поступить в составе его библиотеки, купленной по распоряжению Петра I для Академии в 1718 году. Библиотека Я. В. Брюса передавалась в Академическую библиотеку в 1736–1737 гг. (История ..., 1964). Цветной экземпляр книги «Метаморфозы суринамских насекомых», вероятно, был доставлен вместе с приобретенной для Кунсткамеры коллекцией натуралий Альберта Себы в 1716 г. (Дриссен ван хет Реве, 2015). Экземпляры первых двух частей «Книги о гусеницах» 1679 и 1683 гг., имеют на своих фронтисписах штампы Академической библиотеки в виде маленького двуглавого орла, которые проставляли на книгах до 1747 г.⁹. Таким образом, экземпляры прижизненных изданий книг Марии Сибиллы Мериан были доступны работавшим в Императорской академии наук в первой половине XVIII века ученым и могли использоваться ими для работы.

О том, что книги Марии Сибиллы Мериан представляли для ученых Императорской академии наук не только эстетическую, но и научную ценность, свидетельствуют страницы первого печатного каталога Кунсткамеры (Musei ..., 1742). Первая часть первого тома каталога содержит более 7000 словесных, без каких-либо иллюстраций, описаний экспонатов животного происхождения. Во многих описаниях, помимо краткой информации об образце, даются ссылки на источники информации о животном – книги или рукописи. Среди ссылок есть четкие указания на книги Марии Сибиллы Мериан. Ссылки на «Книгу о гусеницах» выглядят как «Mad. Merian Raupen-Verwandlung» с указанием номера части книги – I, II или III и номера иллюстративной

таблицы. Ссылки на книгу «Метаморфозы суринамских насекомых» даются как «Mad. Merian Metamorph. Insect. Surinam.», «Mad. Merian Insect. Surinam.» и в других сходных вариантах, всегда с указанием номера иллюстративной таблицы. Всего в тексте первого тома каталога Кунсткамеры (Musei ... 1742) содержится 64 ссылки на разные части «Книги о гусеницах» и 35 ссылок на книгу «Метаморфозы суринамских насекомых».

В первой половине XVIII века, когда не существовало зоологических определителей и правила зоологической номенклатуры еще не были установлены, аккуратные, с прорисовкой мельчайших деталей насекомых, иллюстрации Марии Сибиллы Мериан помогали составителям каталога Кунсткамеры проводить идентификацию и уточнять описания экспонатов.

Сноски

¹Der Raupen wunderbare Verwandlung und sonderbare Blumen-nahrung worinnen durch eine gantz-neue Erfindung der Raupen, Würmer, Sommer-vögelein, Motten, Fliegen, und anderer dergleichen Thierlein, Ursprung, Speisen, und Veränderungen samt ihrer Zeit, Ort, und Eigenschaften den Naturkündigern, Kunstmahlern und Gartenliebhabern zu Dienst fleissig untersucht, kürzlich beschrieben nach dem Leben abgemahlt, ins Kupfer gestochen, und selbst verlegt von Maria Sibylla Gräffinn, Matthäei Merians des Eltern, Seel. Tochter. – Nürnberg: Zu finden bey Johann Andreas Graffen Mahlern; in Frankfurt und Leipzig bey David Funken. Gedruckt bey Andreas Knortzen, 1679. – [8], 102, [8] с., [1], 50 л. ил.

²Der Raupen wunderbare Verwandlung und sonderbare Blumennahrung. Anderer Theil. Worinnen durch eine gantz neue Erfindung der Raupen, Würmer, Maden, Sommervögelein, Motten, Fliegen, Bienen und anderer vergleichen Thierlein, Ursprung, Speisen, und Veränderungen samt ihrer Zeit, Ort, und Eigenschaften den Naturkündigern, Kunstmahlern und Gartenliebhabern zu Dienst selbst fleissig untersucht, kürzlich beschrieben nach dem Leben abgemahlt, und wiederum in fünfzig Kupfer (darauf über 100. Verwandlungen) gestochen, und verlegt von Maria Sibylla Gräffin, Matthäi Merians des Eltern Seel. Tochter. – Frankfurt am Mayn: zu finden in Frankfurt am Mayn bey Johann Andreas Graffen Mahlern, in Leipzig und Nürnberg bey David Funken. Gedruckt durch Joh. Michael Spörlin, 1683. – [8], 100, [4] с., [1], 50 л. ил.

³Ошибочное заглавие на фронтисписе подборки илл. первой части: Der Raupen wunderbare Verwandlung und sonderbare Blumen-nahrung. Andere Theil.

⁴Der rupsen begin, voedzel en wonderbaare verandering. Waar in de oortfpronk, spys en gestaltverwisseling: als ook de tyd, plaats en eigenschappen der rupsen, wormen, kapellen, uiltjes, vliegen, en andere diergelyke bloedeloze beesjes vertoond word; ten dienst van alle liefhebbers der insecten, kruiden, bloemen en gewassen: ook schilders, borduurers &c. Naauwkeurig ouderzocht, na't leven geschildert, in print gebracht, en in 't kort beschreven door Maria Sibilla Merian – t' Amsterdam: Gedrukt voor

den auteur. Woont in de Kerkstraat, tusschen de Leidsche- en nieuwe Spiegelstraat over de Parssery de Swaan, alwaar dezelve gedrukt, als ook afgezet te bekomen zyn. Als mede by Gerard Valk, op den Dam in de wakkere Hond, [1713–1717]. [Eerste deel] – [1713]. – 30 с., 50 л. ил., 1 портр. авт.; Tweede deel. – [1714]. – 30 с., 50 л. ил.

⁵Der Rupsen begin ... Derde en laatste deel ... door Maria Sibilla Merian, Saal. Als mede een appendix behelsende eenige surinaamsche insecten, geobserveert door haar dochter Johanna Helena Herolt, tegenwoordig noch tot Surinaame woonagtig. Alles in print gebracht, en in 't licht gegeven door haar jongste dochter Dorotea Maria Henricie. – t'Amsterdam: Gedrukt voor de uytgeesster. Woont in de Kerkstraat, tusschen deLeydsche en Spiegel straat, in de Roozetak; alwaar deselve onasgezet als ook afgezet te bekomen zyn. Als mede alle de andere werken en nagelaatene Schilderkonst, van bovengemelde haare Moeder Saal, [1717] – 24 с., 50 л. ил.

⁶Metamorphosis insectorum surinamensium. Of te verandering der surinaamsche Insecten. Waar in de Surinaamsche rupsen en wormen met all des zelfs veranderingen na het leven afgebeeld en beschreeven worden, zynde elk geplaatst op die gewassen, bloemen en vruchten, daar sy op gevonden zyn; waar in ook de generatie der kikvorschen, wonderbaare padden, hagedissen, slangen, spinnen en mieren werden vertoond en beschreeven, alles in America na het leven en levensgroote geschildert en beschreeven. Door Maria Sibylla Merian. – Tot Amsterdam, Voor den auteur, woonende in de Kerkstraat, tussen de Leydse en Spiegelstraat, over de Vergulde Arent, alwaar de zelve ook gedrukt en afgezet te bekoomen zyn; Als ook by Gerard Valck, op den Dam in de waakende Hond, [1705]. – [4], 60 с., 60 л. ил.

⁷Metamorphosis insectorum surinamensium. In qua erucæ ac vermes surinamenses, cum omnibus suis transformationibus, ad vivum delineantur & describuntur, singulis eorum in plantas, flores & fructus collocatis, in quibus reperta sunt; tum etiam generatio ranarum, bufonum rariorum, lacertarum, serpentum, araneorum & formicarum exhibetur; omnia in America ad vivum naturali magnitudine picta atque descripta per Mariam Sibyllam Merian. – Amstelodami [Amsterdam]: sumtibus auctoris, habitantis in de Kerkstraat, tussen de Leydse- en Spiegel-Straat, ubi impressa & colorata prostant. Venduntur & apud Gerardum Valk op den Dam, in de Waakende Hond, 1705. – [4], 60 с., 60 л. ил.

⁸Черновики и копии протоколов Конференции АН. 1831 г. Протоколы. СПб. АРАН. Ф. 1. Оп. 1а (1831). Д. 45. ЛЛ. 78 об.–79.

⁹Образцы печатей и штампов Библиотеки АН с указанием их хронологии: СПбФА РАН. Ф. 158. Оп. 2. № 79а. Л. 2.

Литература

Гроздилова Л.П. Библиотека Зоологического института Российской академии наук (к 160-летию со дня образования) // Централизованная сеть петербургских академических библиотек: становление и развитие: Сб. ст. / Отв. ред. В.П. Леонов. СПб.: БАН, 1992. С. 84–93.

Гроздилова Л.П., Дунаева Ю.А. История формирования и сохранность фонда старой книги в отделе БАН при Зоологическом институте РАН // Сохране-

ние культурного наследия библиотек, архивов и музеев: материалы науч. конф. Санкт-Петербург, 14–15 февраля 2008 г. Отв. ред. В.П. Леонов. СПб: БАН, 2008. С. 83–88.

- Дриссен-ван хет Реве Й.* Голландские корни Кунсткамеры Петра Великого: история в письмах (1711–1752). Пер. с нидерл. И.М. Михайловой и Н.В. Возненко / науч. ред. Н.П. Копанева. СПб.: МАЭ РАН, 2015. 360 с.
- История Библиотеки Академии наук СССР. 1714–1964. С. П. Луппов и др. / Отв. ред. М.С. Филиппов. М.-Л.: Наука, 1964. 600 с.
- Лукина Т.А.* Мария Сибилла Мериан 1647–1717. Л.: Наука, 1980. 158 с., 16 л. цв. ил.
- Савельева Е.А.* Библиотека Я.В. Брюса: каталог. Л.: БАН, 1989. 410 с.
- Хотеев П.И.* Книга в России в середине XVIII века: частные книжные собрания / отв. ред. С.П. Луппов. – Л.: Наука, 1989. 144 с.
- Юрьев К.Б.* О некоторых редких книгах в собрании Зоологического института АН СССР // Труды Библиотеки АН СССР и Фундаментальной библиотеки общественных наук АН СССР. 1963. Т. 7. С. 138–151.
- Musei Imperialis Petropolitani. Vol. I. Pars prima qua continentur res naturales ex regno animalī. – [Petropoli]: Typis Academiae scientiarum petropolitanae, 1742. 700 с.

ВОПРОСЫ К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *ZANCLORHYNCHUS* (*ZANCLORHYNCHINAE*: *CONGIPODIDAE*)

М.Ю. Жуков

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Род *Zanclorhynchus* известен только из вод Южного океана. Типовой вид *Zanclorhynchus spinifer* описан Гюнтером в 1880 г. по голотипу от о. Кергелен по результатам знаменитой экспедиции на корвете «Челенджер». В иностранной литературе род до сих пор считается эндемиком Кергеленской зоогеографической подобласти. По всей видимости, мимо внимания зарубежных ихтиологов прошли тезисы Неелова и Андрияшева от 1979 г., где была описана находка шипорылов на вершинах подводных гор хребта Геракл в тихоокеанском секторе Южного океана на расстоянии более 3800 км от считавшейся ранее восточным краем ареала акватории о. Маккуори. Шипорылы принадлежат к немногочисленному семейству конгиоподовых, состоящего из трёх родов – *Congiopodus*, *Alertichthys* и *Zanclorhynchus*. Ранее к семейству относили ещё и монотипический род *Perryena*, но в 2013 г. японские учёные Хохма, Имамура и Каваи убедительно обосновали его выделение в отдельное семейство. *Alertichthys* и *Zanclorhynchus* являются сестринской группой относительно рода *Congiopodus*, что позволило выделить их в отдельные подсемейства *Zanclorhynchinae* и *Congiopodinae* соответственно. Мандрица в

2001 г. предложил поднять ранг этих таксонов до уровня семейств, но эта идея не нашла дальнейшей поддержки. Семейство Congioridae, в свою очередь, является сестринским таксоном относительно Gnathanacanthidae+Pataecidae (Imamura, 2004).

До недавнего времени род *Zanclorhynchus* считался монотипическим, но в 2015 г. в ихтиологической коллекции ЗИН РАН в одной из единиц хранения, помимо рыб с характерными мощными шипами на голове, нашедшими отражение как в латинском, так и в русском названиях рода, найдены рыбы со значительно уменьшенными шипами и колючками первого спинного плавника. Тщательный морфометрический анализ показал, что, помимо хорошо выраженной разницы в длинах посттемпорального шипа, обнаруженные рыбы имеют статистически достоверные отличия от шипорылов из типового местообитания от о. Кергелен ещё и по высоте тела, высоте головы и высотам обоих спинных плавников, отсутствует супратемпоральный шип. Эти различия позволили описать пять рыб, двух самцов и трёх самок как новый вид *Zanclorhynchus chereshevi* Balushkin et Zhukov, 2016. Этот факт ещё раз подчёркивает исключительную научную ценность ихтиологической коллекции ЗИН, таящей в себе не одну тайну, ждущую своего исследователя.

К сожалению, пока типовая серия – единственные известные представители нового вида. Здесь важно сказать, что род до сих пор мало изучен. Несмотря на то, что он является доминирующим по численности родом на архипелаге Кергелен (Duhamel, Hautecoeur, 2009) и вторым по численности в акватории острова Маккуори (Williams 1988), внимание ихтиологов по большей части фокусируется на рыбах, представляющих коммерческий интерес. Таким образом, шипорылы, не являющиеся предметом промышленного лова, незаслуженно обойдены научным вниманием.

Экземпляры рыб, выловленных на хребте Геракл во время рыбохозяйственных экспедиций ТИНРО 1975, 1977 и 1978 гг., хранятся в коллекции ЗИН РАН. Их изучение позволило говорить о возможности разделения вида *Zanclorhynchus spinifer* на два подвида (Жуков, Балушкин, в печати). Голова у подвида с хребта Геракл больше, причём пределы изменчивости данного признака у двух подвидов перекрываются таким образом, что позволяют использовать коэффициент различия, предложенный Майром для выделения подвидов. Увеличенная голова отразилась в отличиях по целому ряду морфометрических признаков, например, длинам верхней и нижней челюстей, продольному диаметру орбиты глаза, антедорсальному расстоянию и т.д. Помимо связанных

с величиной головы отличий, статистически достоверны различия в вооружении. Так, длины шипов на голове меньше, но высоты колючек первого спинного плавника больше у шипорылов с хребта Геракл, что может говорить о развитии разных стратегий защиты от хищников.

Наличие в одном из экземпляров нового подвида зрелой икры со средним диаметром 2.1 мм, пойманном в начале августа, и отнерестившегося экземпляра, имеющего в яичниках лишь мелкие икринки следующей генерации (пойман в конце сентября) позволяет предположить время нереста в конце антарктической зимы–начале весны. Таким образом, шипорылы имеют одну из двух стратегий размножения донных рыб Южного океана (Лисовенко, 1987), характеризующуюся мелкой икрой, быстрым её развитием и выклевом в течение нескольких месяцев после нереста, совпадающим со взрывным ростом фито- и зоопланктона. Обнаружение у шипорыла Черешнева, пойманного в январе на другом краю ареала рода – архипелаге Принс-Эдуард в Индоокеанском секторе Южного океана, в яичниках мелкой икры диаметром в среднем 1.1 мм подтверждает вышеописанную стратегию размножения у рода *Zanclorhynchus*, не зависимую от видовой принадлежности и местообитания.

Описана индивидуальная изменчивость сейсмодатированной системы головы. Обнаруженный у двух экземпляров шипорылов от хребта Геракл разрыв инфраорбитального канала с образованием двух пор pio_{3a} и pio_{36} ранее считался характерным среди свинойрыльных только для *Aler-tichthys* (Мандрица, 2001).

При последующем изучении *Zanclorhynchus spinifer* от архипелагов Крозе и Принс-Эдуард (зоогеографический округ Марион-Крозе Кергеленской подобласти) всё больше накапливаются статистически достоверные различия между ними и уже описанными подвидами, которые, вероятно, дадут возможность описать новый подвид. Такая картина – не редкость среди донных рыб Кергеленской подобласти, когда виды эндемичны для разных зоогеографических районов: округов Марион-Крозе, Кергелен-Хёрд и Маккуорийской провинции.

Работа частично поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 15-04-02081a (гостема № 01201351186).

Литература

- Балушкин А.В., Жуков М.Ю. Политипия рода *Zanclorhynchus* (*Zanclorhynchidae*: *Congiopodidae*): описание нового вида *Z. chereshevi* sp. n. из индоокеанского сектора Антарктики // Вопросы ихтиологии. Т. 56. № 6. 2016. С. 627–634.

- Жуков М.Ю., Балушкин А.В. Описание нового подвида *Zanclorhynchus spinifer heracleus* subsp. nov. (Zanclorhynchinae: Congiopodidae) от хребта Геракл (Антарктическо-Южнотихоокеанское поднятие) // Вопросы ихтиологии (в печати).
- Лисовенко Л.А. Репродуктивная биология антарктических рыб в связи с условиями их обитания // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М: Наука. 1987. С. 337–357.
- Мандрица С.А. Сейсмочувствительная система и классификация скорпеновидных рыб (Scorpaeniformes: Scorpaenoidei) // Пермь: Издательство Пермского университета, 2001. 394 с.
- Неелов А.В., Андрияшев А.П. Ихтиофауна южной части Восточно-Тихоокеанского хребта и её происхождение // Тезисы докладов Тихоокеанского научного конгресса (СССР, Хабаровск, август 1979 г.). Комитет Ф. Секция ФП. Москва, 1979. С. 78–79.
- Duhamel G., Hauteceur M. Biomass, abundance and distribution of fish in the Kerguelen islands EEZ (CCAMLR statistical division 58.5.1) // CCAMLR Science. 2009. Vol. 16. P. 1–32.
- Honma Y., Imamura H., Kawai T. Anatomical description of the genus *Perryena*, and proposal to erect a new family for it based on its phylogenetic relationships with related taxa (Scorpaeniformes) // Ichthyological Research. 2013. Vol. 60 (No. 2). P. 122–141.
- Imamura H. Phylogenetic Relationships and New Classification of the Superfamily Scorpaenoidea (Actinopterygii: Perciformes) // Species Diversity. 2004. Vol. 9. P. 1–36.
- Williams R. The nearshore fishes of Macquarie Island // Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania. 1988. V. 122. P. 233–245.

ПЕТЕРБУРГСКАЯ ШКОЛА ПО ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ ИМЕНИ АКАДЕМИКА А.В. ИВАНОВА

О.В. Зайцева

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Школа эволюционной морфологии имени академика А.В. Иванова была создана на базе лаборатории эволюционной морфологии ЗИН РАН. Она прошла долгий путь своего формирования и развития вместе с лабораторией, которая была создана А.В. Ивановым в 60-е гг. прошлого века. Менялись сотрудники, темы исследований, методические подходы, исследуемые группы животных, осваивались новые методы, однако общее направление исследований лаборатории эволюционной морфологии и, соответственно, школы было всегда нацелено на рассмотрение основных морфологических проблем, тесным образом связанных с выявлением закономерностей и особенностей эволюции в разных группах

беспозвоночных. При этом изучению подвергались разные уровни организации живой материи – анатомический, гистологический, органнй, уровень отдельных функциональных систем, клеточный и субклеточный. Круг объектов исследования лаборатории постепенно расширялся. Помимо низших Bilateria – Xenacoelomorpha, паразитических и свободнoживущих плоских червей, погонофор и асцидий в лаборатории стали проводится комплексные морфологические исследования гастропод, немертин, полихет, мшанок и паразитических книдарий. Усилились и стали более плодотворными научные и педагогические связи не только с кафедрой зоологии беспозвоночных СПбГУ и МГУ, но и с кафедрой цитологии и гистологии СПбГУ, кафедрой гистологии и эмбриологии им. проф. А.Г. Кнорре СПбГПМУ, ИБР РАН, ИМБИ РАН и многих других. Ведутся совместные исследования с финскими, шведскими, французскими и испанскими коллегами.

В настоящее время основное место в исследованиях лаборатории эволюционной морфологии занимает изучение эволюционных и онтогенетических особенностей становления и развития нервной системы, рецепторных органов и опорно-двигательного аппарата животных. Применяется широкий спектр морфологических методов (включая классические гистологические и современные гистохимические и иммуногистохимические), используется световая, флуоресцентная, конфокальная лазерная и электронная микроскопия, широко используется принцип структурно-функционального параллелизма развития многоклеточных животных, сформулированный акад. А.А. Заварзиным. Лаборатория стала практически единственным в России центром по изучению эволюционной нейроморфологии беспозвоночных.

В 2013 г. школа эволюционной морфологии им. акад. А.В. Иванова была официально признана и зарегистрирована в реестре научных и научно-педагогических школ Санкт-Петербурга. В нее, помимо сотрудников лаборатории эволюционной морфологии вошел ряд преподавателей кафедры цитологии и гистологии СПбГУ и кафедры гистологии и эмбриологии им. профессора А.Г. Кнорре СПбГПМУ. Это позволило пополнить школу специалистами-морфологами в области изучения позвоночных животных и человека. Помимо научно-исследовательской деятельности, многие сотрудники школы читают лекции, ведут практические занятия со студентами, осуществляют руководство научными работами студентов бакалавров и магистров, а также аспирантов, принимают на стажировку молодых специалистов из других организаций.

За отчетный период 2016 г. были проведены III Всероссийская конференция с международным участием «Современные проблемы эволю-

ционной морфологии животных» и II Школа для молодых специалистов и студентов «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения акад. А.В. Иванова. В работе конференции и школы приняли участие 273 ученых, включая преподавателей и студентов из ведущих научно-исследовательских институтов и университетов России и зарубежья. Были рассмотрены и обсуждены новейшие достижения в области изучения эволюционной, функциональной морфологии, эволюции онтогенезов, морфогенезов и регенерации, роль эволюционной морфологии в систематике и филогении. На школе были прочитаны лекции ведущих специалистов в области эволюционной морфологии, проведен конкурс на лучший доклад среди молодых специалистов и студентов. По результатам конференции и школы опубликованы сборники материалов (Зайцева, Петров, 2016 а, б).

Основными завершенными научными исследованиями школы эволюционной морфологии за отчетный 2016 г. стали: 1) анализ и обобщение полученных ранее данных по устойчивости, вариабельности и параллелизмам в развитии обонятельной и зрительной сенсорных систем в фило- и онтогенезе гастропод (Зайцева, 2016); 2) иммуногистохимические исследования нервной системы паразита икры осетровых рыб кишечнополостной *Polypodium hydriforme* – единственного вида нового класса кишечнополостных Polypodiozoa, который вместе с Мухозоа составляет сестринскую группу Medusozoa (Raikova, Raikova, 2016); 3) изучение с помощью конфокальной микроскопии прикрепительных органов у монотемной из рода *Dactylogyrus* [благодаря впервые использованной методике отраженной микроскопии были обнаружены новые, ранее не описанные у дактилогирисов склериты и создана трехмерная реконструкция прикрепительных органов (Petrov et al., 2016)]; 4) сравнительное исследование соматической мышечной системы представителей коловраток (Котикова, Райкова, 2016) и 5) сравнительное иммуногистохимическое исследование нервной системы представителей морских мшанок (Серова и др., 2016).

За время своей деятельности школой, на базе лаборатории эволюционной морфологии, был накоплен большой коллекционный материал не только в виде типовых коллекций погонофор (самая большая в мире, представлены 95 видов из всех океанов земного шара из известных 171 вида) и плоских червей, но и в виде коллекций уникальных гистологическим препаратов, сделанных как сотрудниками лаборатории, так и переданных на хранение в лабораторию родственниками выдающихся российских нейроморфологов: акад. А.А. Заварзина, С.И. Плотниковой, Г.А. Невмываки, Ю.П. Лагутенко (всего порядка 12000 единиц хране-

ния, а также около 4500 цифровых фотографий с препаратов). Часть этих коллекций стала основой для создаваемого на сервере ЗИН РАН общедоступного Атласа по нейроморфологии животных (работа под-держана грантом РФФИ № 15-29-02650).

Литература

- Зайцева О.В., Петров А.А.* (ред.). Современные проблемы эволюционной морфологии животных // Материалы Школы для молодых специалистов и студентов с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А.В. Иванова (29 сентября–1 октября 2016 г.). СПб: ЗИН РАН. 2016а. 80 с.
- Зайцева О.В., Петров А.А.* (ред.). Современные проблемы эволюционной морфологии животных // Материалы III Всероссийской конференции с международным участием «Современные проблем эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А.В. Иванова (26–28 сентября 2016 г.). СПб: ЗИН РАН. 2016б. 130 с.
- Зайцева О.В.* Устойчивость, вариабельность и параллелизмы в развитии дистантных сенсорных систем: обонятельная и зрительная системы в фило- и онтогенезе гастропод // Известия РАН. Серия биологическая. 2016. Т. 43, № 3. С. 242–255.
- Котикова Е.А., Райкова О.И., Коргина Е.М.* Соматическая мускулатура коловраток *Asplanchna girodi* Guerne, 1888 и *Trichotria pocillum* (Müller, 1776) (Rotifera, Pseudotrocha, Ploima): сравнительный аспект // Биология внутренних вод. 2016. № 1. С. 53–61.
- Серова К.М., Вишняков А. Э., Зайцева О.В., Островский А.Н.* Распределение серотонина и FMRF-амида в нервной системе зооидов разных типов у морских мшанок на примере *Arctonula arctica* // Доклады академии наук. Серия биологическая. 2016. Т. 471, № 5. С. 609–612.
- Petrov A., Gerasev P., Popyuk M., Dmitrieva E.* Naptoral neuromusculature in two species of *Dactylogyrus* Diesing, 1850 (Monogenea: Dactylogyridae) // Systematic parasitology. 2016. Т. 93, No. 4. P. 337–354.
- Raikova E.V., Raikova O.I.* Nervous system immunohistochemistry of a parasitic cnidarian *Polypodium hydriforme* at its free-living stage // Zoology. 2016. Vol. 119, Iss. 2. P. 143–152.

СОЗДАНИЕ ОБЩЕДОСТУПНОЙ ЭЛЕКТРОННОЙ БАЗЫ ДАННЫХ ПО ЭВОЛЮЦИОННОЙ НЕЙРОМОРФОЛОГИИ: КОЛЛЕКЦИОННОЕ НАСЛЕДИЕ

**О.В. Зайцева¹, Е.Е. Воронежская², А.Н. Шумеев¹, А.А. Петров¹,
В.В. Старунов^{1,3}, М.Б. Дианов¹, Д.К. Обухов³, О.И. Райкова^{1,3},
С.А. Петров¹, К.В. Шунькина¹**

¹*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,*

²*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва,*

³*Санкт-Петербургский государственный университет*

В последнее десятилетие всё более важным становится системный подход к решению задач во всех областях науки. В связи с этим растёт потребность упорядочивания и объединения существующих и вновь получаемых данных по биологии, фармакологии, экологии и медицине. Одним из эффективных решений этой проблемы является создание систематизированных тематических баз данных. Одним из наиболее обширных электронных ресурсов такого рода в настоящее время является немецкая база данных по общей морфологии животных [1]. Она содержит информацию по строению представителей многих групп животных (как позвоночных, так и беспозвоночных) и включает оцифрованные серии гистологических и полутонких срезов, отдельные фотографии, электронограммы, серии изображений, полученных с помощью конфокального микроскопа. К недостаткам этой базы данных можно отнести ее неспецифичность и относительно хаотичный набор объектов. Этот сайт представляет хранилище достаточно разрозненных данных, содержащих информацию о морфологии и строении ряда органов и функциональных систем животных. После регистрации на сайте пользователь может добавлять в базу любое содержание и сам, на свое усмотрение, связывает его с уже имеющимися материалами по тому же виду животного. Таксономическая система базы не отредактирована, и пользователи имеют возможность добавлять таксоны по своему усмотрению. Еще одним существующим крупным проектом является японская база данных «Invertebrate brain platform» [2]. Это база предоставляет информацию о нервной системе (НС) и поведении различных видов беспозвоночных, а также сопутствующий материал. Целью базы является продвижение использования беспозвоночных моделей в сравнительных исследованиях, при обучении, а также в инженерных разработках, опирающихся на биоинженерные решения. Однако эта база в 98

основном представляет материал по членистоногим. Существуют также другие ресурсные атласы, однако часть из них ограничивается информацией только по НС человека или модельных видов млекопитающих [3, 4], или, например, по дрозофиле [5].

К настоящему моменту в России общедоступных баз микроскопических препаратов не существует. Вместе с тем в российских научно-образовательных учреждениях накоплен большой массив данных по сравнительной морфологии, эмбриологии и физиологии животных различной систематической принадлежности. Эти материалы были собраны в широком диапазоне географических зон нашей страны. Они включают в себя как уникальные препараты, изготовленные с помощью классических нейрогистологических методов российскими основоположниками нейроморфологии, так и образцы, полученные с применением современных методов морфологического анализа в последние годы. При этом уникальные по информативности препараты прошлого века требуют скорейшего сохранения в виде оцифрованных фотографий, поскольку с годами разрушаются и скоро могут быть потеряны для науки.

В связи с этим силами сотрудников трех организаций (ЗИН РАН, ИБР РАН, СПбГУ) на базе сервера ЗИН РАН ведется создание общедоступной электронной базы данных и веб-сайта по нейроморфологии животных и человека – «Атлас по морфологии нервной системы животных». Базовой основой для этого стали хранящиеся в этих организациях и пополняющиеся коллекции уникальных постоянных и виртуальных (представленных сериями изображений временных препаратов животных, полученных с помощью конфокальной микроскопии) гистологических препаратов. Эти препараты показывают многообразие организации животных, отражают закономерности и особенности эволюционного и онтогенетического становления и развития НС у представителей Acoela, Plathelminthes, Rotifera, Nemertini, Mollusca, Annelida, Bryozoa, Echinodermata, Insecta и Craniata. Особое внимание в базе данных уделено видам, являющимся перспективными модельными объектами для исследований в области нейробиологии, биологии развития и экологии, при разработке методов биотестирования и биоиндикации. Среди уже представленных коллекций несколько являются наследием классиков сравнительной зоологии – академика А.В. Иванова, М.А. Гуреевой, а также выдающихся отечественных нейроморфологов – академика А.А. Заварзина, С.И. Плотниковой, Г.А. Невмываки, Ю.П. Лагутенко, переданные на хранение ближайшими родственниками в лабораторию эволюционной морфологии ЗИН РАН.

В создаваемой базе данных и на веб-сайте размещаются аннотированные изображения коллекционных препаратов, иллюстрирующие организацию основных отделов и отдельных элементов периферической и центральной НС представителей различных групп беспозвоночных, позвоночных животных и человека, полученных с помощью целого ряда классических и новейших методов нейроморфологии. Помимо изображений и их описания, на сайте выкладывается большой текстовой материал, включающий: 1) описание каждой коллекции, 2) описание различных групп животных и особенностей организации их НС и рецепторных структур, 3) онтогенетические особенности развития НС в различных группах животных и у человека, 4) основные этапы и закономерности эволюции НС и 5) описание модельных объектов нейробиологии, биологии развития и биотехнологий. Специальный раздел сайта посвящен методам исследования НС, их возможностям, ограничениям и решаемым задачам. На сайте приводится рекомендуемая литература по каждому разделу, представлены биографии и основные достижения авторов коллекций и составителей текстовых сопроводений создаваемого атласа. Сайт создается на двух языках – русском и английском.

В настоящее время создана и последовательно заполняется база данных, позволяющая размещать информацию таким образом, чтобы необходимые её разделы были доступны пользователям с разных страниц сайта, позволяли осуществлять поиск информации по различным ключевым словам, методикам, видам животных. Оформлены основные страницы сайта, составлены описания 29 коллекций. Получены изображения части отобранных препаратов из каждой коллекции. Многие из них уже аннотированы и занесены в базу данных. Подобраны и внесены в базу данных иллюстрации для всех ключевых разделов сайта. Описания изображений и часть текстового сопроводительного материала переведены на английский язык. Надеемся, что создаваемая база данных коллекций микроскопических препаратов станет не только соответствовать уровню лучших мировых аналогов, но и будет уникальна по имеющемуся коллекционному материалу. Свободный доступ к информации в глобальной сети даст возможность представителям мировой научной общественности использовать накопленный материал для фундаментальной науки, образовательных программ и прикладных биотехнологических разработок.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания АААА-А17-117030110029-3 с использованием оборудования ЦКП «Таксон» ЗИН РАН и поддержана грантом РФФИ №15-29-02650 офи_м.

Литература

1. Morph·D·Base. URL: <https://www.morphdbase.de/> (дата обращения: 22.08.2017).
2. Invertebrate Brain Platform (IVB-PF). URL: <http://invbrain.neuroinf.jp/> (дата обращения: 22.08.2017).
3. BrainMaps.org – Unravelling the Brain. URL: <http://brainmaps.org/> (дата обращения: 22.08.2017).
4. The Brainnetome Project. URL: <http://www.brainnetome.org/> (дата обращения: 22.08.2017).
5. Virtual Fly Brain. A hub for *Drosophila melanogaster* neural anatomy and imaging data. URL: <http://www.virtualflybrain.org> (дата обращения: 22.08.2017).

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ РЕКОНСТРУКЦИЙ РАННИХ ДИВЕРГЕНЦИЙ ОТРЯДА COLEOPTERA

А.Г. Кирейчук

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

В последние десятилетия филогенетические отношения таксонов высокого таксономического ранга привлекают все более пристальное внимание специалистов в связи со неуклонно нарастающей интенсивностью палеонтологических исследований, с одной стороны, а также с развитием и все более широким распространением геномики, с другой. Увеличивающиеся масштабы сбора новых палеонтологических материалов и появление новых методов исследований остатков организмов, а также упрощение получения и анализа строения ДНК и развитие компьютерных методов обработки больших массивов данных в значительной мере определили взрывное увеличение числа публикаций по истории и филогении многих групп, а также большое число новых теоретических интерпретаций.

Недавно описаны новый отряд в надотряде Coleoptera [Skleroptera Kirejtshuk et Nel, 2013 с одним видом *Stephanastus polinae* Kirejtshuk et Nel, 2013 из верхнего карбона (гжельский век)], наиболее древний взрослый жук [(*Coleopsis archaica* Kirejtshuk, Poschmann et Nel, 2013 из самого низа перми (сармарский/ассельский века)]: Coleopsidae Kirejtshuk et Nel, 2016) и жукоподобная личинка (*Metabolarva bella* Kirejtshuk, Prokin, Wappler et Nel, 2013), а также переизучены материалы по некоторым палеозойским и мезозойским группам жуков (Kirejtshuk, Nel, 2013; Kirejtshuk et al., 2013, 2016; Nel et al., 2013). Вместе с тем за последнее десятилетие опубликовано более десятка публикаций, в которых пересмотрены отношения между таксонами высокого ранга в

отряде жуков в связи с накоплением многих данных по секвенированию значительного числа генов по разным группам отрядов Coleoptera и Strepsiptera, давшие основания для пересмотра отношений групп в надотряде и в отряде жуков (McKenna et al., 2015; Toussaint et al., 2017; и др.).

Последние исследования позволили уточнить летопись колеоптерид, установить, что одна из групп жуков (подсемейство Cupedinae) сохраняет «преколеоптерные» черты и следы ранней дивергенции отряда Coleoptera (см. ниже), и существенно развить гипотезу А.Г. Пономаренко (1969) на раннюю эволюцию отряда, а также были получены новые данные, позволившие заново и существенно переформулировать диагноз отрядов Coleoptera и Skleroptera по взрослым насекомым. Эти два отряда можно рассматривать сестринскими группами, появившимися у рубежа карбона и перми (см. выше). Появление третьего отряда колеоптерид (Strepsiptera) не подтверждается летописью ранее середины мела. Надотряд Coleoptera впервые отмечен в летописи 300 млн [*Stephanastus polinae* – 298.9–303.7 млн], а по молекулярным расчетам с калибровкой его происхождение определяется МакКенной с соавторами (McKenna et al., 2015) 278.3 (288.3–272.0) млн и Туссэном с соавторами (Toussaint et al., 2017) 356.0 (375.0–336.8) млн. Появление колеоптерид в летописи сопоставимо с появлением других групп голометаболических насекомых – Hymenoptera [*Avioxyela gallica* Nel, Engel, Garrouste et Coty, 2013 – 306.5–311.7 млн] Neuropterida [Neuroptera, gen. sp. (А. Нель и соавторы в подготовке) – 298.9–303.7 млн], в то время как появление отряда Coleoptera датируется в летописи у рубежа 294 млн [*Coleopsis archaica*], а по молекулярным расчетам соответственно 252.8 (267.6–238.7) (McKenna et al., 2015) и 332.8 (349.2–317.1) (Toussaint et al., 2017), хотя мекоптероидная ветвь древнее по уже имеющейся летописи (Nel et al., 2013). В отличие от свидетельств летописи различия в оценках на основе молекулярных расчетов показывают, насколько результаты этих расчетов связаны с используемыми для их получения программами, и при этом едва ли можно обоснованно предполагать основание для ожиданий значительного совпадения дивергенций по молекулярным расчетам и палеонтологическим свидетельствам.

Новый диагноз отряда жуков включает атипичные брюшные латеростерниты и эпиплевры надкрылий, важнейшие компоненты комплекса структур, формирующих субэлитральное пространство для сохранения воздуха; телескопического вторичного яйцеклада. Изучение гениталий самца современного *Priacma serrata* LeConte, 1861 и среднеюрского *Gracilicupes tenuicruralis* Tan, Ren et Shin, 2006 не только показало их значительное общее сходство с генерализованными гениталиями самца в отряде перепончатокрылых, но и обнаружило элементы сходства

с другими отрядами голометабола (Kirejtshuk et al., 2016). В строении эдеагуса упомянутых двух родов сохраняются черты преколеоптерного предка, что должно найти свое отражение в системе отряда и моделях филогенетических отношений отряда. Это – в первую очередь группа купедоморфных жуков, поскольку филетическая ветвь, включающая эти два рода, должна быть связана с первыми жуками. Однако вымершие купедоморфные семейства пока остаются с неизученными гениталиями самцов. Вместе с тем все остальные современные жуки обнаруживают уже модифицированное строение эдеагуса самца, в котором мы находим черты, по-видимому, гомологического сходства, что также должно быть отражено в системе отряда и моделях филогенетических отношений отряда. Два рода с приакминным эдеагусом не имеют других общих признаков, которые можно было бы использовать как диагностические для отделения родов с купединным эдеагусом от других групп подсемейства *Cupedinae*. Если же мы принимаем надродовой таксон для родов с приакминным эдеагусом, большинство вымерших родов этого надсемейства, строение эдеагуса в которых еще неизвестно, должны получить статус *incertae sedis*.

История и эволюция отдельной группы целостны, и поэтому все аспекты единого процесса преобразования групп организмов связаны и взаимозависимы. Ранее принималась модель тройного параллелизма – соответствие данных по строению, развитию и палеонтологической летописи рассматривались как критерий истинности филогенетического построения. Аналогичная модель применима и в расширительном смысле как модель множественного или многоаспектного параллелизма, включая и свидетельства биоэкологической эволюции как направленного преобразования биоты, и молекулярной эволюции, несмотря на некоторую автономность трансформаций молекул ДНК от других исторических процессов в изучаемых группах. Каждый аспект филогенетического процесса имеет свои специфические ограничения. В строении неотчетливо проявляется история, и поэтому кладистический анализ всегда будет упрощением, и обычно тем большим, чем древнее группа. Оптимизация развития и отклонения в онтогенезе в той или иной мере искажают проявления биоэкологического закона. Палеонтологическая летопись всегда будет оставаться неполной. Построения геномики пока в значительной мере вероятностны и основаны на многочисленных допущениях; при этом у нас нет оснований допускать, что популяционная, морфологическая и молекулярная диверсификации, протекающие в одних и тех же сообществах, могут или должны быть изоморфны в доступных анализу свидетельствах. Недавние филогенетические

процессы, по-видимому, отчетливее отражаются в различиях молекулярных последовательностей. В случаях рассмотрения групп высокого таксономического ранга, имеющих древнее происхождение и сложную историю, трудно ожидать получение достаточно обоснованных моделей древних дивергенций по молекулярным данным, и неоправданно отдавать приоритет им в общей модели. Каждый конфликт выводов, получаемых из разных областей, следует тщательно анализировать.

Работа выполнена в рамках исследований по гостеме № АААА-А17-117030310210-3 в ЗИН РАН и проектов Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), а также при поддержке программ Президиума РАН (в том числе и текущей «Эволюция органического мира и планетарных процессов»), Мэрии Парижа (Recherche à Paris), Университета Сорбонны (Programme d'accueil de chercheurs de haut niveau) и грантов РФФИ (в том числе и текущего № 15-04-02971-а).

Литература

- Кирейчук А.Г., Нель А.* Происхождение отряда жуков и значение палеонтологической летописи для филогенетических реконструкций // Евразийский энтомологический журнал. 2016. Т. 15. Прил. 1. С. 66–73.
- Пономаренко А.Г.* Историческое развитие жесткокрылых-архостемат. Москва: Наука, 1969. 239 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 125).
- Kirejtshuk A.G., Nel A.* Skleroptera, a new order of holometabolous insects (Insecta) from the Carboniferous // *Zoosystematica Rossica*. 2013. Vol. 22. № 2. P. 247–257.
- Kirejtshuk A.G., Poschmann M., Prokop J., Garrouste R., Nel A.* Evolution of the elytral venation and structural adaptations in the oldest Palaeozoic beetles (Insecta: Coleoptera: Tshekardocoleidae) // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2013 (2014). Vol. 12. Iss. 5. P. 575–600.
- McKenna D.D., Wild A.L., Kanda K., Bellamy C.L., Beutel R.G., Caterino M.S., Farnum C.W., D.C. Hawks, Ivie M.A., Jameson M.L., Leschen R.A.B., Marvaldi A.E., McHugh J.V., Newton A.F., Robertson J.A., Thayer M.K., Whiting M.F., Lawrence J.F., Slipinski A., Maddison D.R., Farrell B.D.* The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-Permian mass extinction to diversity during the Cretaceous terrestrial revolution // *Systematic Entomology*. 2015. Vol. 40. Iss. 4. P. 835–880.
- Nel A., Roques P., Nel P., Prokin A.A., Bourgoin T., Prokop J., Szwedlo J., Azar D., Desutter-Grandcolas L., Wappler T., Garrouste R., Coty D., Huang D., Engel M.S., Kirejtshuk A.G.* The earliest-known holometabolous insects // *Nature*. 2013. No. 503. P. 257–261.
- Toussaint E.F.A., Seidel M., Arriaga-Varela E. Hajek J., Král D., Sekerka L., Short A.E.Z., Fikaček M.* The peril of dating beetles // *Systematic Entomology*. 2017. Vol. 42. Iss. 1. P. 1–10.

ПАРТЕНОГЕНЕЗ У НЕХАРОДА (ARTHROPODA): ОСНОВНЫЕ ТИПЫ И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ, ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

В.Г. Кузнецова¹, В.Е. Гохман²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,

²Ботанический сад Московского государственного университета

В представленном цикле из двух обзоров, посвященных партеногенезу у представителей надкласса Hexapoda (Verzhinina, Kuznetsova, 2016; Gokhman, Kuznetsova, 2017), под этим явлением понимается развитие организмов из неоплодотворенных гамет. У различных видов подобным путем появляются только самцы (аррентотокия), только самки (телитотокия) или же оба пола (дейтеротокия). В свою очередь, телитотокия бывает автомиктической и апомиктической, т.е. оогенез может, соответственно, включать (или не включать) этап редукции числа хромосом в мейозе с последующим восстановлением ploидности. Иногда партеногенез инициируется за счет спаривания самки с самцом, но оплодотворения яйцеклетки при этом не происходит; такое явление называется *псевдогамией*, или *гиногенезом*. В редких случаях, напротив, в яйцеклетке развивается только мужское ядро, внесенное проникшим туда при оплодотворении спермием, т.е. имеет место андрогенез. Наконец, партеногенез может быть облигатным или факультативным; если он затрагивает лишь небольшую часть яиц, обычно требующих оплодотворения, то его называют *тихопартеногенезом*. Партеногенез часто сопровождается полиплоидией.

В пределах класса скрыточелюстных (Entognatha) телитотокия предполагается для отдельных представителей отрядов Protura (бессяжковые) и Collembola (ногохвостки). С другой стороны, телитотокический партеногенез изредка встречается и в обоих известных отрядах первичнобескрылых – Archaeognatha (древнечелюстные) и Zygentoma (щетинохвостки), относящихся собственно к классу насекомых (Insecta = Entognatha).

Среди Hemimetabola (крылатые насекомые с неполным превращением) телитотокия и дейтеротокия, в частности, отмечены у представителей отряда Ephemeroptera (поденки). Телитотокический партеногенез выявлен и у единственного вида стрекоз (Odonata) – *Ischnura hastata* (Coenagrionidae). Те или иные разновидности телитотокии – облигатная и факультативная (включая тихопартеногенез), апомиксис и автомиксис – обнаружены в пределах отряда прямокрылых (Orthoptera). Партеноге-

нез обычен у палочников (Phasmatodea) и, в основном, также представлен различными формами телитоклии, в том числе гибридогенного происхождения, а в ряде случаев – и андрогенезом. Кроме того, телитоклический партеногенез предполагается у некоторых других ортоптероидных насекомых – веснянок (Plecoptera), эмбий (Embioptera), уховерток (Dermaptera), зораптер (Zoraptera), таракановых (Blattodea), термитов (Isoptera) и богомоловых (Mantodea).

Отряд полужесткокрылых (Hemiptera) содержит большое количество представителей, характеризующихся различными, в том числе уникальными, особенностями партеногенетического развития. Эти насекомые относятся к подотрядам Auchenorrhyncha (цикадовые), Sternorrhyncha (включает кокцид, тлей, белокрылок и др.), а также Heteroptera (настоящие клопы). Особенно разнообразными в данном аспекте являются кокциды (инфраотряд Coccoptera), у которых отмечена гаплодиплоидия, диплоидная аррентотоклия с элиминацией или гетерохроматинизацией (т.е. генетической инактивацией) отцовского генома, облигатный и факультативный телитоклический партеногенез, а также дейтеротоклия. Тли (Aphidomorpha), как правило, демонстрируют циклическую (т.е. строго периодическую), телитоклию, а белокрылки (Aleyrodomorpha) – гаплодиплоидию. Для трипсов (Thysanoptera) характерны аррентотоклия и гаплодиплоидия, но в этом отряде отмечены и телитоклические виды. Кроме того, телитоклия выявлена у многих сеноедов (Psocoptera), где она зачастую является облигатной. Тот же тип партеногенетического развития, видимо, встречается и у некоторых вшей (отряд Phthiraptera).

Партеногенез обнаружен у многих представителей Holometabola, т.е. крылатых насекомых с полным превращением. В частности, он является характерной чертой жизненного цикла перепончатокрылых (Hymenoptera), которые включают наибольшее число партеногенетических видов насекомых. В этом отряде чаще всего встречается аррентотоклия, сопряженная с гаплодиплоидией, являющаяся анцестральным признаком перепончатокрылых. Тем не менее в этой группе довольно обычен переход к телитоклии, в том числе вызванный бактериальными эндосимбионтами, которые относятся к родам *Wolbachia*, *Cardinium* и *Rickettsia*.

Партеногенетическое развитие отмечено у многих видов отряда жесткокрылых (Coleoptera), относящихся, по крайней мере, к 20 семействам. Так, гаплодиплоидия известна у *Micromalthus debilis* (Micromalthidae), а также у долгоносиков (Curculionidae) подсемейства Scolytinae. С другой стороны, телитоклия у Coleoptera чаще всего встречается в семействах Ptiliidae (перокрылки), Chrysomelidae (листоеды) и Curculionidae; у некоторых сколитин также известна псевдогамия. Тели-

токический партеногенез предполагается и у отдельных представителей веерокрылых (отряд Strepsiptera).

Телитокическое развитие отмечено у некоторых видов отряда Trichoptera (ручейники), принадлежащих к семействам Apataniidae, Hydropsychidae и Psychomyiidae. Наряду с несколькими случаями тихопартеногенеза, облигатная телитокия также подтверждена примерно для двух десятков представителей чешуекрылых (Lepidoptera), большинство которых относится к семействам Lymantriidae (волнянки) и Psychidae (мешочницы). Партеногенетические виды отряда Diptera (двукрылые) принадлежат, по крайней мере, к 11 семействам. Для двух из них – Sciaridae и Cecidomyiidae (детритницы и галлицы) – показана, в частности, гаплодиплоидия путем элиминации отцовского генома, однако сходные генетические системы этих групп существенно отличаются в деталях и, предположительно, имеют независимое происхождение. Телитокия также выявлена у многих представителей семейства Chironomidae и ряда других таксонов.

Проведенный анализ демонстрирует неоднократное возникновение партеногенеза у Hexapoda, в особенности в пределах отрядов Phasmatodea, Hemiptera, Thysanoptera, Psocoptera, Hymenoptera и Coleoptera. Телитокические виды составляют менее 1% всех представителей шестиногих, что, видимо, объясняется тем, что многие партеногенетические группы являются относительно более короткоживущими в эволюционном плане. Тем не менее партеногенез широко распространен как среди Немиметабола, так и в пределах Холониметабола. Партеногенетическое размножение, однако, редко встречается у большинства Hexapoda, за исключением телитокических Phasmatodea, а также аррентокических Thysanoptera и Hymenoptera. С другой стороны, партеногенез неизвестен или достоверно не подтвержден для отрядов Diplura, Grylloblattodea, Mantophasmatodea, Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera, Mecoptera и Siphonaptera.

Телитокия способствует выполнению двух основных репродуктивных задач. Прежде всего, она обеспечивает выживание различных групп при низкой плотности популяции, когда сложно найти полового партнера. Кроме того, телитокический партеногенез позволяет преадаптированным генотипам быстро размножиться в благоприятных (т.е. в стабильных и/или однообразных) условиях, что характерно, например, для многих вредителей сельского и лесного хозяйства. С другой стороны, подобные условия сами по себе могут приводить к увеличению размера популяций, а это, в свою очередь, также способствует возникновению и поддержанию телитокии.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты №№ 15-04-07709 и 17-04-00828).

Литература

- Gokhman V.E., Kuznetsova V.G. Parthenogenesis in Hexapoda: holometabolous insects // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2017. Early View. doi: 10.1111/jzs.12183
- Vershinina A.O., Kuznetsova V.G. Parthenogenesis in Hexapoda: Entognatha and non-holometabolous insects // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2016. Vol. 54. No. 4. P. 257–268.

ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ХРОМОСОМНЫХ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ У МОДЕЛЬНОГО ЕВРАЗИЙСКОГО ВИДА ЖИВОРОДЯЩАЯ ЯЩЕРИЦА (ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА, БИОРАЗНООБРАЗИЕ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОХРАНА)

Л.А. Куприянова

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Евразийский вид живородящая ящерица *Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823) – один из редких представителей чешуйчатых пресмыкающихся, который характеризуется транспалеарктическим ареалом. Вид является фоновым для многих районов западной, центральной, восточной Европы и северо-восточной Азии. Кроме того, в разных частях ареала вида обнаружены яйцекладущие и яйцеживородящие популяции, что редко встречается среди рептилий.

В настоящем сообщении кратко рассмотрена история изучения *Z. vivipara* и обобщены результаты главным образом хромосомных и молекулярных исследований вида. Комплексный анализ живородящей ящерицы показал, что она характеризуется высоким генетическим разнообразием и высокой географической изменчивостью кариотипа, в первую очередь числа и морфологии половых WZ и W Z₁ Z₂ хромосом (Odierna et al, 2001; Куприянова, Бёме, 2012). В результате было показано, что морфологически слабо дифференцированные особи из разных популяций Европы различаются по своим репродуктивным характеристикам, кариотипам и представлены различными гаплотипами. Поскольку проблема идентификации таких особей стояла и до сих пор стоит весьма остро, то выявленные маркерные признаки кариотипа и

гаплотипа были использованы в дальнейшем для диагностики ящериц по всему ареалу вида.

В итоге было установлено, что *Z. vivipara* представляет собой сложный комплекс, состоящий из семи ранее неизвестных хромосомных форм, две из которых к настоящему времени описаны как два новых яйцекладущих подвида из разных районов Европы. Кроме того, согласно современным исследованиям, один из них может претендовать даже на статус вида. Статус других хромосомных форм активно обсуждается.

Современный сравнительный дифференциальный анализ митотических и мейотических хромосом, синаптонемных комплексов половых хромосом описанных хромосомных форм и подвидов выявил значительные различия в структурной и молекулярной организации их половых хромосом. Результаты вновь подтвердили высказанное ранее мнение (Odierna et al., 1998; Куприянова, Бёме, 2012) о более высоком таксономическом ранге некоторых из описанных хромосомных форм и позволили уточнить шаги и последовательность эволюционных преобразований *W*-половых хромосом при формо- и подвидообразовании, а также определить предковые и производные формы с неясным таксономическим статусом и подвиды.

Анализ нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК *Z. vivipara* из различных районов Европы и Азии дал возможность построить молекулярное филогенетическое древо вида. Сопоставление всех ранее полученных цитогенетических сведений с этим филогенетическим древом вида показало хорошее соответствие хромосомных и молекулярных данных. Хромосомные факты в основном подтвердили такое подразделение и показали, что оно маркировано определенными кариотипическими преобразованиями и возникновением разных хромосомных форм и подвидов. Кроме того, полученные цитогенетические результаты подтвердили гипотезу множественного (по крайней мере – два раза), и независимого возникновения живорождения в ходе эволюции вида.

В ходе комплексного анализа было также показано, что описанные подвиды и хромосомные формы отличаются друг от друга не только по маркерным признакам кариотипа, но и по особенностям географического распространения. Биогеографические хромосомные исследования продемонстрировали значение ряда конкретных территорий Европы для поддержания биологического разнообразия вида. На основании данных о кариотипах в Карпатском бассейне центральной Европы обнаружено наибольшее биологическое разнообразие вида; установленные здесь подвиды и «криптические» формы географически остаются

редкими и могут рассматриваться как реликтовые. Иногда они характеризуются мозаичным распределением и нуждаются в охране. Эта зона центральной Европы рассматривается в качестве возможного центра формирования и распространения различных форм и подвидов живородящей ящерицы.

Однако две хромосомные формы вида имеют широкое распространение в Европе: так называемая «западная» форма вида повсеместно встречается в западной и центральной Европе, обнаружена на Британских островах и в западной Фенноскандии, тогда как восточная, так называемая «русская» форма вида преобладает в восточных районах центральной Европы, в восточной Фенноскандии, в восточной Европе и частично в Азии. Недавно впервые в Калининградской области России автором были обнаружены две указанные хромосомные формы вида и локализована парапатрическая зона их вторичного контакта: узкоареальная для Калининградской области «русская» форма *Z. vivipara* и узкоареальная для России «западная» форма вида. Это позволяет говорить о биологическом разнообразии вида в конкретном районе северо-западной Европы и предположить присутствие новых зон вторичных контактов этих форм в бассейне Балтики. Эта территория представляет особый интерес как возможная зона пересечения разных постледниковых миграционных путей для некоторых рептилий. Заселение Балтийского бассейна, включая Фенноскандию, в постледниковый период происходило с юго-запада и запада особями «западной» формы живородящей ящерицы и с юго-востока и востока – особями «русской» формы (Куприянова, Бёме, 2012; Кургьянова et al., 2014).

Очевидно, что комплексный хромосомный и молекулярный анализ многих географически разобщенных популяций живородящей ящерицы позволил дополнить существующие представления о подвидовой структуре вида, уточнить количество разных форм и подвидов в исследуемых районах Европы, выяснить их родственные отношения, распределение, установить границы их ареалов, вероятные пути их распространения и выявить редкие популяции вида. В целом полученные сведения позволяют оценить биологическое разнообразие герпетофауны изученных районов и разработать мероприятия по охране природы конкретных регионов. Несмотря на интенсивные исследования этого модельного евразийского вида, сведения о кариотипах и геномах живородящих ящериц, населяющих обширную территорию Европы и Азии, остаются фрагментарными, а для некоторых районов такие данные отсутствуют полностью. Вместе с тем имеющиеся результаты ясно показывают, что всестороннее изучение сложного комплекса *Z. vivipara* может пролить

свет на многие нерешенные вопросы, связанные с эволюцией вида, его внутривидовой структурой, оценкой возможного вклада хромосом, в первую очередь – половых хромосом и их перестроек в процесс видообразования. Изучение этих вопросов представляет несомненный общепрофессиональный интерес и служит предметом настоящих исследований.

Литература

- Куприянова Л., Бёме В. Живородящая ящерица [*Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823)] из северо-восточных и центральных районов Европы: внутривидовое кариотипическое разнообразие // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 11. С. 1428–1432.
- Odierna G., Heulin B., Guillame Cl., Vogrin N., Capriglione T., Surget-Groba Y., Kupriyanova L. Evolutionary and biogeographical implications of the karyological variations in the oviparous and viviparous forms of the lizard *Lacerta (Zootoca) vivipara* // *Ecography*. 2001. Vol. 24. S. 332–340.
- Kupriyanova L., Niskanen M., Oksanen T. Karyotype dispersal of the common lizard *Zootoca vivipara* (Lichtenstein 1823) in eastern and northeastern Fennoscandia // *Mem. Soc. Fauna Flora Fenn.* 2014. T. 90. S. 83–90.

ПРИВЛЕЧЕНИЕ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ К ТРОПАМ В УРБАНИЗИРОВАННОМ БИОТОПЕ

С.А. Леонович¹, В.Н. Романенко², М.В. Щербаков²

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,
Томский государственный университет*

Горизонтальные миграции иксодовых клещей существенно меняют характер их распределения на местности, создавая локальные очаги повышенной опасности. В последнее время наблюдается активное проникновение иксодовых клещей в урбанизированные биотопы (городские парки и скверы) (Romanenko, Leonovich, 2015). Например, в парках Томска первые иксодовые клещи появились в конце 80-х гг. прошлого века, а в 2014 г. в пункты серопрфилактики города обратилось более 15 тысяч человек с присасыванием клещей, из них 2.6 тысячи дети (17.4%). Большинство из них не покидали пределов города и были атакованы клещами в городских парках. (В Петербурге в том же году – 4053 человека, в том числе – 888 детей). В 105 случаях был поставлен диагноз клещевой энцефалит (в СПб – 12). Таким образом, в настоящее время исследование поведения клещей в относительно новых для них условиях урбанизированных биотопов являются весьма насущными.

Иксодовые клещи с пассивным пастбищным типом нападения совершают периодические вертикальные миграции из подстилки на растительность и обратно. Подстерегание хозяина на растительности приводит к обезвоживанию и уходу клеща в подстилку для набора влаги. При этом горизонтальные перемещения клещей от места линьки весьма незначительны. Например, большинство меченых белой краской таежных клещей *Ixodes persulcatus* Sch. оставалось вблизи места выпуска в течение всего сезона, только отдельные особи за сезон (4 месяца) были найдены на расстоянии 2 м от места выпуска (Чабовский, 1959). По данным Балашова (1958) большинство меченых краской таежных клещей (2444 из 2780) не переместились далее 2 м от места выпуска, находившегося в 10 м от лесной тропы.

Мы исследовали поведение меченых клещей в одном из лесопарков г. Томска в течение 4 лет (2102–2015) (Romanenko et al., 2016). Для этого одним из авторов (В.Н. Романенко) была разработана уникальная методика индивидуального мечения. Собранных на пешеходной тропе в парке (ширина 40 см, длина 630 м; начало тропы N56°26'52.49, E84°58'50.89; конец N56°26'30.89, E84°59'15.19) клещей метили и выпускали на расстоянии в 90–120 см от тропы. Сборы, мечение, повторные сборы меченых клещей проводили 2–3 раза в неделю утром и вечером в течение всего сезона активности (апрель–июль). Всего было поймано и помечено 1712 клещей (самцов и самок) *Ixodes pavlovskiy* Rom., 93 особи *I. persulcatus* Sch., и 61 особь *D. reticulatus* Fabr.

Обобщенные данные по вторичным сборам меченых клещей приведены в таблице.

Все имеющиеся в литературе работы по горизонтальным миграциям иксодовых клещей не доказывали четко, имеется ли феномен привлечения к тропе или нет, по одной причине. Предполагалось, что в отсутствие стимуляции клещи движутся из точки выпуска более-менее равномерно и постоянно в случайных направлениях, и если тропа привлекательна, клещ должен достичь ее очень быстро, чего в реальности не происходит. В реальности клещ двигается совсем не так. Специальные опыты и наблюдения (Романенко, 2007) показали, что таежный клещ в отсутствие стимуляции спонтанно меняет местоположение, пройдя 5–15 см (10 см в среднем) в случайном направлении, после чего проводит на новом месте (травинке) от часа до 3 суток (в среднем 4 часа). Следующее перемещение также случайно, что и держит клеща недалеко от первоначальной точки. Такой характер перемещения соответствует в общих чертах случайному блужданию (random walk), для которого в применении к биологии разработан соответствующий математический ап-
112

Год	Вид клеща	Общее число собранных, помеченных и отпущенных клещей	Число клещей собранных повторно				Период времени после мечения и вторичной поимки клеща	
			единожды	дважды	трижды	первого	последнего	
2012	<i>Ix. pavlovskyi</i>	528 (247+281)	57	—	—	—	11.1 ± 2.2	38.0 ± 4.4
	<i>Ix. persulcatus</i>	13 (7+6)	2	—	—	—	11.3 ± 1.9	25.2 ± 2.5
	<i>D. reticulatus</i>	1 (1+0)	1	—	—	—	28.0 ± 0.0	0
2013	<i>Ix. pavlovskyi</i>	513 (229-284)	77	12	7	1	7.5 ± 1.2	32.0 ± 4.4
	<i>Ix. persulcatus</i>	41 (16+25)	5	2	1	0	10.7 ± 3.7	27.0 ± 9.0
	<i>D. reticulatus</i>	20 (2+18)	2	0	0	0	17 ± 0.0	27 ± 0.0
2014	<i>Ix. pavlovskyi</i>	335 (144+191)	33	21	0	1	9.7 ± 2.3	39.3 ± 5.3
	<i>Ix. persulcatus</i>	26 (10+16)	5	2	0	0	9.3 ± 2.2	31.0 ± 2.7
	<i>D. reticulatus</i>	31 (8+23)	7(+3*)	2	1	0	8.2 ± 0.8	28.3 ± 2.9
2015	<i>Ix. pavlovskyi</i>	336 (145+191)	34	21	0	1	6.3 ± 1.4	27.6 ± 5.5
	<i>Ix. persulcatus</i>	13 (7+6)	1	1	0	0	3.0 ± 3.0	20.0 ± 20.
	<i>D. reticulatus</i>	9 (5+4)	0	0	0	0	0	0

(Таблица из Romanenko, Leonovich, et al., 2016 в русском переводе).

парат (Codling et al., 2008). Центральная предельная теорема (central limit theorem) утверждает, что после ряда независимых случайных двухмерных дискретных перемещений объект находится в одной из точек площади, размер которой определяется нормальным распределением общей дисперсии $\sigma^2 = (t/\delta t) \times \varepsilon^2$, где σ^2 – площадь вероятного нахождения движущегося объекта, t – время, прошедшее с момента начала движения, δt – время между прохождением каждого дискретного шага перемещения, а ε – длина «шага» случайного блуждания. Подставляя в формулу реальные цифры, полученные в ходе специальных наблюдений за поведением таежного клеща (Романенко, 2007), получаем, что в отсутствие привлекающего фактора через 20 дней после выпуска клещи будут находиться на площади 12 000 см², что соответствует кругу с радиусом 61.8 см от точки выпуска. Таким образом, даже за 20 дней практически невероятно появление хотя бы одного меченого клеща на экспериментальной тропе, а в реальном опыте первые меченые клещи появлялись на тропе в среднем через 10 дней, за все многолетние сборы и в течение всего периода активности (см. таблицу). На наш взгляд, это однозначно доказывает привлечение клещей к тропе в урбанизированном биотопе. Привлекающими факторами, определяющими более вероятное движение к тропе при каждом дискретном шаге random walk, могут служить запахи от периодически проходящих по тропе людей и их домашних питомцев.

Литература

- Балашов Ю.С. К вопросу об активных горизонтальных перемещениях таежного клеща *Ixodes persulcatus* P. Sch. // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1958, Т. 4. С. 481–484.
- Романенко В.Н. Подвижность таежного клеща (Parasitiformes, Ixodidae) в местах ожидания прокормителя и его феромонная коммуникация // Вестник ТГУ. 2007. Т. 1. С. 41–50.
- Чабовский В.И. Значение активных и пассивных перемещений клещей *I. persulcatus* в очагах клещевого энцефалита // IV съезд Всесоюзного энтомологического общества. Тезисы докладов. М.-Л., 1959. с. 1.
- Codling E.A., Plank M.J., Benhamou S. Random walk models in biology. Soc. Interface doi:10.1098/rsif.2008.0014
- Romanenko V., Leonovich S. Long-term monitoring and population dynamics of ixodid ticks in Tomsk city (Western Siberia) // Experimental and Applied Acarology. 2015. Vol. 66, No. 1. P. 103–118.
- Romanenko V., Leonovich S., Shcherbakov M. Horizontal migrations of the tick *Ixodes pavlovskyi* toward a pedestrian walkway in an urban biotope (Tomsk, Western Siberia) // Ticks and Tick-borne Diseases. 2016. Vol. 7. P. 1035–1043.

САЙТ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН «ЖУКИ И КОЛЕОПТЕРОЛОГИ» В КОЛЕОПТЕРОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

А.Л. Лобанов, А.Г. Кирейчук, И.С. Смирнов, М.Б. Дианов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Сайт «Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи» [<http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus>] был создан в 1999 г. сотрудниками ЗИН РАН по инициативе А.Л. Лобанова с целью максимально полного охвата научных, хозяйственных, мировоззренческих и эстетических аспектов, связанных с жуками, чтобы сделать сайт полезным для научных исследований и привлекательным для максимально широкого круга пользователей. Предполагалось, что он объединит профессионалов и любителей в странах бывшего СССР в их изучении жесткокрылых – самого большого отряда животных (Лобанов и др., 2014). Сайт изначально был направлен на решение значительного круга научных проблем, включающего широкие обобщения знаний с легкодоступным и четким представлением научной информации, разбросанной в тысячах публикаций и рукописей: создание новых оригинальных баз данных о жуках; изучение разнообразия российской и мировой фауны; развитие новых эффективных методов диагностики насекомых с использованием технологии Интернета, а также обеспечение необходимой информацией о многочисленных прикладных научных исследованиях (в экологии, охране природы, защите растений и лесном хозяйстве, в проблемах инвазий и т.п.) максимального круга пользователей, включающего научных сотрудников различных учреждений, специалистов народного хозяйства, преподавателей и любителей природы (Кирейчук, Лобанов, 2004). Сайт включает также разнообразные затрагивающие жуков очерки о произведениях искусства и литературы, прикладного искусства и бионике.

Сайт быстро перерос первоначальные планы и превратился в центр сосредоточения интересов специалистов и любителей по современным и вымершим жукам. В итоге возник виртуальный коллектив авторов из разных стран, который постоянно увеличивался и теперь насчитывает более 550 человек из более чем 30 стран (Смирнов и др., 2011). Сайт давно стал и остается крупнейшим и наиболее посещаемым сайтом портала ЗИН, занимающим лидирующие позиции во всех поисковых системах Интернета. На большом веб-портале ЗИНа из 385 тысяч файлов 302 тысячи принадлежат сайту (по объему он занимает 65% всего портала).

В отличие от других колеоптерологических сайтов, наш сайт непрерывно дополняется и совершенствуется уже 18 лет, а темпы его роста со временем только увеличиваются (в среднем не менее 5 веб-страниц пополняют его каждый календарный день, что соответствует 2 тысячам новых веб-страниц в год). Благодаря энтузиазму редакционной коллегии и авторов, весьма удачному и простому дизайну, динамичному обновлению всех страниц и особенно страницы «Новостей сайта», круг посетителей сайта постоянно растет.

В настоящее время он превысил один миллион уникальных посетителей за год. Редколлегия сайта старается привлекать известных колеоптерологов и других специалистов для подготовки научных разделов, которые становятся его основным информационным ядром. Они включают обзоры по различным семействам жуков, базы данных по фауне жуков России, определители по фауне, очерки по историческому развитию жуков, биологии, истории колеоптерологии и т. п. Вместе с тем редколлегия предоставляет возможность и молодым авторам поделиться с научной общественностью своими достижениями, материалами, замечаниями и взглядами. Большое внимание уделяется истории науки и отражению личного вклада крупных ученых-колеоптерологов. Информация о персоналиях помещена в 6 разделах, представляющих также тематические портретные галереи. Разделы, посвященные колеоптерологам, имеют хорошую и прочную репутацию. Каждый колеоптеролог мира или любитель, для которого жуки являются хобби, вправе получить персональную веб-страницу на сайте. Для многих профессиональных колеоптерологов и любителей, разделенных большими расстояниями и нередко живущих в различных городах и странах, этот сайт стал местом виртуального общения – своеобразным клубом и источником новой информации (Смирнов и др., 2011). В этом «клубе» возникают новые идеи, новые научные проекты, которые быстро распространяются среди многих специалистов и других заинтересованных лиц и получают возможность для быстрой реализации. Многие преподаватели вузов и средних учебных заведений пользуются сайтом как источником материалов для учебного процесса и рекомендуют своим ученикам обращаться к сайту для получения новой и дополнительной информации к учебным программам. Это существенно увеличивает аудиторию сайта и потенциальные его возможности. Расширение объема и увеличение количества разделов самого сайта и, соответственно, широта круга его пользователей в основном сдерживаются ограниченным числом людей, привлеченных непосредственно к процессу подготовки, редактирования и перевода веб-страниц на английский язык.

Уже в настоящее время сайт стал важнейшим справочным ресурсом по систематике, филогенетике, фаунистике, палеонтологии, зоогеографии, экологии и биоценологии, охране природы, биологическому контролю и другим областям знаний.

Особое значение сайт приобретает в связи с оперативностью распространения новой информации и уточнения сведений, в том числе списков видов жесткокрылых для различных семейств и разных регионов. Опубликованные списки часто обновляются и проверяются ведущими специалистами. Списки охватывают значительную часть фауны России. Особую ценность имеет «Атлас жуков России и близлежащих территорий», в котором уже более 10 300 видовых страниц (что кажется особенно представительным при оценке фауны России в 14446 видов жуков). Изображения жуков на большинстве страниц достаточно высокого качества и сопровождаются данными по географии и (часто) по биологии. Они используются для надежного определения жуков многих семейств, которые можно делать без привлечения музейных экземпляров, а также как источник сведений о распространении и биологии видов. Кроме этого, фотографии атласа широко используются в публикациях, как по отдельным систематическим группам жуков, так и в справочных, учебных и других изданиях, печатаемых в России и других странах. Уникальный раздел сайта посвящен развитию каталога и атласа вымерших жуков. В нем дана сбалансированная интерпретация систематических сведений по ископаемым жукам, что отличает его от всех других ресурсов по вымершим жукам, доступным в Интернете. В этом разделе также даны фотографии вымерших видов, сделанные с типовых экземпляров. Это определило популярность этого раздела и использование его как источника проверенной интерпретации не только по вымершим группам жуков, но и по системе отряда в целом.

Нельзя не отметить значение сайта в качестве очень полезной и используемой виртуальной библиотеки (Лобанов и др., 2014). На сайте помещены отсканированные книги и статьи многих авторов, в том числе посвященные общим вопросам биологии, важным для энтомологических исследований. Большое значение приобрели авторские разделы, включающие публикации, которые может выложить на сайте каждый из авторов сайта.

В целом, как отмечают многие ученые и разнообразные посетители сайта, он выполняет важную научную и практическую роль в изучении обширного отряда жесткокрылых.

Работа выполнена в рамках тем государственного задания № АААА-А17-117030310210-3, гранта РФФИ (№ 15-04-02971-а) и при поддержке программ

Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» и «Таксономические исследования животных как основа инвентаризации биоразнообразия и его информационное обеспечение».

Литература

- Кирейчук А.Г., Лобанов А.Л. Роль сайта «Жуки и колеоптерологи» в организации колеоптерологических исследований // Научный сервис в сети ИНТЕРНЕТ: Труды Всероссийской научной конференции. Новороссийск, 2004. С. 87–90.
- Лобанов А.Л., Смирнов И.С., Кирейчук А.Г. Тематический сайт «Жуки и колеоптерологи» Зоологического института РАН как электронные библиотека и коллекция // Электронные библиотеки. Труды XVI Всероссийской научной конференции RCDL-2014. Дубна: ОИЯИ, 2014. С. 416–419.
- Смирнов И.С., Лобанов А.Л., Кирейчук А.Г. Виртуальный научный коллектив тематического суперсайта «Жуки и колеоптерологи» Зоологического института РАН // Электронные библиотеки. Труды XIII Всероссийской научной конференции «RCDL-2011». Воронеж, 2011. С. 272–278.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ БЕРЕГОВЫХ ЛАСТОЧЕК *RIPARIA RIPARIA EILATA* SHIRIHAI & COLSTON, 1992 (AVES: HIRUNDINIDAE)

В.М. Лоскот¹, Й. Мликовский²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,

²Национальный музей, Прага, Чехия

Многие птицы Восточной Европы и Западной Сибири летят на свои восточноафриканские зимовки вдоль восточного побережья Средиземного моря. Большинство использует в качестве направляющей линии грабен сирийско-африканского разлома, который включает долину реки Иордан и долину Араба (Арава), лежащую между Мёртвым морем и заливом Акаба (Эйлатский залив) Красного моря. На этом грандиозном птичьем пути, интенсивно используемом весной и осенью, у северной окраины города Эйлат расположен Международный центр изучения и кольцевания птиц. Здесь в 1984–1988 гг. Мерав Геллерт (Merav Gellert) и Хадорам Ширихай (Hadoram Shirihai) окольцевали более 5 000 береговых ласточек (Shirihai & Colston, 1992). В пике весеннего пролёта их численность достигала до 20 000 особей в день и уступала лишь численности деревенской ласточки (*Hirundo rustica* L.) среди пролетающих в долине Арабы других представителей семейства.

Среди окольцованных весной 2 000 береговых ласточек 75% особей Геллерт и Ширихаи отнесли к птицам номинативного подвида *R. riparia riparia* (L., 1758) и 20% к ласточкам азиатского подвида *R. riparia diluta*, таксономический ранг которого сейчас повышен до видового – бледная ласточка *Riparia diluta* (Sharpe et Wyatt, 1893). С определением остальных 5% птиц (105 особей) возникли затруднения. Шкурки трёх подобных особей, пойманных в 1990 г. (2 экз.) и 1991 г., Ширихаи привёз в Британский музей естественной истории (Тринг, Англия), где совместно с Питером Колстоном (Peter R. Colston) сравнил с музейными шкурками птиц пяти подвигов, относимых тогда к береговой ласточке *R. riparia* (*riparia*, *diluta*, *shelleyi*, *indica*, *ijimae*). Оказалось, что эти ласточки из Эйлата отличаются от птиц перечисленных подвигов уникальным сочетанием признаков окраски оперения и размеров, которое послужило основанием для описания нового подвида *R. riparia eilata* Shirihai & Colston, 1992. Взрослые *eilata* в свежем оперении длиной крыла 94 мм (87.5–98.6, $n = 105$) не отличаются от африканских *shelleyi* и индийских *indica*, но имеют более тёмный верх и поясok на груди. Северные формы крупнее: средняя длина крыла у них превышает 100 мм (96–120); причём интенсивностью окраски тёмного оперения *eilata* близка *riparia* и превосходит *diluta*. Но особенно резко она отличается от остальных *R. riparia* рыжевато-бурым подбородком и пёстрым горлом, беловатые вершины перьев которого несут бурые пятнышки шириной около 1 мм.

Весной ласточки с признаками *eilata* отмечены 20.02–24.04, с пиком пролёта 20.03–6.04, когда отлавливали до 13 особей за утро; сроки пролёта двух северных форм более продолжительные и поздние; они летят с февраля–середины марта по июнь с пиком пролёта 30.03–7.05 у *diluta* и 23.04–23.05 у *riparia*. С учётом более ранних сроков пролёта и относительной короткокрылости *eilata* Ширихаи и Колстон предположили, что её изолированное гнездование расположено несколько восточнее Израиля возможно в Сирии или Ираке, хотя музейные экземпляры, свидетельствующие об этом, были им неизвестны. Осенью по их данным в Эйлате доминируют *riparia*, редки *diluta*, поймано также «...небольшое количество вероятных *eilata*, включая молодых птиц, но они изучены менее интенсивно», чем весенние особи.

В описании отсутствуют иллюстрации; *indica* (сейчас это – *R. diluta indica*) и восточноазиатские *R. r. ijimae*. в Эйлате не встречаются. В дальнейшем оказалось, что пути пролёта и зимовки бледной ласточки *R. diluta* также расположены вне Египта и Ближнего Востока (Kirwan & Grieve, 2013), поэтому 95% окольцованных Геллертом и Ширихаи птиц, очевидно, принадлежали исключительно *R. r. riparia*. Хотя места гнездо-

вания *R. r. eilata* продолжают оставаться неизвестными, таксон признаётся валидным в основных региональных и мировых сводках (Shirihai, 1996; Turner, 2004; Dickinson & Christidis, 2014).

Мы изучили голотип и паратипы *R. r. eilata*, оба синтипа *R. r. shelleyi* (Sharpe, 1885) из Египта, добытые в 1868 г. и 14 других экземпляров этого подвида, добытых в 1893–1920 гг., которые хранятся в Тринге. В анализ включены также взрослый и молодой самцы и молодая самка *R. r. shelleyi*, добытые в апреле 1822 г. в Сев. Судане, из коллекции Берлинского университета. Изучена также внутривидовая изменчивость окраски оперения и размеров береговой (*R. riparia*) и бледной (*R. diluta*) ласточек в коллекциях Петербурга, Москвы, Берлина и Чикаго – всего более 500 экз. Сведения об окраске оперения ещё около 200 особей *R. riparia* получены при изучении фотографий этого вида, размещённых в Интернете.

Проведенный анализ позволил заключить: 1) мелкими размерами *R. r. eilata* сходна с *R. r. shelleyi*; 2) отличия в интенсивности окраски тёмных партий их оперения связаны преимущественно со временем хранения шкурок в коллекциях (все *R. r. shelleyi* добыты до 1920 г.), частично также с возрастом (взрослые птицы старше года обычно темнее) и индивидуальной изменчивостью признака; 3) изменчивость окраски подбородка и горла у двух самцов-первогодков (один из них голотип) и взрослой (старше года) самки *R. r. eilata*, собранных Х. Ширихаи, полностью укладывается в пределы возрастной и индивидуальной изменчивости окраски этих участков оперения у береговой ласточки *R. riparia* (в том числе *R. r. shelleyi*). Пятнистое или сплошь бурое горло часто (до 60%) встречается у молодых птиц в гнездовом наряде, но сохраняется и у некоторых (около 3%) первогодков после первой зимней линьки (оба самца *R. r. eilata*). Редкие пятнышки на подбородке и по бокам горла у основания клюва встречаются и у отдельных взрослых особей старше года (самка *R. r. eilata*). Таким образом, мы полагаем, что

Riparia riparia. shelleyi (Sharpe, 1885) = *Riparia riparia eilata* Shirihai & Colston, 1992, syn. n.

Вероятно, многочисленные стаи береговых ласточек *R. r. riparia*, пролетающие весной в долине Арабы, увлекают за собой немногих *R. r. shelleyi*, особенно первогодков. В мае–начале июля сюда и в долину Иордана могут уже попадать отдельные *R. r. shelleyi* в гнездовом оперении, о чём свидетельствуют результаты кольцевания Френсиса Аргайла (F. Argyle) в 2015 г. близ оз. Хула 1990 экз. *R. r. riparia*, среди которых встречены 6 таких птиц (Garner, 2015). Не исключено, что ласточки, изолированно гнездящиеся в долине Нила (на юг до Сев. Судана), заслуживают выделения в ранге вида *Riparia shelleyi* (Sharpe, 1885).

Литература

- Dickinson E.C., Christidis L. (eds.). The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th edition. Vol. 2. Eastbourne (U.K.): Aves Press, 2014. 752 p.
- Garner M. Blogg «eilata Sand Martins» (Enigmatic *eilata* – ‘Little’ Sand Martins – in summer) // Birding Frontiers, 26.11.2015.
- Kirwan G.M., Grieve A. Unravelling Meinertzhagen-generated confusion concerning the occurrence of Pale Sand Martin *Riparia diluta* in Egypt and the Near East, with a review of the species’ status in the Middle East // Sandgrouse. 2013. Vol. 35, № 2. P. 114–125.
- Turner A.K. Family Hirundinidae (swallows and martins) / del Hoyo J., Elliott A., Christie D.A. (eds). Handbook of the birds of the world. Vol. 9. Barcelona: Lynx Edicions, 2004. P. 602–685.
- Shirihai H. The birds of Israel. London: Academic Press, 1996. 692 p.
- Shirihai H., Colston P.R. A new race of the Sand Martin *Riparia riparia* from Israel // Bulletin of the British Ornithologists’ Club. 1992. Vol. 112. P. 129–132.

МЕЙОТИЧЕСКАЯ СЕГРЕГАЦИЯ ХРОМОСОМ, ВЕДУЩАЯ К ФОРМИРОВАНИЮ НОВЫХ КАРИОТИПОВ И ГИБРИДОГЕННОМУ ВИДООБРАЗОВАНИЮ БЕЗ ИЗМЕНЕНИЯ УРОВНЯ ПЛОИДНОСТИ

В.А. Лухтанов, В.Г. Кузнецова, Н.А. Шаповал, Б.А. Анохин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Новые карiotипы возникают чаще всего в результате хромосомных мутаций и последующей фиксации хромосомных перестроек в гомозиготном состоянии. Другой механизм эволюции карiotипов – это дубликации отдельных хромосом и целых хромосомных наборов. Однако есть и третий путь, в основе которого лежит мейотическая сегрегация хромосом у межвидовых гибридов, полученных от цитогенетически дифференцированных родителей. О возможности этого механизма говорилось еще на заре цитогенетики (Müntzing, 1930; Stebbins, 1957; Grant, 1958). Однако методические трудности обнаружения диплоидных гибридных форм в домолекулярную эпоху не позволяли изучать это явление в природе, а возможные масштабы карiotипических изменений посредством этого механизма казались ограниченными. Наши данные (Lukhtanov et al., 2011, 2015) показывают нормальную или почти нормальную сегрегацию хромосом у гибридов чешуекрылых насекомых (Lepidoptera),

полученных при скрещивании родительских форм, различающихся, как минимум, 25 хромосомными слияниями. Повторение этого процесса в ряду поколений может приводить к появлению нового сбалансированного диплоидного кариотипа, в котором все перестройки зафиксированы в гомозиготном состоянии. В этом кариотипе каждая из хромосом получена от одного из родителей, но их комбинация, а также и число хромосом резко отличаются от таковых у предковых форм. Следствием этого процесса может быть также возникновение нового диплоидного вида.

Более детально сценарий гомоплоидного гибридогенного видообразования (т. е. видообразования за счет мейотической сегрегации хромосом и без изменения уровня пloidности) был исследован нами на примере бабочек-голубянок рода *Polyommatus* (Lepidoptera, Lycaenidae). Было проведено комплексное исследование межвидовой гибридизации в группе трех видов (*P. morgani*, *P. karindus* и *P. peilei*) на основе анализа филогеографических, экологических, морфологических, кариологических, молекулярных и цитомолекулярных данных.

На первом этапе исследования кариотипы видов рода *Polyommatus* были изучены с использованием стандартных (рутинных) методов окрашивания. Оказалось, что в хромосомном наборе вида *P. morgani* имеются 24–27 пар относительно крупных хромосом. Вид *P. karindus*, наоборот, характеризуется наличием большого числа хромосом (68 пар), большая часть из которых имеет мелкие размеры. Вид *P. peilei* имеет промежуточное число хромосом (40 пар), среди которых есть как крупные, так и мелкие хромосомы. Эти три вида симпатричны в природе и в настоящее время полностью репродуктивно изолированы друг от друга. Это подтверждается цитогенетическим анализом большого числа образцов (442 особи), который не выявил случаев современной гибридизации. Тем не менее такая гибридизация была в прошлом (скорее всего, в интервале от 2100 до 36000 лет назад), о чем свидетельствует выявленная митохондриальная интрогрессия между видами.

Мы предположили, что *P. peilei* является гибридным видом, возникшим в прошлом в результате гибридизации между *P. karindus* и *P. morgani*. Для проверки этого предположения был использован метод геномной *in situ* гибридизации (GISH). Вначале были изготовлены давленные препараты предполагаемого гибридного вида *P. peilei*. Затем из каждого предполагаемого родительского вида была выделена тотальная ДНК, из которой были получены молекулярные зонды, меченные флуорохромами. Для подавления неспецифической гибридизации зондов с мишенями были использованы супрессоры, блокирующие связывание

зондов с той частью генома, которая является общей для предполагаемых родительских видов. При этом при использовании в качестве зонда ДНК одного предполагаемого родительского вида, в качестве супрессора была использована фрагментированная тотальная ДНК от другого предполагаемого родительского вида. Использование метода GISH показало, что *P. peilei* является гибридным видом, полученным в результате гибридизации между *P. karindus* и *P. morgani*. При этом геном *P. peilei* состоит из мелких хромосом, располагающихся на периферии метафазной пластинки и унаследованных от *P. karindus*, и относительно крупных хромосом, располагающихся в центре метафазной пластинки и унаследованных от *P. morgani*. Наличие у *P. peilei* интактных хромосомных блоков, полученных от *P. karindus* и *P. morgani*, является свидетельством постзиготической изоляции, вызванной хромосомными перестройками, возникшими сразу после объединения частей родительских геномов, так как в противном случае в результате мейотической рекомбинации эти хромосомные блоки были бы разрушены.

Основной задачей на следующем этапе было получение независимого подтверждения гомоплоидного гибридогенного видообразования молекулярными методами, а точнее, основываясь на значительном числе молекулярных маркеров. Для выполнения этой задачи мы использовали метод AFLP (полиморфизм длин амплифицированных фрагментов), позволяющий получить большое число фрагментов ДНК (молекулярных маркеров) из геномной ДНК организма. Такие ДНК-фрагменты могут использоваться для сравнения геномов разных видов. Анализ молекулярных AFLP маркеров дал независимое подтверждение гибридной природы *P. peilei*, показав, что геном этого вида имеет мозаичную структуру и представляет смесь AFLP аллелей обоих родительских видов (*P. karindus* и *P. morgani*).

В целом наши данные показывают, что: 1) диплоидный вид *P. peilei* имеет мозаичный геном, т.е. представляет собой смесь геномов родительских видов; 2) гибридный вид *P. peilei* репродуктивно изолирован от родительских видов; 3) гибридизация играла основную роль в возникновении изоляционных механизмов, препятствующих скрещиванию гибридного вида с родительскими формами.

Таким образом, мейотическая сегрегация хромосом у гибридных особей, возникших в природе, привела к формированию принципиально нового кариотипа и гибридогенному видообразованию без изменения уровня плоидности.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 15-04-01581 и 17-04-00828.

Литература

- Grant V.* The regulation of recombination in plants // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. Vol. 23. P. 337–363.
- Lukhtanov V.A., Dinca V., Talavera G., Vila R.* Unprecedented within-species chromosome number cline in the Wood White butterfly *Leptidea sinapis* and its significance for karyotype evolution and speciation // BMC Evolutionary Biology. 2011. Vol. 11, No. 109.
- Lukhtanov V.A., Shapoval N.A., Anokhin B.A., Saifitdinova A.F., Kuznetsova V.G.* Homoploid hybrid speciation and genome evolution via chromosome sorting // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2015. Vol. 282, No. 1807. e.20150157.
- Müntzing A.* Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis* with special reference to the nature and inheritance of partial sterility // Hereditas. 1930. Vol. 13. P. 185–341.
- Stebbins G.L.* Self fertilization and population variability in the higher plants // American Naturalist. 1957. Vol. 91. P. 337–354.

МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ ПУХОЕДОВ ПЕРЕЛЕТНЫХ ПТИЦ КУРШСКОЙ КОСЫ

О.Д. Малышева

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Первые данные о пухоедах птиц Куршской косы приведены в работе Голиковой М.Н. (1959), где даны результаты определения 30 видов пухоедов с 25 видов некоторых озерных птиц. Исследования фауны пухоедов перелетных птиц на изучаемой территории до настоящего времени никем не проводились.

Материал для данного сообщения собирали осенью 2008 г., весной 2009 г. и 2017 г. в период весеннего и осеннего пролетов птиц на территории биологической станции ЗИН «Рыбачий». Всего исследованы 2010 птиц, принадлежащих 65 видам следующих 5 отрядов: воробьинообразные (59 видов), дятлообразные (3 вида) и ястребообразные (1 вид), ракшеобразные (1 вид) и птицы-носороги (1 вид). Пухоеды были обнаружены на 33 видах птиц трех из перечисленных выше отрядов. На 12% всех осмотренных птиц были обнаружены пухоеды. Наиболее сильно заражены клест-еловик (100%), чечетка (81.7), городская ласточка (57.3), вьюрок (53.7), чиж (51.7). Слабо заражены: зарянка (0.63%), пеночка-весничка (1.15%), черноголовая славка (1.33%), горихвостка (2.03%), пеночка-теньковка (2.16%). Не обнаружены пухоеды на пеноч-

ке-трещотке (72 экз.), славке-завирушке (64), мухоловке-пеструшке (43), лесной завирушке (20), серой славке (20), камышовке-барсучок (16), белой трясогузке (15), тростниковой камышовке (13) и серой мухоловке (11). Максимальная интенсивность инвазии на одной особи отмечена у черного дрозда (102 экз.) и зяблика (41). Не найдены пухоеды еще у 21 видов птиц, преимущественно у тех, которые осмотрены в малом числе (1–9 экз.). Однако на некоторых видах птиц, представленных единичными находками, пухоеды были обнаружены: кедровка (65 экз.), желна (43), сорока (22) полевой конек (8), жулан обыкновенный (2).

Всего собраны 1952 пухоеда 50 видов принадлежащих к 3 семействам: Menoponidae (12 видов), Ricinidae (4 видов), Philopteridae (34 вида). Из семейства Menoponidae на птицах обнаружены следующие виды: *Menacanthus euristerus* (Burmeister, 1838) (черный дрозд, певчий дрозд, щегол), *M. curucca* (Schrank, 1776) (садовая славка), *M. sinuatus* (Burmeister, 1838) (большая синица), *M. camelinus* (Nitzsch [in Giebel], 1874) (жулан обыкновенный), *M. sp.* (желтоголовый королек), *M. sp. 2* (вьорок), *M. sp. 3* (пеночка-весничка), *M. sp. 4* (большая синица, лазоревка), *Myrsidea quadrimaculata* (Carriger, 1902) (клест-еловик), *M. rustica* (Giebel, 1874) (деревенская ласточка), *M. sp.* (зяблик), *Colpoccephalum inaequale* (Burmeister, 1838) (желна). Из семейства Ricinidae – *Ricinus elongatus* (Olfers, 1816) (черный дрозд), *R. frenatus* (Burmeister, 1838) (королек желтоголовый, чиж), *R. fringillae* (De Geer, 1778) (зяблик, обыкновенная овсянка, полевой конек), *R. rubeculae* (Schrank, 1776) (зарянка). Из семейства Philopteridae – *Brueelia glandarii* (Denny, 1842) (сойка), *B. merulensis* (Denny, 1842) (черный дрозд), *B. olivacea* (Burmeister, 1838) (кедровка), *B. turdinulae* (Ansari, 1956) (певчий дрозд), *B. domestica* (Kellog & Chapman, 1899) (деревенская ласточка), *B. gracilis* (Burmeister, 1838) (городская ласточка), *B. sp.* (пеночка-весничка), *B. sp. 1* (большая синица), *B. sp. 2* (лазоревка), *B. sp. 3* (кедровка), *B. sp. 4* (чиж), *B. sp. 5* (черный дрозд), *B. sp. 6* (черноголовая славка), *Degeeriella nisus* (Giebel, 1866) (ястреб-перепелятник), *Penenirmus albiventris* (Scopoli, 1763) (крапивник), *P. serrilimbus* (Burmeister, 1838) (вертишейка), *P. sp.* (желна), *P. sp. 1* (длиннохвостая синица), *Philopterus citrinella* (Schrank, 1776) (овсянка обыкновенная), *Ph. crassipes* (Burmeister, 1838) (кедровка), *Ph. curvirostrae* (Schrank, 1776) (клест-еловик), *Ph. fortunatus* (Zlotorzyska, 1964) (зяблик), *Ph. garruli* Boisduval et Lacordaire 1835 (сойка), *Ph. hercynicus* (Meу, 1988) (лазоревка), *Ph. rapax* (Zlotorzyska, 1964) (вьорок), *Ph. reguli* (Denny, 1842) (королек желтоголовый), *Ph. residuus* (Zlotorzyska, 1964) (тростниковая овсянка), *Ph. rubeculae* (Denny, 1842) (зарянка), *Ph. linariae* (Piaget, 1885) (чететка), *Ph. excisus* Nitzsch, 1818

(городская ласточка), *Ph. picae* (Denny, 1842) (сорока), *Ph. sp.* (чиж), *Ph. sp. 1* (певчий дрозд), *Ph. sp. 2* (черный дрозд).

Автор благодарен сотрудникам Биологической станции «Рыбачий» (ЗИН РАН) на Куршской косе за предоставленную возможность собирать материал, а также С.В. Миронову за участие в сборе материала, С.Г. Медведеву за поддержку в работе, О.О. Толстенкову за предоставленный материал. Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 15-04-08407.

Литература

- Голикова М.Н. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области. II. Паразитофауна птиц. // Экологическая паразитология. Сб. статей. 1959, с. 150–204.
- Федоренко И.А. Пухоеды. Фауна Украины. Т. 22, вып. 9. Киев: Наук. думка, 1987. 165 с.
- Adam C., Sandor A.D. New data on the Chewing louse fauna (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera) from Romania. Part II // Travaux du Muséum National d'histoire Naturelle «Grigore Antipa». 2005. Vol. 48. P. 65–86.
- Ansari M.A.R. A revision of the *Brueelia* (Mallophaga) species infesting the Corvidae. Part I // Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology. 1956. Vol. 4, No. 8. P. 369–406.
- Ansari M.A.R. Studies on *Brueelia* species (Mallophaga) occurring on True Thrushes // Biologia. 1956a. Vol. 2. P. 102–143.
- Clay T., Hopkins G.H.E. The early literature on Mallophaga. Pt 2. 1951. Ibid–2, N 1. P. 1–36.
- Clay T., Hopkins G.H.E. The early literature on Mallophaga. Pt 3. 1954. Ibid–3, N 6. P. 223–226.
- Conzales A.J., Caabeiro F.R., Mateo M.P.M. Estudio taxonomico de Mallofagos parasitos de *Turdus philomelos* Brenm. 1980. P. 205–218.
- Dalgleish R.C. The *Penenirmus* (Mallophaga: Ischnocera) of the Picidae (Aves: Piciformes) // New York Entomological Society. 1972. Vol. 80. P. 83–104.
- Eichler W. Die Federlinge der Drosseln (Bedeutung der Vogelwelt in Forschung und Praxis). Vortrade der 1. Ornifolog. Tagung der DDR am 21–22. Okt. 1950 in Leipzig. Berlin. 1951. S. 29–47.
- May E. Zur Taxonomie der auf Meisen (Paridae) Parasitierenden Docophorus–Arten (Insecta, Phthiraptera, Philopteridae) // Rudolstadtcr nat.hist.Schr. 1988. Bd. 1. S. 71–77.
- Price R. The *Menacanthus eurysternus* Complex (Mallophaga: Menoponidae) of the Passeriformes and Piciformes (Aves). 1975. Vol. 68, No. 4. P. 617–662.
- Price R. The *Menacanthus* (Mallophaga: Menoponidae) of the Passeriformes (Aves) // J. Med. Entomol. 1977. Vol. 14, no. 2. P. 207–220.
- Price R.D., Henthall R.A., Palma R.L., Johnson K.P., Clayton D.H. The chewing lice: world checklist and biological overview. Illinois, 2003. 501 pp.

- Rheinwald G.* Die Mallophagengattung *Ricinus* De Geer, 1778 // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 1968. Bd. 65. S. 181–326.
- Sychra O., Kounek F., Papoušek I., Čapek M., Cardenas-Callirgos J.M., Franco S., Literak I.* Chewing lice (Phthiraptera: Amblycera et Ischnocera) from wrens (Passeriformes: Troglodytidae), with description of new species of *Myrsidea* // Acta Entomologica Musei Nationalis Prage. 2014. Vol. 54, no. 1. P. 1–27.
- Zlotorzyska J.* Mallophaga parasitizing Passeriformes and Pici. Pt 3. Philopterae. Ibid., 1964. Vol. 12, No. 37. P. 401–432.

СТЕБЛЕГЛАЗЫЕ МУХИ (DIPTERA, CYCLORRHANA, DIOPSIDAE) ПАЛЕАРКТИКИ

Э.П. Нарчук

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Diopsidae – небольшое своеобразное семейство двукрылых насекомых с широко раздвинутыми глазами на выступах головы. В некоторых семействах Diptera (Otitidae, Drosophilidae, Micropezidae, Platystomatiidae, Periscelididae, Richardidae) немногие виды имеют выступы головы, но они не несут антенны и имеются только у самцов. Diopsidae в основном обитают в Афротропической и Ориентальной областях, немногие виды только из рода *Sphyracephala* известны из Голарктики. Первые Diopsidae были описаны Лinneем в 1775 г. К настоящему времени описано около 200 видов из 15 родов, но многие виды представляют собой комплекс близких видов. Положение Diopsidae в системе отряда трактуется по-разному, их выделяют в отдельное надсемейство, включают в надсемейства Nothyboidea или Neriioidea (Griffiths, 1972; Hennig, 1973; Feijen, 1989; Wiegmann et al, 2000). Как сестринское семейство рассматриваются Syringogastridae. Сем. Diopsidae (Billiberg, 1820) характеризуется следующими признаками: голова с боковыми выступами, несущими глаза и антенны, ариста без разветвлений, щиток и метаплевры с парой шипов, передние бедра утолщены и с шипами, в крыле нет перерыва у костальной жилки, дискальная поперечная жилка отсутствует, анальная жилка не достигает края крыла, у самцов 7+8 тергостернит асимметричен в роде *Sphyracephala* Say, 1828 и вторично симметричен в продвинутых родах, например у *Teleopsis* (Ovchinnikova, Galinskaaya, 2016). Мухи средних размеров (3–12 мм). Крылья узкие, часто с темным рисунком, брюшко сужено в основании. Мухи обычно держатся во влажных, затененных местах, по берегам рек и других водоемов. Личинки мускоидного типа с выступами на заднем конце, несущими стиг-

мы; развиваются в основном в гниющих веществах растительного происхождения, редко – в живых злаковых растениях. Фитофаги известны только в роде *Diopsis*. Экономическое значение имеют в Африке, где *D. macrophthalma* Curran, 1817 – первичный вредитель молодых растений риса, *D. apicalis* Dalman, 1817 – вторичный вредитель кукурузы (Descamp, 1957; Morgan, 1973), и в Индии, где *D. indica* Westwood, 1837 выводили из стеблей кукурузы. У некоторых видов личинки – хищники, нападают на личинок других видов Diptera в побегах.

Высказано много гипотез о роли и значении расположения глаз на стебельках, но большинство из них не имеет экспериментального подтверждения, за исключением диоптического зрения. У крупных диопсид «ближайшее поле», где возможна оценка размера и расстояния, составляет 0.6 м, а у *Calliphora* – только 0.06 м (De la Motte & Burkhard, 1983). Гипотезы о перископическом зрении, фиксации движения головы, распознавания своего вида, балансирующей функции при «стоячем» полете, мимикрии с муравьями, ихневмонидами, богомолами, муравьями, осами и даже пауками пока не нашли подтверждения. Некоторые из них могут в дальнейшем рассматриваться, так как сумеют давать селективное преимущество. У мух, находящихся в пупарии, выросты головы не развиты. Глаза постепенно раздвигаются после выхода из пупария. Этим объясняются значительные внутривидовые вариации длины выступов. У самцов выступы немного длиннее, чем у самок. Длина выступов коррелирует с размерами тела. В ритуальной борьбе самцы с большими выступами выигрывают.

Ископаемые Diopsidae, известные из балтийского янтаря и сланцев того же возраста, имели короткие выступы. Вымерший род *Prophsyracephala* Hennig, 1965 содержит 3 вида: *P. breviata* (Meunier, 1902r), *P. succini* (Loew, 1873) – из балтийского янтаря (поздний эоцен – ранний олигоцен), *P. rubiensis* Lewis, 1971 из США (поздний олигоцен) и один не названный вид (Lutz, 1985) из нижнего олигоцена Франции.

Род *Sphyracephala* Say, 1828 включает 10 видов, только 4 отмечены в Палеарктике. Это – мелкие двукрылые (до 5 мм) с очень короткими и широкими глазными выступами; шипы на груди (супрааллярные и интерааллярные) отсутствуют; шипы на щитке короткие с длинной апикальной щетинкой. Передние бедра слегка утолщены с двумя рядами бугорков, несущих щетинки. Брюшко умеренно сужено в основании. Виды *Sphyracephala* в Палеарктике – реликты третичной тропической фауны. Известны 4 вида: *S. babadjanidesi* Zaitzev, 1919 описан из окрестностей Ганжи, Азербайджан по 6 экз. В коллекции Зоологического института РАН имеется более 500 экз. этого вида, собранных практически в том же

месте, что и типовые экземпляры. Попытка найти тип в коллекции Института зоологии Грузии, где работал Ф.А. Зайцев, не увенчалась успехом, поэтому здесь выделяется неотип – самец с этикеткой «окр. Ганжи, р. Качкарка, 2.07.1933 (Лукьянович)».

Нахождение в одной точке в одно время многочисленных экземпляров указывает на то, что виду свойственно гregarное поведение, что отмечалось и для других видов Diopsidae. Вид *S. nigrimana* (Loew, 1873) описан с притока Амура по материалу, полученному от А. Федченко. До описания был отмечен для России из Владивостока И.А. Порчинским в 1871 г. как неарктический *S. brevicornis* Say. Распространен в Приморском крае на север до линии Бикин-Белимбе. В Китае известен из Манчжурии (Сев. Китай). Этому виду также свойственно гregarное поведение, в Супутинском заповеднике собрано в один день более 150 экз. Активны имаго с апреля по конец октября, вероятно, имаго зимуют. Вид *S. europae* Papp et Foldvari, 1997 описан из Венгрии по 19 экз. и по описанию незначительно отличается от *S. babadjanidesi*. Исследование типового материала необходимо для синонимии. Еще один вид – *S. beccarii* (Rondani, 1873) – афротропический, но заходит на север Африки, найден в Алжире.

Литература

- Зайцев Ф.А. Новый представитель тропической фауны в Закавказье (Diptera, Diopsidae) // Известия Кавказского музея. 1918. Т. 7. С. 1–6.
- Descamps M. Recherches morphologiques et biologiques sur les Diopsidae du Nord Camerun // Bulletin Science. 1957. Vol. 7. P. 1–154.
- Feijen H.R. Diopsidae // Flies of Nearctic Region. Vol. 9. Cyclorrhapha III, Schizophora other than Calyptratae. 1989. Pt. 12. P. 1–122.
- Griffiths G.C.D. The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha with special reference to the structure of male postabdomen // Series entomologica, 1972. Vol. 8. 340 pp.
- Hennig W. 31. Diptera (Zweiflugler) // Kukenthal W. Handbuch der Zoologie. 1973. Bd. 4. Th. 2. 337 S.
- Loew H. Über die Arten der Gattung Sphyracephala Say // Zeitschrift für die Gesamten Naturwissenschaften. 1873. Bd. 42. S. 102–105.
- Morgan H.G., Abu J.E. Weed host of Diopsid (Dipt.) vice stemborers in Ghana // Entomologists Monthly Magazine. 1973. Vol. 108. P. 105.
- Motte I, de la and Burkhard D. Portrait of an Asian stalk-eyed fly // Naturwissenschaften. 1983. Bd. 70. S. 451–461.
- Ovchinnikova O.G., Galinskaya T.V. Musculature of the male genitalia of a member of the genus *Teleopsis* Rondani, 1875 (Diopsidae, Diptera) // Oriental insects. 2016. Vol. 52, No. 6. P. 61–68.

Papp L., Foldvari M. Sphyracephala europea sp. n. (Diptera, Diopsidae) from Hungary represents a family new to Europe // *Folia entomologica hungarica*. 1997. Vol. 58. P. 137–146.

Portschinsky J. Notice géographique sur *Diopsis brevicornis* Say // *Horae Societate entomologique Rossicae*. 1872. T. 8. P. 287–288.

Wiegmann B.M., Trautwein M.D., Winkler I.S. et al. Episodic radiation in the fly tree of life. 2000. [www.pnas.org/cgi/doi/ 10.1073/pnas.10126751082000](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.10126751082000)

К 60-ЛЕТИЮ ОТЕЧЕСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЭКОСИСТЕМ АНТАРКТИКИ

**А.В. Неелов¹, Б.И. Сиренко¹, И.С. Смирнов¹,
С.Ю. Гагаев¹, А.А. Голиков¹, М.П. Андреев², М.В. Гаврило³**

¹*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург*

²*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург*

³*Национальный парк «Русская Арктика», Архангельск*

Начало изучения антарктической биоты, её флоры, фауны, микробиоты и экосистем в целом было положено отечественными учёными во время 1-й КАЭ 1955–56 гг. В первой экспедиции к берегам Шестого континента на д/э «Обь», 30 ноября 1955 г. отправившейся из порта Калининград, а за ней и на «Лене», участвовали биологи из институтов АН СССР и ВНИРО, в том числе сотрудники ЗИНа: ставший вскоре лидером российских антарктических исследований и будущий чл.-корр. РАН А.П. Андрияшев, П.В. Ушаков и К.А. Бродский. В течение десятков лет, вплоть до сегодняшних дней, интенсивных, зачастую пионерских полевых и камеральных исследований морской (в первую очередь) и наземной фауны и флоры Антарктики были получены во многом уникальные фактические результаты и сделаны фундаментальные теоретические обобщения в изучении антарктической биоты, которые сразу же выдвинули отечественных учёных в мировые лидеры, а советскую (ныне российскую) биологическую науку в число ведущих научных школ в деле познания жизни в Южном океане и на Шестом континенте. О начальном этапе отечественных биологических исследований в Южном океане и у берегов Антарктиды, как и на самом Шестом континенте и их развитии в течение 50 лет активных и разнообразных комплексных работ учёными различных научных институтов и производственных структур разного ведомственного подчинения и о выдающихся результатах этих исследований был сделан подробный пленарный доклад на Юбилейной научной сессии, посвящённой 50-летию присутствия нашей страны в 130

Антарктике, 12.04.2006 г. в Арктическом и Антарктическом научно-исследовательском институте (Неелов и др., 2007).

Одним из важнейших этапов гидробиологических работ в тот период была организация и проведение двух сезонных (в составе 11-й в 1965–1966 гг., 13-й САЭ в 1967–1968 гг.) и круглогодичной под руководством Е.Н. Грузова (в 16-й САЭ в 1970–1972 гг.) лёгководолазных гидробиологических экспедиций ЗИН РАН, когда впервые в истории изучения Антарктики учёными были исследованы с помощью акваланга прибрежные участки шельфа и криопелагические (подледные) биоценозы в море Дейвиса в районе обсерватории «Мирный». Во время этих работ были проведены фенологические исследования донных сообществ животных и водорослей (до глубины 60 м) и прибрежных криопелагических биоценозов у архипелага Хасуэлл, а также продукционных циклов в этих экосистемах. Также был впервые собран великолепный коллекционный материал с не доступных для судового траления малых глубин прибрежного мелководья. Накопленные за весь этот период исследований фактические материалы позволили уже тогда сделать ряд новых крупных обобщений и теоретических заключений (Неелов и др., 2007).

Однако фактическое прекращение с 1991 г. отечественных натуральных биологических исследований в Антарктике привело за последующие годы не только к потере нашего лидерства в изучении биоты Антарктики, но и к уменьшению геополитической роли России в мировой науке и её влияния на развитие биологических исследований в Южном океане и на материке. Поэтому первоочередной задачей стало восстановление Россией отечественных натуральных исследований в Антарктике, что стало возможным после принятия к реализации ФЦП «Мировой океан» в 1999 г. В ЗИНе был подготовлен проект комплексных исследований всего разнообразия антарктической биоты с привлечением различных учреждений страны в качестве соисполнителей, с руководящей ролью ЗИНа как головного учреждения. В первые годы было два проекта: № 16 «Комплексное изучение антарктической биоты» и № 15 «Создание информационно-поисковой системы по экологии бентоса Антарктики (ЭКОАНТ)», которые просуществовали два срока по три года: 1999–2001 и 2002–2004 гг., затем число проектов было сокращено, и наши проекты были объединены и получили № 11: 2005–2007 и 2008–2010 гг., а затем, по условиям конкурса вместе с изменением названия, и номер 4 – «Определение состояния антарктических экосистем, оценка окружающей среды в районе работ Российской антарктической экспедиции» 2011–2013 гг., после чего ФЦП «Мировой океан» была закрыта и финансирование всех подпрограмм и проектов прекращено, что имеет

место и поныне. В реализации всех этих проектов принимали участие в разные годы сотрудники следующих организаций: ЗИН РАН (головная организация), БИН РАН, ИО РАН, ИОЗ РАН, ААНИИ, СПбГУ, ВНИРО, АтлантНИРО, ММБИ РАН, ИВ РАН. Основу коллектива научных сотрудников ЗИНа, принимавших участие в реализации проектов, составляли сотрудники межлабораторной группы антарктических исследований (МГАИ, руководитель А.П. Андрияшев) и информационной группы ЗИНа – в среднем ежегодно 25–27 человек при общем числе научных сотрудников в 1999–2013 гг. участвующих в проекте 45 человек ежегодно, но состав по разным причинам несколько изменялся, как, естественно, и тематика исследований. В течение тех 15 лет проекты были профинансированы на общую сумму свыше 32 миллионов рублей, что позволило сотрудникам МГАИ закупить водолазное оборудование, оптику, компьютеры и офисную технику, оплачивать командировочные расходы для участия в конференциях, расходные материалы, выплачивать дополнение к зарплате. По результатам полевых работ и на основе изучения фондовых коллекционных материалов ЗИНа сотрудниками Института за весь этот период опубликованы 469 печатных работ, включая материалы и тезисы докладов, и шесть монографий, седьмая (о структуре донных биоценозов залива Прюдс) подготовлена в настоящее время к печати, сделаны 92 доклада и сообщения. В 2005 г. вышел из печати атлас «Антарктика» том VI в серии «Мировой океан», в котором опубликованы 88 карт и схем (листы 251–271) по различным группам животных, растений, биоресурсам, ООРА и УОНИ в Антарктике, подготовленных участниками проектов.

За 15 лет существования подпрограммы «Антарктика» и финансирования наших проектов удалось организовать и осуществить (благодаря добрым деловым контактам с руководством ААНИИ и РАЭ и их дружеским к нам расположением) 5 круглогодичных гидробиологических экспедиций ЗИНа по мониторингу пелагических экосистем залива Ардли о. Кинг-Джордж (Ватерлоо) (Южные Шетландские о-ва) на станции «Беллинсгаузен» (в 51-й – Н.В. Усов, 52-й, 53-й, 54-й и 55-й РАЭ), 4 сезонных водолазных гидробиологических экспедиции для мониторинга и изучения качественной и количественной структуры донных биоценозов в бухте Нелла залива Прюдс моря Содружества на станции Прогресс (в составе 52-й, 54-й, 59-й, 61-й РАЭ) и одну такую экспедицию (56-я РАЭ) на станцию Беллинсгаузен для продолжения аналогичных работ в заливе Ардли, начатых Е.Н. Грузовым и А.Ф. Пушкиным в 13-й САЭ (руководители работ Б.И. Сиренко и С.Д. Гребельный). В 62-й РАЭ водолазные гидробиологические работы на станции «Прогресс» были продолже-

132

ны силами приглашённых сотрудников. Кроме того, оказалось возможным участвовать в морских сезонных работах в нескольких рейсах на борту НЭС «Академик Фёдоров» (О.С. Воскобойникова, Р.В. Смирнов, В.В. Потин, О.В. Боженова) и в первом рейсе НЭС «Академик Трёшников» в тихоокеанский сектор Южного океана (О.В. Боженова и Б.А. Анохин). Ныне планируется участие наших сотрудников в 63-й РАЭ.

Морские птицы, пингвины и преимущественно трубконосые – именно к этой экологической группе относятся практически все представители антарктической орнитофауны – представляют собой связующее звено между экосистемами Южного океана и ледяного континента. Отечественные орнитологические исследования были начаты в первых антарктических экспедициях и с разной интенсивностью велись на протяжении всей деятельности КАЭ/САЭ/РАЭ; выбор конкретных тем исследований определялся интересами специалистов и возможностями сбора материала, например, организация ООРА № 127 «Архипелаг Хасуэлл» или наблюдение над динамикой численности птиц в знаменитой колонии императорских пингвинов у «Мирного» (руководитель работ и непосредственный участник полевых исследований сотрудник ФГБУН «АНИИ» М.В. Гаврило).

В этот же период вновь были начаты исследования наземных и пресноводных экосистем, включая микробиоту: это работы на высокоширотном оз. Радок и на нескольких озёрах оазиса Ширмахера в районе станции «Новолазаревская»; результаты этих исследований опубликованы (Е.Н. Чеботарев, ИОЗ РАН). Возобновлены и активно проводятся начиная с 51-й РАЭ (2005 г.), ежегодные не только сезонные, но и круглогодичные ботанические исследования лишено-брио и альгофлоры в разных районах континента и на антарктических островах, в том числе на о. Кинг Джордж; получены новые богатые материалы по региональным флорам, в том числе уникальные по ранее никогда не исследованным районам Антарктики (М.П. Андреев и его коллеги, БИН РАН), а также изучение нематод – комменсалов мхов и лишайников, одних из основных биологических компонентов в образовании антарктических почв, наряду с грибами и микроорганизмами (А.Ю. Рысс).

В заключение считаем необходимым отметить, что несмотря на значительные успехи в деле изучения морской биоты Антарктики, огромные возможности были безвозвратно упущены. Из сотен научных рейсов судов системы МРХ СССР в Антарктику лишь в пяти рейсах были собраны и доставлены в научные институты полноценные коллекции донных животных; во многих рейсах не было собрано никаких коллекций, даже рыб. Сейчас, когда прошло уже свыше 25 лет со времени

прекращения крупномасштабного промысла в водах Антарктики, одной из самых насущных задач является изучение сукцессионных процессов в экосистемах, подвергшихся катастрофическому, антропогенному по сути, воздействию промысла. Так, в знаменитой долине Бородатова на шельфе о. Южная Георгия интенсивный промысел привел к существенной перестройке таксономической структуры донных биоценозов из-за механического воздействия на них тралов и огромного, так и оказавшегося неучтенным, влияния отбросов промысла на донные сообщества в таких районах, на что авторы уже обращали внимание раньше. А сегодня также чрезвычайно интересным было бы установление постоянного мониторинга над сукцессионными процессами в донных биоценозах на восточном шельфе Антарктического полуострова после откола в июле месяце этого года грандиозного айсберга (площадью 6000 км²) от шельфового ледника Ларсена в море Уэдделла.

Работа выполнена в рамках тем государственного задания АААА-А17-117030310197-7, АААА-А17-117030310207-3 при многократной финансовой поддержке проектов Подпрограммы «Изучение и исследование Антарктики», Федеральной целевой программы «Мировой Океан» и программы Президиума РАН «Таксономические исследования животных как основа инвентаризации биоразнообразия и его информационное обеспечение».

Литература

Неелов А.В., Смирнов И.С., Гаврило М.В. Отечественным исследованиям экосистем Антарктики – 50 лет // Проблемы Арктики и Антарктики». 2007. № 76. С. 113–130.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ АНТАРКТИЧЕСКИХ БЕЛОКРОВНЫХ РЫБ РОДА *CHANNICHTHYS* RICHARDSON, 1844 (СЕМ. CHANNICHTHYIDAE)

Е.А. Николаева

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Современная классификация антарктических белокровных рыб рода *Channichthys* Richardson, 1844 (сем. Channichthyidae), эндемиков Кергеленской зоогеографической провинции, нуждается в существенном пересмотре на основе проведения дополнительных комплексных исследований.

В настоящее время разными специалистами в составе данного рода выделяется от 1 полиморфного до 9 отдельных, номинальных, симпатрично распространенных видов, валидность большинства которых вызывает сомнения (Iwami, Kock, 1990; Шандиков, 1995 а, б; Балушкин, 1996; Балушкин, Федоров, 2002; Voskoboïnikova, 2002; Николаева, 2016).

Сложность построения системы этого рода заключается в отсутствии четкого методологического подхода к разработке морфологических критериев оценки значимости признаков. Использование традиционных процентных отношений при морфометрической обработке измеряемых признаков, без учета данной группы рыб, не позволяет надежно дифференцировать все формы рода (Шандиков, 1995 а). В целом рыбы этого рода показывают значительную межвидовую и внутривидовую вариации (Gop, Neemstra, 1990).

Целью нашего исследования стало выполнение комплексной таксономической ревизии рода *Channichthys* на основе классического сравнительного изучения внешней морфологии, строения жаберного аппарата, сейсмодатированной системы и осевого скелета, а также подтверждение или опровержение валидности выделенных ранее видов данного рода с применением многомерных статистических методов.

Материалом для изучения послужили все имеющиеся в коллекции лаборатории ихтиологии Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) экземпляры рыб данного рода (273 шт.), а также голотипы из коллекции Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (Киев) (9 шт.).

В ходе проведенных морфологических исследований и последующего математического статистического анализа полученных данных были получены следующие результаты:

1) Большинство выделенных ранее определительных морфологических признаков (измерительных, счетных, индексов), легших в основу предшествующей ревизии (Шандиков, 1995 б), на основании которой были выделены новые виды рода *Channichthys*, на самом деле практически не работают и не дают достоверных отличий между разными видами.

2) Статистически подтверждена валидность только 4 из описанных ранее 9 видов этого рода: *Channichthys rhinoceratus*, *Ch. velifer*, *Ch. rugosus* и *Ch. panticapaei*.

3) Валидность таких видов, как *Ch. aelitae*, *Ch. mithridatis*, *Ch. richardsoni*, *Ch. bospori* и *Ch. irinae*, не подтвердилась, и они должны быть сведены в синонимию к видам *Ch. rhinoceratus* (*Ch. aelitae*, *Ch. mithridatis*, *Ch. richardsoni*) и *Ch. panticapaei* (*Ch. bospori*, *Ch. irinae*) соответственно.

4) Относительно незначительные морфологические отличия, отмеченные для *Ch. aelitae*, *Ch. mithridatis*, *Ch. richardsoni*, *Ch. bospori* и *Ch. irinae* на самом деле всего лишь отражают внутривидовую изменчивость, в том числе вследствие разнородности их среды обитания.

5) На основании наших исследований может быть предложена следующая определительная таблица видов рыб рода *Channichthys*, в основу которой включены из ранее описанных только действительно работающие определительные признаки, а также включены новые признаки, позволяющие легко и надежно определять виды данного рода рыб.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *CHANNICHTHYS*

- 1(6). На 1-й жаберной дуге имеется только 1 наружный ряд тычинок, тычинки внутреннего ряда отсутствуют или редко имеются единичные тычинки в углу дуги; общее число тычинок составляет 9–17.
- 2(5). *D1* 7–12 лучей, из которых 3–4 луча, с 2-го по 7-й – наибольшие; плавниковая складка достигает вершин наибольших лучей.
- 3(4). *D1* 9–12, *P* 18–21 лучей. Позвонков 54–56. Межглазничное пространство (*io*) широкое, больше (редко несколько меньше) диаметра глаза, 13.9–21.3% длины головы (*c*). Глаз (*o*) небольшой 14.1–19.3% *c* или 28.6–40% длины рыла (*ao*). Задний край maxillare достигает вертикали, проходящей через 1/2 диаметра орбиты глаза. В проксимальной части медиальной боковой линии костных бляшек, как правило, нет. Грудные плавники достигают уровня ануса или реже 1 луча анального плавника (*A*). Общая окраска тела, в том числе и *D1*, с многочисленными мелкими округлыми темными пятнышками *Channichthys velifer*
- 4(3). *D1* 7–9, *P* 18–20 лучей. *io* узкое, вогнутое, меньше диаметра глаза, 13.1–19.5% *c*. *o* 14.3–18.2% *c* или 27.9–40% *ao*. Задний край maxillare достигает вертикали, проходящей через 1/2 диаметра орбиты глаза. В проксимальной части медиальной боковой линии костные бляшки есть. Грудные плавники достигают уровня 1–2 луча *A*. Общая окраска тела, в том числе и *D1*, однотонная *Channichthys rugosus*
- 5(2). *D1* 5–9, *P* 18–23 лучей. В *D1* 2(3) луча, с 1-го по 3-й – наибольшие; плавниковая складка не достигает вершин наибольших лучей. *io* колеблется от 9.7 до 22.4% *c*. Диаметр глаза 12.9–21.7% *c* или 25–46.4% *ao*. Задний край maxillare достигает вертикали, проходящей через 1/2 диаметра орбиты глаза. В проксимальной части медиальной боковой линии обычно есть хорошо развитые костные бляшки. Грудные плавники достигают уровня ануса. Общая окраска тела часто с многочисленными темными пятнышками, слившимися в мраморный рисунок *Channichthys rhinocerotus*
- 6(1). На 1-й жаберной дуге имеются 2 ряда тычинок на внешней и внутренней стороне; снаружи 12–20, внутри 4–14 тычинок, общее число тычинок – 18–32. *io* 11.6–22.4% *c*. Диаметр глаза 14.9–23% *c* или 30.8–53.5% *ao*
. *Channichthys panticipaei*

Литература

- Балушкин А.В. Сходство белокровных рыб сем. *Channichthyidae* (Notothenioidei, Perciformes) с замечаниями о видовом составе семейства и описанием нового вида от островов Кергелен // Вопросы ихтиологии. 1996. Т. 36. № 1. С. 5–14.
- Балушкин А.В., Федоров В.В. Дополнения к систематическому списку рыб Южного океана // Современные исследования фауны рыб Южного океана // Известия зоологического института РАН. 2002. № 4. С. 5–22.
- Николаева Е.А. Проблемы систематики кергеленских носорогих белокровок рода *Channichthys* Richardson, 1844 (сем. *Channichthyidae*) // Материалы III Всероссийской конференции с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А.В. Иванова (Санкт-Петербург, 26–28 сентября 2016 г.) / ред. Зайцева О.В., Петров А.А. Санкт-Петербург: Изд-во ЗИН РАН. 2016. С. 86–87.
- Шандиков Г.А. К вопросу о видовом составе белокровных рыб рода *Channichthys* (*Channichthyidae*, *Notothenioidei*) в районе островов Кергелен с описанием трех новых видов // Труды Южного НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. Керчь. 1995 а. Спец. вып. 2. 18 с.
- Шандиков Г.А. Новый вид белокровной рыбы *Channichthys pantcapaei* sp. n. (*Channichthyidae*, *Notothenioidei*) от острова Кергелен (Антарктика) // Труды Южного НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. 1995 б. Спец. вып. 1. 10 с.
- Gon O., Heemstra P.C. Fishes of the Southern Ocean. J.L.B. Smith Institute of Ichthyology: Grahamstown, 1990. 462 p.
- Iwami T., Kock K.H. *Channichthyidae* (icefishes) // Fishes of the South Ocean / Eds. Gon O., Heemstra P.C. Grahamstown. South Africa. 1990. P. 381–400.
- Voskoboinikova O.S. Early life history of two *Channichthys* species from the Kerguelen Islands, Antarctica (*Pisces: Notothenioidei: Channichthyidae*) // Zoosystematica Rossica. 2002. Vol. 10, No. 2. P. 407–412.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЕ И ТРОФИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ АВТОХТОННЫХ И ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ АЗИАТСКОЙ БОЖЬЕЙ КОРОВКИ *HARMONIA AXYRIDIS*

А.Н. Овчинников¹, А.А. Овчинникова¹,
С.Я. Резник¹, М.Ю. Долговская¹, Н.А. Белякова²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Всероссийский НИИ защиты растений РАН, Санкт-Петербург

Хищная божья коровка *Harmonia axyridis* используется для биологической борьбы с вредителями в агроценозах с начала прошлого века, но недавно она начала проникать в естественные биоценозы, вытесняя автохтонных афидофагов. К настоящему времени инвазионные популяции *H. axyridis* найдены более чем в 40 странах Америки, Африки и Европы, в том числе и на юге европейской России. Синхронизация размножения и развития с сезонной динамикой окружающей среды – одна из важнейших составляющих адаптации инвайдера к новым условиям. Насекомые обычно переживают периоды, неблагоприятные для развития и размножения, в состоянии диапаузы. У *H. axyridis* диапауза возможна только на стадии имаго, при этом 1) прекращается откладка яиц (тем самым предотвращается гибель потомства) и 2) снижается интенсивность метаболизма и происходит накопление жира и гликогена (при этом повышается устойчивость к холоду, отсутствию пищи и другим неблагоприятным условиям среды).

Диапауза у *H. axyridis* индуцируется фотопериодической реакцией (коротким световым днем) и трофической реакцией (отсутствием в рационе тлей или другой естественной белковой пищи). Фотопериодическая реакция, приуроченная к «астрономическим часам», позволяет насекомым заранее готовиться к наступлению неблагоприятных условий, но параметры корреляции между сокращением длины дня и ухудшением условий окружающей среды (падением температуры, снижением плотности популяции тлей и т.п.) существенно зависят от особенностей локального климата, и, кроме того, реакция на длину дня не позволяет учитывать специфику текущего года. Трофическая реакция, напротив, не зависит от локального климата и обеспечивает прекращение откладки яиц и индукцию диапаузы под прямым влиянием отсутствия белкового корма, необходимого для развития личинок, но зато не позволяет готовиться к неблагоприятным условиям заранее.

Сравнение фотопериодических реакций особей из двух инвазионных (из Чехии и с Кавказа) и двух автохтонных (из Южной Сибири и из

Кореи) популяций *H. axyridis* и представителей близкого вида *H. yedoensis*, также обитающего в Корее, показало, что короткие фотопериоды индуцируют репродуктивную диапаузу самок из сибирской популяции *H. axyridis* и самок *H. yedoensis* даже при наличии естественного корма, пригодного для развития личинок. Четкая фотопериодическая реакция выявлена еще у одного вида этого рода, *Harmonia quadripunctata* – коровки, происходящей из Средиземноморья, занесенной в многие страны Европы, Азии и Америки, но не достигающей высоких плотностей популяции и не наносящей существенного ущерба экономике и естественному биоразнообразию.

У самок из автохтонной корейской популяции *H. axyridis*, предположительно ставшей основным источником инвазии, фотопериодическая реакция выражена слабее: созревание большинства самок происходит при всех исследованных длинах дня (от 10 до 18 ч), меняется только скорость созревания. В инвазионных популяциях при наличии корма, пригодного для развития личинок, откладку яиц начинают практически все самки, лишь несколько замедляя созревание при коротких фотопериодах. Это ослабление фотопериодической реакции, возможно, позволило расселяющимся самкам адаптироваться к любому климату, координируя сезонный цикл развития не с длиной дня, а с наличием корма, пригодного для развития личинок следующего поколения (Reznik et al., 2015).

Исследование взаимодействия фотопериодического (длина дня) и трофического (количество и качество пищи) факторов на индукцию репродуктивной диапаузы у особей из одной автохтонной (Дальний Восток России) и одной инвазионной (Краснодарский край) популяций *H. axyridis* показало, что большинство самок из автохтонной популяции, поедающих 50 или 10 тлей в день, продолжало откладку яиц как при длинном, так и при коротком дне. Особи, съедавшие не более 1 тли в день, прекращали откладку яиц. При этом самки из автохтонной популяции, съедавшие менее 10 тлей в день, за первые 10 дней опыта отложили больше яиц, чем самки из инвазионной популяции, содержащиеся при тех же трофических режимах, хотя самки из автохтонной популяции, получавшие достаточное количество корма (50 тлей в день) по плодовитости практически не отличались от самок из инвазионной популяции. В условиях короткого дня у 50% самок из автохтонной популяции, съедавших не более 1 тли в день, полностью прекращался оогенез и начинался рост жирового тела (т.е. происходила индукция репродуктивной диапаузы), но в условиях длинного дня яичники многих самок, прекративших яйцекладку, оставались в активном состоянии. Более того, при

длинном дне у многих самок из автохтонной популяции с неактивными яичниками не наблюдался рост жирового тела, т.е. отсутствовала полноценная репродуктивная диапауза. У самок из инвазионной популяции фотопериодическая и трофическая реакции были очень нечеткими, слабыми. При коротком дне некоторые самки переходили в состояние диапаузы даже в условиях избытка белкового корма, но, с другой стороны, значительная доля особей, независимо от длины дня, не диапаузировала даже при полном отсутствии тлей в рационе (Ovchinnikova et al., 2016).

Таким образом, у самок из автохтонной и инвазионной популяций *H. axyridis* выявлены две реакции на отсутствие или снижение обилия жертв (тлей). Первая реакция – прекращение откладки яиц – сильнее выражена у самок из инвазионной популяции. Вторая реакция – индукция репродуктивной диапаузы – сильнее выражена у самок из автохтонной популяции. В отличие от простого прекращения откладки яиц, диапауза обеспечивает лучшее выживание самок на протяжении длительного неблагоприятного периода, но зато выход из состояния диапаузы и возобновление размножения требуют значительного времени. По-видимому, в естественных условиях самки из инвазионных популяций быстрее, чем самки из автохтонных популяций, прекращают откладку яиц при дефиците тлей и быстрее возобновляют яйцекладку при повышении плотности популяции жертвы (Ovchinnikova и др., 2016). Многие самки из инвазионных популяций (даже при полном отсутствии тлей в условиях короткого светового дня) прекращают откладывать яйца, но не диапаузируют. Тем самым увеличивается риск их гибели в случае наступления зимы, но сохраняется возможность быстро возобновить яйцекладку при появлении тлей. Эта стратегия «распределения риска», вероятно, позволяет инвазионным популяциям выживать в новых (менее стабильных и менее предсказуемых) условиях окружающей среды без какой-либо специальной адаптации к особенностям локального климата. Впрочем, в некоторой (меньшей) степени ослабление фотопериодической индукции диапаузы выражено и у автохтонной популяции, ставшей источником инвазии, поэтому его можно рассматривать и как предпосылку, и как результат инвазии.

Литература

- Овчинникова А.А., Овчинников А.Н., Резник С.Я., Долговская М.Ю., Белякова Н.А. Динамика веса самок из инвазионной и автохтонной популяций *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) в ходе индукции репродуктивной диапаузы // Энтомологическое обозрение. 2016. Т. 95, вып. 4. С. 717–728.

Ovchinnikova A.A., Ovchinnikov A.N., Dolgovskaya M.Yu., Reznik S.Ya., Belyakova N.A. Trophic induction of diapause in native and invasive populations of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) // European Journal of Entomology. 2016. Vol. 113, № 1. P. 469–475.

Reznik S.Ya., Dolgovskaya M.Yu., Ovchinnikov A.N., Belyakova N.A. Weak photoperiodic response facilitates the biological invasion of the harlequin ladybird *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) // Journal of Applied Entomology. 2015. Vol. 139, № 4. P. 241–249.

МУСКУЛАТУРА ГЕНИТАЛИЙ САМЦОВ TEPHRITOIDEA И ПОЛОЖЕНИЕ НАДСЕМЕЙСТВА В СИСТЕМЕ АКАЛИПТРАТ (DIPTERA, ACALYPTRATAE) С ПРИВЛЕЧЕНИЕМ ДАННЫХ ПО МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНИИ

О.Г. Овчинникова¹, Т.В. Галинская²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,

²Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Взгляды на родственные отношения у Nerioidea, Diopsoidea и Tephritoidea нельзя назвать устоявшимися (McAlpine, 1989; Wiegmann et al., 2011; Sinclair et al., 2013); кроме того, мускулатура гениталий самцов была изучена у единичных представителей этих надсемейств, а мускулатура прегенитальных сегментов ранее не изучалась. Для установления апоморфий надсемейств и выявления основных направлений преобразований склеритов и мускулатуры гениталий и прегенитальных сегментов самцов низших акалиптрат были изучены представители семейств Micropezidae (Nerioidea) (Овчинникова, Галинская, 2017); Psilidae (Овчинникова и др., 2015), Nothybidae (Галинская и др., 2016), Diopsidae (Ovtshinnikova, Galinskaya, 2016) (Diopsoidea); Ulidiidae (Галинская, Овчинникова, 2014), Platystomatidae (Galinskaya, Ovtshinnikova, 2015) и Tephritidae (Tephritoidea).

Нами принимается за синапоморфию круглошовных мух (Diptera, Cyclorhapha) асимметрия прегенитальных склеритов (VI, VII и VIII сегменты), за аутапоморфию – свободная аподема эякулятора (Hennig, 1976) и одна пара мышц компрессоров аподемы эякулятора M23, не связанных с другими склеритами (Овчинникова, 1989). Надсемейство Tephritoidea является сестринским к Nerioidea и Diopsoidea и характеризуется следующими плезиоморфиями: асимметрия и частичная редукция прегенитальных сегментов и мышц VI, VII, VIII сегментов, отсутствие слияния этих сегментов; иногда для них характерна и асимметрия некоторых генитальных склеритов и мышц. Надсемейство Nerioi-

dea характеризуется асимметрией прегенитальных сегментов VI и VII и мышц этих сегментов и слиянием прегенитальных склеритов разной степени; у одних семейств имеется отдельный синтергостернит VIII, у других – синтергостернит VII+VIII, при этом граница между сегментами легко различима; имеется также наличие парамер на фаллопоеде и идущих от них парамеральных рук. Надсемейство Diopsoidea характеризуется полной вторичной симметрией гениталий и прегенитальных склеритов и мышц, а также полным слиянием сегментов VII+VIII, образующих синтергостернит при значительном уменьшении его размера. Наши данные по строению мускулатуры показывают, что стернальная и тергальная части сегментов VII + VIII частично мембранизованы, а частично входят в состав синтергостернита VII + VIII. Данные для построения молекулярных дендрограмм получены на основании сиквентов участков генов 18S и COI (Галинская и др., 2016). Ветви на полученных деревьях подтверждают прохождение морфологических рядов склеритов и мышц гениталий и прегенитальных сегментов.

Показано различие в степени поворота гениталий самцов вокруг своей оси среди представителей высших Tephritoidea. Наиболее выраженный поворот обуславливает слияние прегенитальных сегментов в синтергостерниты VI, VII и VIII и значительную редукцию прегенитальных мышц. Кроме того, показано, что гениталии высших Tephritoidea асимметричны и становятся более асимметричными в связи с бóльшим поворотом гениталий и уменьшением размера тела насекомого. Гипандрий является единой структурой у Ulidiidae; у некоторых Platystomatidae (*Rivellia*) он распадается, образуя латеральный склерит с правой стороны гипандрия; у некоторых Tephritidae и Platystomatidae (*Platystoma*) гипандрий распадается на три части, образуя латеральные склериты с обеих сторон гипандрия, что подтверждается на основании анализа мест прикрепления мышц.

В других надсемействах низших акалитрат на основании изучения мускулатуры мы проследили параллельное возникновение парных структур в гипандриальном комплексе, сравнимых с латеральными склеритами Tephritoidea: у Neriioidea (Micropezidae – постгонитальные руки или парамеральные руки: Овчинникова, Галинская, 2017) и Diopsoidea (Diopsidae – прегониты: Ovtshinnikova, Galinskaya, 2016), (Nothybidae – постгониты: Галинская и др., 2016). Возникновение этих структур рассматривается как модель образования гипандриальных придатков более продвинутых Cyclorhapha (пре- или постгонитов). Такие придатки имеют большое функциональное значение, так как позволяют производить более точные движения для фиксации брюшка самки при копуляции.

Очевидно, что синдром гипандриального распада, т.е. неоднократное возникновение небольших склеритов с мускулатурой, сочлененных с гипандрием, в эволюционной истории Cyclorrhapha проявляется независимо в разных группах.

Работа О.Г. Овчинниковой выполнена на базе Зоологического института РАН (гостема АААА-А17-117030310205-9) и при финансовой поддержке РФФИ (грант № 15-04-03457), работа Т.В. Галинской профинансирована РНФ (14-14-00208).

Литература

- Галинская Т.В., Шаталкин А.И., Овчинникова О.Г. Склериты и мускулатура гениталий самцов семейства Nothybidae (Diptera) // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, № 11. С. 1322–1333.
- Галинская Т.В., Овчинникова О.Г. Мускулатура гениталий самцов двукрылых трибы Ulidiini (Diptera, Ulidiidae) // Энтомологическое обозрение. 2014. Т. 93, вып. 3. С. 608–616.
- Галинская Т.В., Овчинникова О.Г., Шаталкин А.И., Оюн Н.Ю., Тетерина А.А. Основные направления преобразований склеритов и мускулатуры гениталий самцов низших акалитрат (Diptera: Neriioidea, Diopsoidea и Tephritoidea) и новые данные по молекулярной филогении надсемейств // X Всероссийский диптерологический симпозиум (с международным участием). Краснодар, 23–28 августа 2016 г. Материалы съезда. Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2016. 69–73.
- Овчинникова О.Г. Мускулатура гениталий самцов двукрылых Brachycera–Orthorrhapha (Diptera). Л.: Наука, 1989. 166 с. (Труды Зоологического ин-та АН СССР. Т. 190).
- Овчинникова О.Г., Галинская Т.В. Абдоминальные склериты и мускулатура гениталий и терминалий самцов *Neria commutata* (czerny 1930) (Diptera, Micropezidae) // Зоологический журнал. 2017. Т. 96, № 3. С. 305–311.
- Овчинникова О.Г., Галинская Т.В., Шаталкин А.И. Мускулатура гениталий самцов двукрылых *Chyliza vittata* Meigen (Diptera, Psilidae) // Энтомологическое обозрение. 2015. Т. 94, вып. 3. С. 589 – 598.
- Galinskaya T.V., Ovshinnikova O.G. Musculature of the male genitalia in *Rivellia* (Diptera: Platystomatidae) // ZooKeys. 2015. 545. P. 149–158.
- Hennig W. Das Hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. 1976. (A). No. 283. P. 63.
- McAlpine J.F. Phylogeny and classification of the Muscomorpha // Manual of Nearctic Diptera / Ed. McAlpine J.F. – Research Branch Agric, Canada, Ottawa. 1989. Vol 3. P. 1397–1518.
- Ovshinnikova O.G., Galinskaya T.V. Musculature of the male genitalia of a member of the genus *Teleopsis* Rondani, 1875 (Diopsideae, Diptera). Oriental Insects. 2016. 50(2): 61–68.

Sinclair B.J., Cumming J.M., Brooks S.E. Male terminalia of Diptera (Insecta): a review of evolutionary trends, homology and phylogenetic implications // *Insect Systematics & Evolution*. – 2013. Vol. 44, T. 3–4. P. 373–415.

Wiegmann B.M., Trautwein M.D., Winkler I., Barr N.W., Kim J.-W., Lambkin C., Bertone M.A., Cassel B.K., Bayless K.M., Heimberg A.M., Wheeler B.M., Skevington J.H., Pape Thomas, Sinclair B.J., Borkent A., Blagoderov V., Caravas J., Kutty S.N., Peterson K.J., Schmidt-Ott U., Kampmeier G.E., Thompson F.C., Grimaldi D.A., Beckenbach A.T., Courtney G.W., Friedrich M., Meier R., Yeates D.K. Episodic radiations in the fly tree of life // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011. Vol. 108. P. 5690–5695.

ПАРАЗИТ VS ХОЗЯИН: ПАРАМЕТРЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ИХ ЗАРАЖЕННОСТЬ ЭКТОПАРАЗИТАМИ

М.В. Орлова

Национальный исследовательский Томский государственный университет

Одним из центральных аспектов изучения паразито-хозяинных отношений млекопитающих и членистоногих является зараженность хозяев, определяемая, с одной стороны, особенностями жизненного цикла паразитов, а с другой – их предпочтениями в отношении хозяев. Ниже рассмотрены важнейшие факторы, влияющие на зараженность животных внешними паразитами.

1. *Размер тела хозяина.* Известно, что размеры тела положительно коррелируют с зараженностью эктопаразитами у многих групп позвоночных животных, и внутри одного рода большей интенсивностью заражения характеризуются более крупные виды (Poulin, 1995; Rozsa, 1997). Авторами данная закономерность объяснялась возрастающим количеством и разнообразием предоставляемых «убежищ» на теле животного большего размера.

2. *Физиология хозяина (пол, возраст и иммунный статус).* Иммунный статус особи-хозяина выступает важной фенотипической характеристикой, которая будет играть центральную роль в формировании устойчивости к паразитам. Большинство авторов сходится во мнении, что паразиты-гематофаги выбирают хозяев с более низким иммунным статусом (Roberts et al., 2004; Vize et al., 2008), либо вырабатывают приспособления, уменьшающие иммунный ответ (Ribeiro, 1995; Wikel, 1996). Первым следствием данной закономерности становится высокая зараженность определенных возрастных категорий, характеризующих-

ся низкой иммунокомпетентностью, прежде всего новорожденных особей (Nelson, Demas, 1996).

Обнаружение рецепторов для половых гормонов в клетках иммунной системы (лимфоцитах, гранулоцитах и макрофагах) проиллюстрировало строгую взаимосвязь эндокринных факторов и иммунитета (Klein, 2000), что в конечном счете отражается и на антипаразитарных иммунных механизмах. В научной литературе описаны около 60 видов паразитов, для которых доказано неравное распределение особей паразитов между полами видов-хозяев, причем для большинства из них (50) указано предпочтение самцов (Klein, 2004), вплоть до более высокого уровня смертности у самцов в популяциях млекопитающих, обусловленного их большей зараженностью (Owens, 2002). В литературе чаще отмечается предпочтение внешними паразитами самцов млекопитающих различных отрядов (грызуны: Patterson et al., 2015; Krasnov et al., 2005; парнокопытные: Horak et al., 1987). Самки и кастраты северного оленя *Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758 в Финляндии менее заражены личинками оленьего овода *Hypoderma tarandi* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Oestridae), что объяснялось авторами высокой концентрацией в плазме крови половозрелых самцов свободных стероидных гормонов (кортикостероидов и тестостерона), подавляющих эффективный иммунный ответ (Folstad et al., 1989). Еще одним следствием такой гормонозависимости становится прямая корреляция между социальным статусом животного и зараженностью личинками овода: положение в иерархии у самцов северных оленей определяется размерами тела, увеличивающимися с возрастом, таким образом, постепенное повышение уровня свободных стероидных гормонов к пятому году жизни соответствует росту зараженности личинками *H. tarandi* к этому же возрасту (Stokkan et al., 1980; Folstad et al., 1989). Позже аналогичная зависимость (доминантные самцы более восприимчивы к заражению паразитами различных групп) была описана и для грызунов (Barnard et al., 1994; Barnard et al., 1998). Следует отметить, что неравное распределение эктопаразитов между полами иногда объясняется авторами и совсем с других, не связанных с иммунитетом, позиций: так, Ф. Баселар с соавторами расценивала высокую зараженность самцов как результат их морфологических качеств (у многих видов они крупнее и ярче окрашены, т. е. их проще найти, и они могут предложить паразиту больше ресурсов) и особенностей их поведения (самцы часто более активны, особенно у полигинных видов) (Bacelar et al., 2011).

В то же время для ряда групп эктопаразитов показано явное предпочтение самок (эктопаразиты летучих мышей: гамазовые клещи семейства Spinturnicidae и Macronyssidae, кровососки семейства Nycteribi-

idae, блохи семейства Ischnopsyllidae) (Encarnaçao et al., 2012; Orlova et al., 2012). Иногда противоположные стратегии можно наблюдать даже у эктопаразитов одного и того же хозяина: ушные клещи *Notoedres muris* Mégnin, 1877 предпочитают кормиться на самках серой крысы, в то время как вши *Polyplax spinulosa* (Burmeister, 1839) – на самцах этого же вида (Webster, Macdonald, 1995).

Половые различия в зараженности эктопаразитами часто объясняются прямым влиянием половых гормонов хозяев на паразитических артропод: для значительного количества членистоногих эктопаразитов показана возможность стимуляции процессов размножения и роста/линьки стероидными гормонами позвоночного-хозяина (Lawrence, 1991; Escobedo et al., 2005), поскольку дифференциация и специализация клеток, линька, метаморфоз и репродукция членистоногих являются гормонозависимыми морфофизиологическими процессами, причем экдизоны, отвечающие за линьку, метаморфоз и яйцепродукцию у артропод, имеют стероидную природу (Ахрем и др., 1973). Важным следствием данного действия половых гормонов хозяина на эктопаразита может являться синхронизация их жизненных циклов (Foster, 1969; Orlova et al., 2017).

3. *Упитанность хозяина.* Часто описываемая в литературе тенденция предпочтения паразитами хозяев с низкой упитанностью объясняется тем, что, хотя иммунные показатели имеют генетическую основу (Roulin et al., 2007), особи с низкой упитанностью располагают меньшими ресурсами для выработки полноценных механизмов защиты от паразитов (Sheldon, Verhulst 1996; Martin et al., 2006).

4. *Поведение хозяина.* К антипаразитарному поведению хозяев относят выбор партнера для спаривания, избегание зараженных групп сородичей, чистку гнезд и груминг (Hart, 1997). Последний является одним из наиболее эффективных способов уменьшения зараженности хозяев (Mooring, Hart, 1995; Hart, 1997; Wikel, 1999). Для представителей различных отрядов млекопитающих показано, что увеличение паразитарного груза ведет к росту интенсивности груминга (Giorgi et al., 2001; Mooring, Hart, 1995), однако существенным минусом подобной стратегии являются возрастающие в этом случае энергетические затраты (Møller et al., 1994). Известно, что у самок бурого ушана в течение лактации груминг может сокращаться на 50% (как предполагают авторы, для компенсации возросших энергетических трат) (McLean, Speakman, 1997). В то же время груминг новорожденных детенышей еще очень несовершенен (McLean, Speakman, 1997; Christe et al., 2000), что, наряду с низким иммунным статусом, обуславливает повышенную зараженность

неполовозрелых особей. Взрослые самцы не имеют подобных ограничений для груминговой активности, поскольку не несут сопоставимых энергетических трат (Kurta et al., 1989, 1990).

Еще одной формой антипаразитарного поведения хозяина может являться смена им убежища (гнезда), довольно часто наблюдаемая у млекопитающих различных отрядов (Hausfater, Meade, 1982; Lewis, 1995, 1996; Roper et al., 2001, 2002; Kunz, Lumsden, 2003; Peinke, Brown, 2005). Подобное поведение нарушает жизненный цикл эктопаразитов, обеспечивая эффективную защиту от заражения ими. Было показано, что частота смены убежищ отрицательно коррелирует с паразитарным грузом у европейских барсуков (*Meles meles* Linnaeus, 1758; Butler, Roper, 1996) и крысы Брантса [*Parotomys brantsii* (A. Smith, 1834)] – Roper et al. 2002). Принято считать, что у летучих мышей смена убежищ может существенно сократить репродуктивный успех эктопаразитов, поскольку прерывает их жизненный цикл (Reckardt, Kerth, 2006). При этом пока неизвестно, направлено ли данное поведение на уменьшение зараженности паразитами, или наблюдаемое уменьшение паразитарной нагрузки является побочным эффектом смены убежищ, происходящей по другим причинам, таким как, например, стремление улучшить микроклиматические условия (Kerth et al., 2001), избегать хищников (Lausen, Barclay, 2002) или сократить расстояние до кормовых угодий (Hausfater, Meade 1982; Lewis, 1995).

Литература

- Ахрем А.А., Левина И.С., Тутов Ю.А. Экдизоны – стероидные гормоны насекомых. Минск, 1973.
- Bacelar F.S., White A., Boots M. Life history and mating systems select for male biased parasitism mediated through natural selection and ecological feedbacks // J. Theor. Biol. 2011. Vol. 269. P. 131–137.
- Barnard C.J., Behnke J.M., Gage A.R., Brown H., Smithurst P.R. The role of parasite-induced immunodepression, rank and social environment in the modulation of behaviour and hormone concentration in male laboratory mice (*Mus musculus*) // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 1998. Vol. 265 (1397). P. 693–701.
- Barnard C.J., Behnke J.M., Sewell J. Social behaviour and susceptibility to infection in house mice (*Mus musculus*): effects of group size, aggressive behaviour status-related hormonal responses prior to infection resistance *Babesia microti* // Parasitology. 1994. Vol. 108. P. 487–496.
- Bize P., Jeanneret C., Klopfenstein A., Roulin A. What makes a host profitable? Parasites balance host nutritive resources against immunity // American Naturalist. 2008. Vol. 171. P. 107–118.

- Butler J.M., Roper T.J. Ectoparasites and sett use in European badgers // *Animal Behavior*. 1996. Vol. 52. P. 621–629.
- Christe P., Arlettaz R., Vogel P. Variation in intensity of a parasitic mite (*Spinturnix myoti*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*) // *Ecology Letters*. 2000. Vol. 3. P. 207–212.
- Encarnação J.A., Baulechner D., Becker N.I. Seasonal Variations of Wing Mite Infestations in Male Daubenton's Bats (*Myotis daubentonii*) in Comparison to Female and Juvenile Bats // *Acta Chiropterologica*. 2012. Vol. 14. No. 1. P. 153–159.
- Escobedo G., Roberts C.W., Carrero J.C., Morales-Montor J. Parasite regulation by host hormones: an old mechanism of host exploitation? // *Trends Parasitol.* 2005. Vol. 21(12). P. 588–593.
- Folstad L., Nilssen A.C., Halvorsen O., Andersen J. Why do male reindeer (*Rangifer t. tarandus*) have higher abundance of second and third instar larvae of *Hypoderma tarandi* than females? // *Oikos*. 1989. Vol. 55. P. 87–92.
- Foster M.S. Synchronized life cycles in the Orange-crowned Warbler and its mallophagan parasites // *Ecology*. 1969. Vol. 50. P. 315–323.
- Hart B.L. Behavioural defence. // *Host-parasite evolution. General principles and avian models* (ed. D.H. Clayton & J. Moore), New York: Oxford University Press, 1997. P. 59–77.
- Hausfater G., Meade B.J. Alternation of sleeping grooves by yellow baboons (*Papio cynocephalus*) as a strategy for parasite avoidance // *Primates*. 1982. Vol. 23. P. 287–297.
- Horak I.G., MacIvor K.M., Petney T.N., De Vos V. Some avian and mammalian hosts of *Amblyomma hebraeum* and *Amblyomma marmoreum* (Acari: Ixodidae) // *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*. 1987. Vol. 54. P. 397–403.
- Kerth G., Weissmann K., König B. Day roost selection in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteini*): a field experiment to determine the influence of roost temperature // *Oecologia*. 2001. Vol. 126. P. 1–9.
- Klein S.L. The effects of hormones on sex differences in infection: from genes to behavior // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2000. Vol. 24. P. 627–638.
- Klein S.L. Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infection // *Parasite Immunology*. 2004. Vol. 26 (6–7). P. 247–264.
- Krasnov B. R., Morand S., Hawlena H., Khokhlova I.S., Shenbrot G.I. Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents // *Oecologia*. 2005. Vol. 146. P. 209–217.
- Kunz T.H., Lumsden L.F. Ecology of cavity and foliage roosting bats // Kunz T.H., Fenton M.B. (ed) *Bat ecology*. University of Chicago Press: Chicago, 2003.
- Kurta A., Bell G.P., Nagy K.A., Kunz T.H. Energetics of pregnancy and lactation in free-ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*) // *Physiol. Zool.* 1989. Vol. 62. P. 804–818.
- Kurta A., Kunz T.H., Nagy K.A. Energetics and water flux of free-ranging big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during pregnancy and lactation // *J. Mammal.* 1990. Vol. 71. P. 59–65.
- Lausen C.L., Barclay R.M.R. Roosting behaviour and roost selection of female big brown bats (*Eptesicus fuscus*) roosting in rock crevices in southeastern Alberta // *Canadian Journal of Zoology*. 2002. Vol. 80. P. 1069–1076.

- Lawrence P.O. Hormonal effects on insects and other endoparasites *in vitro* // In Vitro Cell Dev Biol. 1991. Vol. 27A(6). P. 487–496.
- Lewis S.E. Roost fidelity of bats – a review // Journal of Mammalogy. 1995. Vol. 76. P. 481–496.
- Martin L.B., Han I.P., Lewittes J., Kuhlman J.R., Klasing K.C., Wikelski M. Phytohemagglutinin-induced skin swelling in birds: histological support for a classic immunoeological technique // Functional Ecology. 2006. Vol. 20. P. 290–299.
- McLean J.A., Speakman J.R. Non-nutritional maternal support in the brown long-eared bat // Animal Behaviour. 1997. Vol. 54. P. 1193–1204.
- Møller A.P., De Lope F., Moreno J., Gonzales G., Perez J.J. Ectoparasites and host energetics: house martin bugs and house martin nestlings // Oecologia. 1994. Vol. 98. P. 263–268.
- Mooring M.S., Hart B.L. Differential grooming rate and tick load of territorial male and female impala, *Aepyceros melampus* // Behavioral Ecology. 1995. Vol. 6. P. 94–101.
- Nelson R.J., Demas G.E. Seasonal changes in immune function // Q. Rev. Biol. 1996. Vol. 71. P. 511–548.
- Orlova M.V., Orlov O.L., Kshnyasev I.A. Changes in the abundance of parasitic gamasid mite *Macronyssus corethroproctus* (Oudemans, 1902) during the overwintering period of its host, the Pond bat *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) // Russian Journal of Ecology. 2012. Vol. 43. No. 4. P. 328–332.
- Orlova M.V., Kazakov D.V., Orlov O.L., Mishchenko V.A., Zhigalin A.V. The first data on the infestation of the parti-coloured bat, *Vespertilio murinus* (Chiroptera, Vespertilionidae), with gamasid mites, *Steatonyssus spinosus* (Mesostigmata, Gamasina, Macronyssidae) // Russian Journal of Theriology. 2017. Vol. 16. No. 1. P. 66–73.
- Owens I.P. Ecology and evolution. Sex differences in mortality rate // Science. 2002. Vol. 297 (5589). P. 2008–2009.
- Patterson J.E.H., Neuhaus P., Kutz S.J., Ruckstuhl K.E. Patterns of ectoparasitism in North American red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*): sex-biases, seasonality, age, and effects on male body condition // International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife. 2015. Vol. 4. P. 301–306.
- Peinke D.M., Brown C.R. Burrow utilization by springhares (*Pedetes capensis*) in the Eastern Cape, South Africa // African Zoology. 2005. Vol. 40. P. 37–44.
- Poulin R. Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates // Ecol. Monogr. 1995. Vol. 65. P. 283–302.
- Ribeiro J.M.C. Insect saliva: function, biochemistry, physiology. P. 74–97. // Regulatory mechanisms of insect feeding. Chapman & Hall: London, 1995.
- Roberts M.L., Buchanan K.L., Evans M.R. Testing the immunocompetence handicap hypothesis: a review of the evidence // Animal Behaviour. 2004. Vol. 68. P. 227–239.
- Roper T.J., Jackson T.P., Conradt L., Bennett N.C. Burrow use and the influence of ectoparasites in Brants' whistling rat *Parotomys brantsii* // Ethology. 2002. Vol. 108. P. 557–564.

- Roulin A., Christe P., Dijkstra C., Ducrest A.L., Jungi T. Origin-related, environmental, sex, and age determinants of immunocompetence, susceptibility to ectoparasites, and disease symptoms in the barn owl // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2007. Vol. 90. P. 703–718.
- Rózsa L. Wing feather mite (Acari, Proctophylloidae) abundance correlates with body mass of Passerine hosts, a comparative study // *Canadian Journal of Zoology*. 1997. Vol. 75. P. 1535–1539.
- Sheldon B.C., Verhulst S. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology // *Trends in Ecology & Evolution*. 1996. Vol. 11. P. 317–321.
- Webster J.P., Macdonald D.W. Parasites of wild brown rats (*Rattus norvegicus*) on UK farms // *Parasitology*. 1995. Vol. 111. P. 247–255.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ ПТИЦ ПАЛЕАРКТИКИ: АНАЛИЗ ЭТИМОЛОГИИ И ИСТОРИЯ ЭПОНИМОВ

В.А. Паевский

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Со времени публикации десятого издания «Systema Naturae» Карла Линнея в 1758 г., количество описанных к настоящему времени видов и подвидов птиц увеличилось в 50 раз. Сейчас в мире обитают 10135 видов и 17857 подвидов птиц (Dickinson, Remsen, 2013; Dickinson, Christidis, 2014). За этот период было предложено около 28 тысяч научных названий птиц, оставшихся сейчас валидными, а учитывая многочисленные ревизии, количество предложенных названий в несколько раз больше.

Источниками сведений об этимологии латинских названий послужила сводка Д. Джоблинга (Jobling, 2017) и разнообразные словари. В целях анализа латинских орнитонимов состав палеарктической орнитофауны принят по одному из последних современных списков (Clements et al., 2017). Всего в Палеарктике, без учёта залётных и интродуцированных, насчитывается сейчас 1408 видов, из них 642 – монотипических и 766 – политипических с 2589 подвидами. Они относятся к 110 семействам и 27 отрядам.

Используя филологическую терминологию, все латинские названия птиц можно сгруппировать в несколько категорий с учётом содержания мотивов номинации: морфонимы – по размерам тела в целом или отдельных органов, окраске всего оперения или его частей; топонимы – по географической принадлежности или конкретному ареалу; эпонимы – по фамилиям или именам орнитологов или других естествоиспы-

тателей, коллекторов, а также по именам древнегреческих мифологических персонажей; автохтонимы – по местным аборигенным названиям; бионимы – по характерным местообитаниям; эргонимы – по разным формам поведения; фагонимы – по объектам питания или способам их добывания; фононимы – по характеру голоса и позывок, включая звукоподражание; таксонимы – преобразование уже имеющихся латинских названий. Оказалось, что наибольшее количество названий палеарктических птиц – это морфонимы, топонимы и эпонимы. Они составляют более 82% всех названий.

Авторов описаний видов и подвидов птиц Палеарктики за весь период от Карла Линнея до настоящего времени – более 300. По 15 и более форм птиц описали 56 авторов. Среди них 10 – российские зоологи П.С. Паллас, Н.А. Зарудный, С.А. Бутурлин, П.П. Сушкин, Л.А. Портенко, Н.М. Пржевальский, В.Л. Бианки, Б.К. Штегман, Ф.Ф. Брандт, М.А. Мензбир, из которых 5 – сотрудники Зоологического института РАН.

В названиях птиц Палеарктики есть несколько несоответствующих латинских названий, вводящих в заблуждение, но по правилам Международного кодекса зоологической номенклатуры «несоответствующие названия не могут быть отвергнуты под тем предлогом, что они обозначают признак или распространение, не свойственные данному таксону». *Numenius madagascariensis*, дальневосточный кроншнеп – к Мадагаскару не имеет никакого отношения. *Bubulcus ibis*, египетская цапля – ошибочно считалось, что эта птица и есть священный ибис древних египтян. *Numida meleagris*, обыкновенная цесарка – в XVI–XVII веках цесарку продавали в Европу из Африки через турецких торговцев, и поэтому её тогда называли по-английски «turkey». В эти же годы в Европу стали привозить и американскую индейку, за которой ошибочно закрепилось то же английское название, а К. Линней видовое название цесарки использовал как родовое для индейки – *Meleagris gallopavo*. В итоге латинские названия этих птиц как бы указывают на их родство, что вовсе не так; во-вторых, английское название североамериканского вида оказалось ошибочно связано с Турцией, а русское название североамериканской птицы, как и народа, аборигенов Америки, – с Индией.

У пяти палеарктических видов в названии есть составная часть *cilla*, что традиционно и ошибочно воспринимается как латинское слово «хвост»: *Motacilla alba*, белая трясогузка; *Ficedula albicilla*, восточная малая мухоловка; *Haliaeetus albicilla*, орлан-белохвост; *Bombycilla garrulus*, свиристель; *Carpodacus rubicilla*, большая чечевица. Однако в латинском языке нет такого слова; хвост по-латински «cauda», а по-

гречески «oura» или «kerkos»). Это – ошибка средневековых авторов, воспринявших название *Motacilla*, которое трясогузке дал древнеримский учёный Маркус Терентиус Варрон, как сочетание слов «двигать» и «хвост». На самом деле *motacilla* – существительное с уменьшительным значением: это просто «трясунчик» или «качалка».

Конец XIX и начало XX века – время наиболее активной работы учёных, в честь которых названы роды, виды и подвиды птиц. Известным и авторитетным орнитологам посвящено самое большое количество названий в мировой орнитофауне: например, в честь Эрнста Хартерта – 55 названий, Ричарда Шарпа – 40, Эрвина Штреземанна – 34.

Для многих специалистов того времени занятие наукой не было профессией, и они совмещали изучение птиц с основной работой. Это были юристы, врачи, бизнесмены, политики, но наибольшее количество орнитологов-любителей составляли армейские офицеры, особенно офицеры британской армии. Именами 47 британских офицеров-натуралистов названы 55 видов и подвидов птиц, и среди них только одно имя вызывает удивление и разочарование как человека, опозорившего своё имя. Ричард Майнертцхаген известный английский орнитолог, автор сводок по птицам Египта и Аравии, и он же – полковник британской разведки, мастер военного шпионажа, а также авантюрист и мошенник с орнитологическими коллекциями, т.к. переписывал этикетки экземпляров Британского музея на своё имя (Olson, 2008).

Офицерами были и многие российские биологи и орнитологи, первопроходцы по просторам Сибири, Дальнего Востока и Азии. Объясняется это тем, что экспедиции по самым труднодоступным маршрутам, через земли опасных во многих отношениях племён, требовали участия вооружённых солдат, и экспедиции часто комплектовали только из казаков и офицеров. Значительная часть названий дана в честь известных российских и работавших в России зоологов и путешественников – П.С. Палласа, Н.А. Северцова, С.А. Бутурлина, П.П. Семёнова-Тян-Шанского. В честь самых известных российских офицеров – путешественников, первооткрывателей и натуралистов Н.М. Пржевальского, В.И. Роборовского, П.К. Козлова, Н.А. Зарудного – названы 2 рода, 6 видов и 10 подвидов птиц. Особую страницу в российской орнитологии написали ссыльные польские натуралисты, из них самую заметную роль сыграли В.И. Дыбовский, В.А. Годлевский и М.И. Янковский, в их честь названы 5 видов и 5 подвидов птиц.

Работа учёных всегда проходила на фоне разных политических событий, революций и войн, что сочеталось с общественной и экономической разрухой, голодом, а подчас арестами и тюрьмами. В этой сложной

и непредсказуемой жизни настоящие энтузиасты изучения птиц никогда не прекращали полностью отдаваться всепоглощающей страсти любимого дела. Не только их труды, но и названия птиц, данные в их честь, хранят память об этих подвижниках науки.

Работа выполнена в рамках гостемы № АААА-А17-117030310017-8.

Литература

- Clements J.F., Schulenberg T.S., Iliff M.J., Roberson D., Fredericks T.A., Sullivan B.L., Wood C.L.* The eBird/Clements checklist of birds of the world: version 2017. Downloaded from <http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>
- Dickinson E.C., Christidis L.* (eds.). The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th ed. Vol. 2. Passerines. U.K.: Aves Press, 2014. 752 p.
- Dickinson E.C., Remsen J.V., Jr.* (eds.). The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th ed. Vol. 1. Non-Passerines. U.K.: Aves Press, 2013. 461 p.
- Jobling J.A.* *Key to Scientific Names in Ornithology* // del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Barcelona: Lynx Edicions, 2017 (retrieved from www.hbw.com).
- Olson S.L.* The Meinertzhagen mystery: The life and legend of a colossal fraud // *Wilson Journal of Ornithology*. 2008. Vol. 120. No. 4. P. 917–926.

РОЛЬ КОЛЛЕКЦИОННЫХ ФОНДОВ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН В ИЗУЧЕНИИ ПТИЦ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

Р.Л. Потапов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Термин «Центральная Азия», обозначающий часть Азии, был введен А. Гумбольдтом в 1844 г. (Гумбольдт, 1844) после его путешествия по европейской части России, когда он посетил западные части Азии (Урал, Северный Алтай, берега Каспийского моря). О «Центральной Азии» он упоминает только один раз, указывая, что она расположена к югу от Алтая. С тех пор возникло большое количество самых разных толкований того, что надо понимать под этим термином как в географическом, так и в политическом, этнографическом и прочих смыслах. Тем не менее в практике исследований природы Центральной Азии (ее геологии, ландшафтов, климата, геоботаники и зоогеографии) уже накопилось вполне достаточно материалов для того, чтобы определить не только саму специфику природы этого обширного региона, но и его гра-

ницы. Это особенно важно сделать сейчас, когда под термином «Центральная Азия» понимают подчас совершенно различные территории, от среднеазиатских республик до Гималаев (включая Тибет). Для разрешения этого вопроса огромную роль сыграли комплексные научные экспедиции, направлявшиеся в Центральную Азию в основном из России, такие как 4 экспедиции Н.М. Пржевальского и его последователей и учеников П.К. Козлова, М.В. Певцова, Г.Н. Потанина, Б.Л. Громбчевского, М.А. Пыльцова, Г.Е. Грум-Гржимайло, В.А. Роборовского и В.А. Обручева. Все эти экспедиции возвращались из своих путешествий со своими богатыми коллекциями всего, что было характерно для той или другой части посещавшейся ими области, – геологическими, ботаническими, зоологическими и этнографическими. Собранные коллекции хранили в знаменитой Кунсткамере Санкт-Петербурга, созданной Петром Первым и разделенной впоследствии на ряд институтов, вошедших в состав организованной на их базе Российской академии наук. В частности, все зоологические коллекции хранятся ныне в Зоологическом институте РАН, в коллекционных хранилищах его лабораторий, и в Музее. Так, в хранилище лаборатории орнитологии в настоящее время собраны коллекции по птицам практически из всех областей Центральной Азии, и именно они, вкупе с ботаническими и минералогическими коллекциями, дают возможность определить границы Центральной Азии и дать их полное описание. Особенно много делалось в этом отношении в лаборатории орнитологии после того, как ее возглавил П.П. Сушкин (1938), изучавший природу северных окраин Центральной Азии (Алтай, окраины Монголии). Сотрудницей этой лаборатории, Е.В. Козловой, работавшей в центральноазиатских экспедициях АН СССР, были опубликованы три капитальных сводки по птицам Центральной Азии (Козлова, 1930, 1952, 1975). Не менее важны и другие работы по обработке этих коллекций российскими орнитологами Ф.Д. Плеске (1889) и В.Л. Бианки (1905). В результате этих исследований в лабораторию орнитологии ЗИН РАН, получившую международную известность по изучению орнитофауны Центральной Азии, зарубежные специалисты стали посылать на проверку определения птиц, собранных ими в юго-западном Тибете (Schafer, 1938). Орнитологические коллекции продолжали пополняться новыми сборами (например, с Памирского Нагорья, монгольского Алтая и из других мест), подчас крайне редкими видами, например, гнездовыми экземплярами реликтовой чайки *L. relictus* (Потапов, 1966, 1971, 1986). Изучение гнездовой колонии этого вида, обнаруженной на юге Западной Сибири, дало возможность собрать обильный материал, на базе которого была создана в музее ЗИН РАН уникальная биогруппа

«Гнездовая колония реликтовых чаек», до сих пор единственная в музеях мира (Potapov, 2008). Однако, несмотря на мировую известность центральноазиатской орнитологической коллекции ЗИН, ее молекулярные исследования находятся только на своем начальном этапе, отражая известное отставание в изучении этого класса животных на мировом уровне (Grealy et al., 2017), и представляют собой огромный потенциал для новых популяционных и филогенетических открытий.

Литература

- Бианки В.Л. Птицы // Научные результаты путешествий Н.И. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. зоол., Т. 2, вып. 4, СПб., 1905. С. 192–196.
- Гумбольдт А. Центральная Азия. Т. 1. СПб., 1915. 616 с.
- Козлова Е.В. Птицы юго-западного Забайкалья, северной Монголии и центральной Гоби // Материалы комиссии по исследованию Монгольской и Тувинской народных республик. 1930. № 12. 356 с.
- Козлова Е.В. Авифауна Тибетского Нагорья, ее родственные связи и история // Труды Зоологического института АН СССР. 1952. Т. 9. С. 964–1028.
- Козлова Е.В. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии // Труды Зоологического института АН СССР. 1975. Т. 59. С. 1–250.
- Плеске Ф.Д. Птицы // Научные результаты путешествий Н.М. Пржевальского по Центральной Азии. Вып. 2. СПб., 1890. С. 81–144.
- Потанов Р.Л. Гнездование буроголовой чайки (*Larus brunnicephalus* Jerd.) в СССР // Доклады АН СССР. 1966. Т. 147, № 2. С. 262–263.
- Потанов Р.Л. Птицы Памира // Труды Зоологического института АН СССР. 1966. Т. 39. С. 1–119.
- Потанов Р.Л. Находка на Торейских озерах // Природа. 1971. № 5. С. 77–81.
- Сушкин П.П. Птицы советского Алтая и прилежащих частей северо-западной Монголии. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1938. Т. 1, 320 с.; Т. 2, 434 с.
- Grealy A., Rawlence N.J., Bunce M. Time to spread your wings: a review of the avian ancient DNA field // *Genes*. 2017. No. 8, p. 1184.
- Potapov R. Fauna of Central Asia in exposition of the Zoological Museum, Zoological Institute or Russian Academy of Sciences, St. Petersburg // Abstracts of the European Conference on Natural History Museums. Bucharest, 2008. P. 17.
- Schäfer E. Ornithologische Ergebnisse zweier Forschungsreisen nach Tibet // *Journal für Ornithology*. 1938. Vol. 86. P. 1–349.

ПСАММОРЕОФИЛЬНЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

А.А. Пржиборо¹, И.В. Поздеев²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,

²ФГБНУ «ГосНИОРХ», Пермское отделение

Биотоп подвижного песка широко распространен в водотоках Палеарктики и представляет собой экстремальное местообитание со специфическими условиями, требующее разнообразных и глубоких адаптаций от обитающих здесь беспозвоночных (Жадин, 1950; Ward, 1992). Двукрылые, обитающие в подвижном песке, привлекали внимание исследователей с 1920–30-х гг. (Pagast, 1936; Ляхов, 1941; Черновский, 1949), но, в отличие от представителей микропсаммона (инфузорий, коловраток и др.), они до сих пор изучены фрагментарно. Основные сложности изучения двукрылых, населяющих этот биотоп, связаны с их невысокой численностью в природе и с необходимостью ассоциировать личинок и куколок с имаго для их точного определения. Как правило, лабораторное содержание личинок и куколок псаммореофилов в природе, а также сбор их куколок и имаго крайне затруднительны.

По результатам наших исследований и с учетом литературных данных, двукрылые – обитатели подвижного песка в водотоках Северной Палеарктики – могут быть разделены на три основные группы по биотопической приуроченности личинок.

I. *Псаммореобионты*. Это – наиболее специализированные виды, личинки которых приурочены только к биотопу подвижного песка в водотоках на участках со значительным течением (0.2–0.8 м/с). Этим личинок практически невозможно встретить в других биотопах. Сюда относятся лишь немногие представители семейства Chironomidae, такие как *Chernovskia monstrosa*, *Olecryptotendipes? macropodus*, “*Orthocladiinae acuticauda*”.

II. *Псаммобионты – реофилы*. К этой группе принадлежит более широкий круг Chironomidae, личинки которых обитают в песчаных биотопах водотоков со скоростями течения выше 0.3 м/с, но также встречаются на участках с меньшим течением и в прибрежной песчаной литорали озёр (Moller Pillot, 2009; Andersen et al., 2013; и др.).

III. *Реофилы – литопсаммофилы и пелопсаммофилы*. Это – виды, личинки которых приурочены к водотокам, но обитают не только в песке, а также на галечно-песчаных и илисто-песчаных грунтах, включая участки с невысоким течением (менее 0.1 м/с). Нередко эти личинки

более обычны и многочисленны как раз на смешанных грунтах, а не в чистом песке. Кроме ряда хирономид, к данной группе относится более широкий круг нехирономидных двукрылых из семейств Tipulidae (виды рода *Tipula*), Limoniidae (*Hexatoma*, *Eloeoiphila*, *Rhabdomastix*, *Scleroprocta* и др.), Ptychopteridae (*Ptychoptera*), Ceratopogonidae (*Macropeza*, *Mallochohelea*, *Probezzia*) и Tabanidae (*Chrysops*).

На основе сборов в природе, лабораторного содержания личинок и выведения из них имаго нами впервые строго показано, что личинки таких видов нехирономидных двукрылых, как *Hexatoma fuscipennis*, *Eloeoiphila apicata*, *Scleroprocta pentagonalis*, *Ptychoptera paludosa*, в водотоках севера европейской части России являются истинными гидробионтами, постоянно обитающими в толще песка на дне водотоков, а не вблизи уреза воды (использован материал из 17 малых и крупных рек Ленинградской и Псковской областей, Удмуртии и Пермского края). Однако, в отличие от хирономид, младшие возраста реофильных личинок нехирономидных двукрылых (группа III) нередко приурочены к более заиленным мелководным участкам с невысокой скоростью течения, и лишь личинки старших возрастов переходят к обитанию в подвижном песке на значительном течении и большей глубине.

Большинство псаммореобионтов в европейской части России встречается только в средних и крупных реках (отсутствует в малых водотоках), и, по-видимому, имеет широкое распространение. Исключение – “*Orthocladiinae acuticauda*” – вид, который, обитает в водотоках различного размера, но приурочен, согласно имеющимся данным, только к полосе, примерно соответствующей границе максимального распространения ледникового покрова при Валдайском оледенении (Зверева, 1968; Przhiboro, 2014; Пржиборо, 2016).

Первым автором доклада впервые детально изучен жизненный цикл “*Orthocladiinae acuticauda*” и экологические особенности этого вида. Показано, что личинки этого вида уже начиная с первого и до последнего возраста, строго приурочены только к биотопу подвижного песка на течении в медиали водотока (0.2–0.35 м/с), избегая заиленных латеральных участков и ям. Однако перед окукливанием личинки выходят из песка и сносятся течением в заишенные участки, где и происходит окукливание и вылет имаго, что подтверждается сборами в природе и лабораторными наблюдениями. Последнее отличает “*O. acuticauda*” от псаммореобионтов из трибы *Chironomini*, которые окукливаются в биотопе развития личинок.

Экспериментально изучены параметры устойчивости личинок “*O. acuticauda*” к стресс-факторам (повышенная соленость, гипок-

сия, механические воздействия песка) в сравнении с лимнофильными хирономидами. При этом выявлена относительно высокая устойчивость личинок “*O. acuticauda*” к различным стресс-факторам; это позволяет предполагать, что эволюционная история данного таксона связана с биотопами, менее стабильными по условиям, чем современный. Выполнен сравнительный анализ дифференциальной экспрессии генов теплового шока семейства hsp70 у личинок “*O. acuticauda*” и 3 других экстремофильных видов Chironomidae (Kozlova et al., 2016).

Проанализированы морфологические тенденции, сопровождающие многократный переход к обитанию в подвижном песке, который происходил в рамках подсемейства Orthoclaadiinae и трибы Chironomini (подсемейство Chironominae). Установлено, что наряду с рядом конвергентных тенденций, наблюдаемых и в пределах Orthoclaadiinae, и в рамках Chironominae, неоднократно возникали адаптации, характерные лишь для одного из этих подсемейств.

Впервые проведено сравнение сообщества макробеспозвоночных в биотопе “*O. acuticauda*” (малая река в Псковской обл.) и в биотопах подвижного песка малых водотоков, весьма сходных по условиям и находящихся в той же широтно-ландшафтной зоне, но в другом географическом районе, где этот вид отсутствует (Пермский край). При этом, большинство массовых и обычных компонентов сообщества (жизненные формы и таксоны родового ранга) остаются одними и теми же – в частности, это – представители родов *Prodiamesa*, *Monodiamesa*, *Stictochironomus* (Chironomidae), *Eloeophila* (Limoniidae), *Pisidium* (Pisidiidae).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 15-04-00732.

Литература

- Жадин В.И. Жизнь в реках // Жизнь пресных вод СССР. Т. III. Ред. Е.Н. Павловский, В.И. Жадин. М.-Л.: Издательство Академии наук СССР, 1950. С. 113–256.
- Зверева О.С. Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования. Л.: Наука, 1968. 279 с.
- Ляхов С.М. К изучению адаптаций реофильных Chironomidae // Доклады АН СССР. 1941. Т. 32. № 8. С. 591–593.
- Пржиборо А.А. Морфология, экология и адаптации уникального псаммореобионтного вида хирономид «*Orthoclaadiinae acuticauda*» или «*Orthoclaadiinae aus Flußsand*» (Diptera: Chironomidae) // Проблемы водных энтомологии России и сопредельных стран: Материалы VI Всероссийского (с международным участием) симпозиума по амфибиотическим и водным

- насекомым, посвященного памяти известного российского ученого-энтомолога Лидии Андреевны Жильцовой. Владикавказ: Северо-Осетинский государственный университет им. К.Л. Хетагурова, 2016. С. 109–113.
- Черновский А.А.* Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Т. 31. М.-Л.: Издательство Академии наук СССР, 1949. 186 с.
- Andersen T., Cranston P.S., Epler J.H.* Chironomidae of the Holarctic Region – keys and diagnoses. Part 1 – larvae // *Insect Systematics & Evolution*. 2013. Suppl. 66. P. 1–573.
- Kozlova O., Cherkasov A., Przhiboro A., Shagimardanova E.* Complexity of expression control of HSP70 genes in extremophilic midges // *BioNanoScience*. 2016. Vol. 6. No. 4. P. 388–391.
- Moller Pillot H.K.M.* Chironomidae larvae of the Netherlands and adjacent lowlands. II. Biology and ecology of the Chironominae. *Zeist: KNNV Publ.*, 2009. 314 p.
- Pagast F.* Chironomidenstudien II // *Stettiner Entomologische Zeitung*. 1936. Vol. 97. P. 270–278.
- Przhiboro A.* «Orthoclaadiinae acuticauda» or «Orthoclaadiine aus Flusssand»: morphology and bionomics of an extraordinary psammorheobiontic chironomid species // 19th International Symposium on Chironomidae (České Budějovice, 17–22 August 2014). Scientific program & conference abstracts. 2014. P. 37.
- Ward J.V.* Aquatic insect ecology. 1. Biology and habitat. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore: John Wiley & Sons, 1992. XI+438 p.

НЕЙРОМУСКУЛЬНАЯ СИСТЕМА *NOTENTERA IVANOVI* И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ NEODERMATA

О.И. Райкова, Е.А. Котикова

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Благодаря многочисленным молекулярно-филогенетическим исследованиям последнего десятилетия основные ветви древа Bilateria более или менее определились, хотя остались и вопросы, не разрешенные до сих пор. Среди таких вопросов – построение естественной системы высших Plathelminthes и выявление сестринской группы паразитических плоских червей – Neodermata.

Ближайшую к Neodermata группу турбеллярий пытались определить и путем сравнительно-морфологических исследований. При этом в основном использовали как ультраструктурные признаки цитохондрий (Rohde et al., 1995; Корнакова, 2010), так и признаки спермиев. Имен-

но изучение спермиогенеза привлекло внимание исследователей к немногочисленной группе паразитических турбеллярий – Fecampiida. Эти турбеллярии примечательны тем, что спермиогенез у них протекает по тому же типу (Revertospermata), что и у Neodermata, когда ядро зрелого спермия оказывается дистальным в отличие от проксимального положения ядра в спермиях свободноживущих плоских червей (Watson, Rohde, 1993; Kornakova, Joffe, 1999). Отсюда и интерес к этой группе турбеллярий как к возможным предкам Neodermata.

Нервная и мышечная системы считаются наиболее эволюционно-консервативными системами органов; следовательно, они представляют потенциальный интерес для исследования макроэволюционных процессов. Однако эволюционные преобразования нейромышечных систем в группах, близких к корням паразитических плоских червей (Neodermata), пока не получили особого внимания. В частности, нейромышечная система ни одного из представителей Fecampiida не была исследована современными методами иммуногистохимии или гистохимии в сочетании с конфокальной микроскопией.

В качестве объекта исследования мы выбрали *Notentera ivanovi* Joffe, Selivanova, Kornakova, 1997: турбеллярию, паразитирующую в кишечнике беломорской полихеты *Nephtys ciliata* (Müller, 1788) – представителя Fecampiida, с вторично измененной вследствие паразитического образа жизни морфологией: отсутствием рта, глотки и кишечника. Вместо этого на дорсальной стороне животного имеется область предположительно пищеварительного эпидермиса (Июффе и др., 1997).

Для изучения архитектоники мускулатуры *Notentera ivanovi* использовали метод флуоресценции фаллоидина, а для исследования нервной системы – иммуногистохимические методы локализации серотонина, FMRFамида и тубулина, а также гистохимический метод выявления холинэстераз по Жеребцову, который дает четкую картину строения основных проводящих путей НС.

Кожно-мускульный мешок состоит из наружных кольцевых, промежуточных редких диагональных мышц, пересекающихся друг с другом под углом примерно 90–100°, и внутренних очень мощных продольных мышц. Диагональные мышцы у *Notentera* описываются впервые, как и мощная круговая полоса мышц, дериват вентральной продольной мускулатуры, превращающая всю брюшную сторону тела в присоску, прикрепляющуюся к стенке кишки полихеты-хозяина. Этим, вероятно, объясняется и расположение пищеварительного эпителия на противоположной, дорсальной стороне тела, обращенной к просвету кишечника полихеты.

Исследование нервной системы показало, что мозг лежит на границе передней трети тела и имеет форму 6-лучевой звезды, от которой отходят три пары длинных, одинаковых по мощности мозговых корешков, подходящих к вентральным, дорсальным и латеральным продольным стволам, сдвинутым к боковым участкам тела. Самый короткий нижний мозговой корешок подходит к сильному вентральному стволу. Средний корешок приблизительно на середине своей длины раздваивается и дает короткую веточку к дорсальному стволу, а более длинную – к латеральному. Передний корешок направляется прямо к самому краевому латеральному. Вперед от мозга отходят нервные отростки к переднему концу тела, где они образуют нервное сплетение. Из семи кольцевых комиссур первые три включают мозговые корешки, тогда как последние четыре соединяют все продольные стволы, равномерно распределяясь в постцеребральной области тела. Такой тип ортогона следует отнести к *радиальному типу* – модификации регулярного частого ортогона с выраженными элементами радиальности в расположении мозговых корешков (Райкова и др, 2017).

Итак, что же дает сравнительный анализ строения ортогонов плоских червей для поиска корней *Neodermata*?

Прежде всего, следует отметить, что причина появления радиального ортогона у *Notentera* пока не очевидна. Округлая и уплощённая форма тела этой турбеллярии может служить объяснением перехода от регулярного ортогона к радиальному. Подобный феномен наблюдается, например, у моногеней с широким листовидным телом (Котикова, 1991). Строение же нервной системы других фекампиид с цилиндрической формой тела пока не известно. С другой стороны, радиальный ортогон может быть характерным синапоморфным признаком всех *Fecampiida*. В этом случае получается, что *Fecampiida* обладают более эволюционно продвинутым типом ортогона по сравнению с плезиоморфным регулярным ортогоном, характерным как для базальных представителей всех групп *Neodermata*, так и для их ларвальных стадий (Котикова, 1991). Таким образом, радиальный тип ортогона служит аргументом против сближения *Fecampiida* с *Neodermata* и соответственно – против монофилии *Revertospermata*. Предка *Neodermata* следует искать среди групп турбеллярий с регулярным ортогоном.

Работа выполнена с использованием оборудования ресурсного центра МР СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и центра коллективного пользования (ЦКП) «Таксон» при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (бюджетная тема № АААА-А17-117030110029-3) и грантов РФФИ 16-04-00593 и 15-29-02650.

Литература

- Иоффе Б.И., Селиванова Р.В., Корнакова Е.Е. *Notentera ivanovi* n. gen., n. sp. (Turbellaria: Platyhelminthes), новая паразитическая турбеллярия // Паразитология. 1997. Т. 31. №. 2. С. 126–131.
- Корнакова Е.Е. Особенности ультраструктуры экскреторной системы *Bothrioplana semperi* (Platyhelminthes, Turbellaria) // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2010. Т. 46. №. 4. С. 349–346.
- Котикова Е.А. Ортогон плоских червей и основные пути его эволюции // Труды Зоологического института АН СССР. 1991. Т. 241. С. 88–112.
- Райкова О.И., Котикова Е.А., Фролова Т.А. Нервная система и мускулатура паразитической турбеллярии *Notentera ivanovi* (Plathelminthes, Fecampiida) // Доклады Академии наук. 2017. №. 5. С. 592–594.
- Kornakova E.E., Joffe B.I. A new variant of the neodermatan type spermiogenesis in a parasitic 'turbellarian', *Notentera ivanovi* (Platyhelminthes) and the origin of the Neodermata // Acta Zoologica. 1999. Vol. 80. No. 2. P. 135–152.
- Rohde K., Johnson A.M., Baverstock P.R., Watson N.A. Aspects of the phylogeny of Platyhelminthes based on 18S ribosomal DNA and protonephridial ultrastructure // Hydrobiologia, 1995. Vol. 305. No. 1. P. 27–35.
- Watson N.A., Rohde K. Ultrastructural evidence for an adelphotaxon (sister group) to the Neodermata (Platyhelminthes) // International journal for parasitology. 1993. Vol. 23. No. 2. P. 285–289.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ В РЕГУЛЯЦИИ ДИАПАУЗЫ У ТРИХОГРАММ

С.Я. Резник, А.Н. Овчинников, К.Г. Самарцев, Н.Д. Войнович

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Материнское влияние на зимнюю диапаузу потомства отмечено у многих видов насекомых. Чаще всего встречается материнская индукция: сигнальные факторы (осеннее снижение температуры и / или укорочение светового дня) воспринимаются самками, а диапауза индуцируется у потомства. Реже наблюдается материнское ингибирование: перезимовавшие самки поливольтинных видов подавляют у первых весенних поколений своего потомства способность к индукции «несвоевременной» диапаузы.

У видов рода *Trichogramma* Westw. (Hymenoptera, Trichogrammatidae) зимняя диапауза регулируется, как и у большинства других насекомых, фото периодом и температурой. Диапаузируют у трихограмм предкуколки. Основной фактор, детерминирующий диапаузу, – температурный режим развития эмбрионов и личинок, а при околопороговых температу-

рах доля диапаузирующего потомства существенно зависит от длины дня и температуры, при которых происходило развитие материнского поколения. У трихограмм отмечено и материнское ингибирование диапаузы: потомство самок, реактивировавшихся после диапаузы, к диапаузе практически не способно (доля диапаузирующих особей не превышает десятых долей процента, независимо от температуры и фотопериода). На протяжении ряда лет нами были проведены исследования, направленные на выявление роли «праматеринских» (длящихся на протяжении двух и более поколений) эффектов в регуляции диапаузы разных видов трихограмм.

В начале было проведено сравнительное исследование материнской и праматеринской фотопериодических реакций двух последовательных поколений (влияния «мам» и «бабушек» на диапаузу потомства) у разных видов трихограмм. Достоверное пра-материнское влияние на диапаузу потомства было выявлено у 4 из 5 исследованных видов, хотя во всех случаях материнский эффект был гораздо сильнее праматеринского (Voinovich et al., 2013).

Во второй серии опытов была изучена стабильность изменений, вызванных влиянием различных фотопериодов в нескольких последовательных поколениях двух видов с наиболее сильным праматеринским влиянием: *Trichogramma buesi* Voegelé и *T. principium* Sug. et Sor. Выяснилось, что у обоих исследованных видов развитие одного поколения в условиях короткого светового дня (12 ч) вызывает существенный рост доли диапаузирующих особей в двух последующих поколениях. Слабый, но статистически достоверный рост доли диапаузирующих особей был отмечен в третьем и даже в четвертом поколениях. Такие «пра-пра-праматеринские эффекты» длины дня на тенденцию к диапаузе не были ранее обнаружены ни у трихограмм, ни у каких-либо других насекомых-паразитов (Reznik et al., 2012).

Затем была исследована способность к «накоплению» эффекта материнской фотопериодической реакции в 5 последовательных поколениях *T. principium* и *T. telengai* Sor., развивающихся в условиях короткого светового дня (12 ч). У *T. principium* была выявлена сильная трансгенерационная кумулятивная фотопериодическая реакция: развитие одного, двух и трех последовательных поколений в условиях короткого дня приводило к постепенному нарастанию доли диапаузирующего потомства. Потомство самок *T. telengai*, развивавшихся при коротком дне, тоже диапаузирало достоверно чаще, чем потомство самок, развивавшихся при длинном дне, но число предшествующих поколений, развивавшихся при коротком дне, не оказывало достоверного влияния на тенденцию

к диапаузе. Возможно, эти различия связаны с разными ареалами двух исследованных видов: *T. principium* обитает на юге Европы и Казахстана и в Средней Азии, где температура осенью снижается постепенно, и в условиях короткого дня успевает развиваться два или более поколений трихограмм, а *T. telengai* – в Центральной и Северо-Западной Европе и в Сибири, где температура снижается быстрее, развитие еще одного осеннего поколения сопряжено с большим риском, и поэтому уже первый «короткодневный сигнал» индуцирует очень сильную тенденцию к диапаузе потомства (Резник, Овчинников, 2014).

И, наконец (впервые для перепончатокрылых), у тех же двух видов трихограмм было обнаружено мультигенерационное материнское ингибирование диапаузы. У *T. telengai* материнское ингибирование диапаузы было статистически достоверным до третьего, а у *T. principium* – как минимум до пятого поколения после диапаузы. Это различие в стабильности материнского эффекта, возможно, тоже связано с условиями обитания двух видов: в естественных условиях за год развивается более 10 поколений *T. principium* и не более 4–5 поколений *T. telengai* (Reznik, Samartsev, 2015).

Проявления материнского влияния на диапаузу потомства известны и у других видов насекомых. Их механизм (в тех немногих случаях, когда он был детально исследован) базируется либо на передаче самками потомству гормонов, питательных веществ и т.п., либо на собственной фотопериодической реакции развивающихся эмбрионов. Однако выявление мультигенерационной материнской индукции и ингибирования диапаузы, эффект которых сохраняется на протяжении нескольких поколений, позволяет предполагать, что у трихограмм имеет место «эпигенетическое наследование» в узком смысле этого слова, т.е. передача от одного поколения к другому относительно стабильных (постепенно затухающих) изменений экспрессии генов (Voinovich, Reznik, 2017).

Литература

- Резник С.Я., Овчинников А.Н. Кумулятивная индукция диапаузы в ряду поколений у видов рода *Trichogramma* (Hymenoptera, Trichogrammatidae) // Энтомологическое обозрение. 2014. Т. 93, вып. 1. С. 5–15.
- Reznik S.Ya., Samartsev K.G. Multigenerational maternal inhibition of prepupal diapause in two *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Journal of Insect Physiology. 2015. Vol. 81, No. 1. P. 14–20.
- Reznik S.Ya., Vaghina N.P., Voinovich N.D. Multigenerational maternal effect on diapause induction in *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // Biocontrol Science and Technology. 2012. Vol. 22, No. 4. P. 429–445.

Voinovich N.D., Reznik S.Ya. On the factors inducing the inhibition of diapause in the progeny of diapause females of *Trichogramma telengai* // *Physiological Entomology*. 2017. DOI: 10.1111/phen.12202.

Voinovich N.D., Vaghina N.P., Reznik S.Ya. Comparative analysis of maternal and grand-maternal photoperiodic responses of *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) // *European Journal of Entomology*. 2013. Vol. 110, No. 3. P. 451–460.

ПРОФЕССОР В.И. ЖАДИН И НАЧАЛО ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ПРОБЛЕМЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ В ЗООЛОГИЧЕСКОМ ИНСТИТУТЕ РАН

А.Л. Рижинашвили

*Санкт-Петербургский филиал Института
истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН*

Начало продукционной тематики исследований в Зоологическом институте РАН (ЗИН) традиционно принято связывать с именем чл.-корр. АН СССР Г.Г. Винберга (1905–1987) (Алимов, Богатов, Голубков, 2013). Он основал успешно работающую по сей день школу продукционной гидробиологии. С 1964 г. Георгий Георгиевич возглавлял лабораторию пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИНа. Его предшественником на этом посту был известный зоолог–малаколог и гидробиолог, заслуженный деятель науки РСФСР, профессор В.И. Жадин (1896–1974). Практически по общему мнению современных гидробиологов этого исследователя не считают сторонником продукционного направления в водной экологии (Рижинашвили, 2017), однако предпринимаемая нами разработка его научного наследия демонстрирует, что эта точка зрения неверна. Для такого утверждения имеются следующие основания: во-первых, Жадин разработал первую в нашей стране теорию биологической продуктивности водоемов (Жадин, 1940); во-вторых, он организовал в ЗИНе экспериментальные исследования экологической физиологии гидробионтов, направленные на решение проблемы происхождения фауны континентальных водоемов. Проблематика генезиса фауны, поставленная Жадиным, позволяет рассматривать водоем в его динамике. Эта динамика неразрывно связана с процессами круговорота вещества и энергии. Процесс продукции, как известно, является важнейшей составляющей частью этого круговорота. Цель настоящей работы – раскрыть сущность продукционных взглядов Жадина и выявить их отличительные черты по сравнению с представлениями исследователей школы Винберга.

Основой теории биологической продуктивности водоемов Жадина служит принцип аккумуляции и биоэкологической обеспеченности (Гурьянова, 1968; Жадин, 1940). Под аккумуляцией понимается накопление органических веществ, поступающих в водоем с его водосборной территории. Это накопление выражается, в частности, в виде процесса заиления. Изменение интенсивности и характера аккумуляции – путь превращения водоемов, воплощенный в смене различных их типов (например, река – водохранилище – пруд – болото). Соответственно этому меняется и состав фауны и флоры, так называемая *биоэкологическая обеспеченность*. Биоэкологическая обеспеченность – количество видов гидробионтов, которые по своим физиологическим особенностям способны использовать поступающий в ходе аккумуляции пищевой материал. Тогда продуктивность водоема, характеризуемая приростом биомассы сообществ (продукция), оказывается функцией аккумуляции и обеспеченности. Наивысшая биомасса, а, следовательно, максимальный уровень продуктивности наблюдаются при некотором промежуточном уровне аккумуляции, при котором видовое разнообразие минимально. Основные положения теории Жадина сводятся к следующему (в нашей формулировке): водоем и все процессы в нем есть функция его водосборной территории, ее растительного покрова и почвы; процессом, связывающим водоем и водосбор в их динамике, является аккумуляция, которая одновременно привносит питательные вещества и за счет заиления ограничивает жизнедеятельность гидробионтов; живые организмы являются активным руководящим началом процесса продуцирования; наиболее ярко выражается аккумуляция в виде эрозии почвы водосбора, в том числе под действием его хозяйственного преобразования, которое многократно усиливает эрозию; в водоемах с незэродированным водосбором господствует первичноводная фауна, тогда как по мере разрушения почвенного покрова она угнетается и заменяется вторичноводной. По мнению Жадина, его теория может объяснить закономерности пространственного размещения популяций и биоценозов в водоеме, факты миграции (то, что мы сейчас называем «биологические инвазии») организмов и, конечно, происхождение фаун водоемов.

Очевидно, что Жадин в наибольшей степени придавал значение аллохтонному влиянию на режим водоема. Поскольку теория Жадина построена на материалах изучения водохранилищ, то вполне объяснимо обращение ученого именно к воздействию на водоем со стороны водосбора.

Жадин развил свои теоретические представления об аккумуляции. Он полагал, что обмеление и заболачивание водоемов представляют собой явления, помогающие разрешать теоретические вопросы перехода

организмов от водного к наземному образу жизни (Жадин, 1946). Им ставились на очередь работы по изучению адаптаций животных на грунтах озер разной степени заиления. Он считал необходимым разработку «генетической классификации водоемов и их участков» и теорию «гидробиологического генезиса водоемов». Все это важно для прогноза изменений водоемов в многолетнем аспекте, в том числе в условиях вмешательства человека, которое убыстряет происходящие в водных объектах события.

По нашему мнению, «водосборный» подход Жадина к проблеме продуктивности и дал повод не считать его продукционистом. Это хорошо иллюстрируется его заочной полемикой с В.С. Ивлевым (Ивлев, 1945; Жадин, 1947). По его мнению: «... Ивлев закрывает глаза на какую-либо зависимость водоема от окружающей среды, от ландшафта» (Жадин, 1947, с. 412). По Жадину, Ивлев отказывается рассматривать в водоеме иной источник энергии, кроме инсоляции, но за счет аллохтонных органических веществ «развивается такое количество организмов, начиная с бактерий...» (*там же*), что не учитывать их в продукционном процессе нельзя. В этом коренится разница продукционных воззрений Жадина и школы Винберга. Последняя представляет собой направление трофодинамической экологии, опирающееся на строго количественные расчеты баланса энергии.

Однако, как представляется, именно Жадин следует считать основоположником продукционного направления в ЗИНе. Этот исследователь верно понимал продукцию как процесс образования органического вещества в водоеме в ходе прироста биомассы гидробионтов. Разрабатывая свою теорию применительно, главным образом, к донным биоценозам, он поневоле не придавал должного значения изучению автотрофного звена в водных экосистемах. Теория Жадина имеет не только исторический интерес, но и актуальна (с известными оговорками) на сегодняшний день, так как привлекает внимание ко всей совокупности процессов круговорота веществ в водоеме в его тесной связи с водосбором.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 17-33-01046).

Литература

- Алимов А.Ф. Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. СПб: Наука, 2013. 343 с.
- Гурьянова Е.В. Владимир Иванович Жадин // Загрязнение и самоочищение реки Невы. Л.: Наука, 1968. С. 3–23.

- Ивлев В.С. Биологическая продуктивность водоемов // Успехи современной биологии. 1945. Т. 19. Вып. 1. С. 98–120.
- Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ (проблема перестройки фауны рек СССР в связи со строительством гидротехнических сооружений). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 992 с.
- Жадин В.И. Проблема генезиса фауны и биоценозов континентальных водоемов СССР в четвертом пятилетнем плане // Зоологический журнал. 1946. Т. 25. Вып. 5. С. 385–394.
- Жадин В.И. Закономерности массового развития жизни в водохранилищах // Зоологический журнал. 1947. Т. 26. Вып. 5. С. 403–414.
- Рижинашвили А.Л. Владимир Иванович Жадин (1896–1974) и истоки современной гидробиологии: интервью с академиком РАН А.Ф. Алимовым // Историко-биологические исследования. 2017. Т. 9, № 2. С. 84–99.

СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ СТВОЛОВЫХ НЕМАТОД С ИХ РАСТЕНИЯМИ-ХОЗЯЕВАМИ И НАСЕКОМЫМИ-ПЕРЕНОСЧИКАМИ

А.Ю. Рысс¹, С.А. Субботин²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Plant Pest Diagnostic Center, California Department of Food
and Agriculture, Sacramento

Род паразитических нематод *Bursaphelenchus* уникален сочетанием в жизненном цикле трех эволюционно далеких макросимбионтов: хозяев – гриба и древесного растения, а также насекомого-переносчика (Рысс, 2009, 2016). Эволюция рода была реконструирована с использованием генов рибосомной РНК. На молекулярной филограмме продемонстрировано, что в видообразовании нематод *Bursaphelenchus* наибольшую роль играет специализация к таксонам насекомых-переносчиков, а не к растениям хозяевам. Для интерпретации связи молекулярной и морфо-биологической эволюции использовали статистический пакет SIMMAT (Bollback, 2006). В эволюции рода выделяются четыре ствола: макроклада *Abruptus* и макроклады А, В и С. Макроклада *Abruptus* (единственный вид *B. abruptus*) характеризуется диксенным циклом с ассоциацией «гриб-перепончатокрылое насекомое». Общий ствол трех макроклад А, В и С ведет начало от предка с триксенным циклом и с ассоциацией с жуками короедами подсем. Scolytinae и хвойными деревьями. Эту приуроченность сохранили входящие в макрокладу С группы *Sexdentati*, *Eggersi*, *Hofmanni*, *Abietinus*; группа *Hylobianus* отличается переходом на переносчиков

долгоносиков подсем. Curculioninae и вторичными спорадическими переходами на листовные растения. Макроклада А (с единственной группой *Fungivorus*) имеет наиболее широкий спектр ассоциаций и циклов, начинающийся от предка со статистически вероятной изначальной ассоциацией с листовными деревьями и долгоносиками и вторичным упрощением цикла до диксенного и моноксенного. Специализация в макрокладе В начиналась с предка с триксенным циклом и с ассоциацией: хвойные растения – переносчики жуки сем. Cerambycidae. Эту специализацию сохранили нематоды групп *Africanus* и *Xylophilus*, а нематоды группы *Trypophloeï* в результате гостальной радиации перешли к ассоциации «короеды Scolytinae – листовные деревья». Группа *Kevini* в макрокладе В упростила цикл до диксенного (гриб-перепончатокрылые) (Рысс, Субботин, 2016).

Из сравнительного анализа морфологических признаков и положения на молекулярной филограмме, а также сравнения циклов можно сделать вывод о необходимости укрупнений групп видов классификации. В предлагаемой здесь классификации группа *Sexdentati* включила в себя все виды группы *Leoni*; группа *Africanus* включила все виды группы *Okinawaensis*, группа *Sinensis* включена в состав группы *Abietinus*. Подтверждена целесообразность предложенных ранее групп *Hylobianus* и *Trypophloeï*. Последняя состоит из видов, близких к группе *Xylophilus*, но отличающихся по морфологии спикул и использующих в качестве переносчиков жуков подсем. Scolytinae, а не сем. Cerambycidae. На примере групп *Trypophloeï* и *Africanus* показано, что структура спикул не всегда служит надежным маркером групп видов. Наиболее надежными маркерами групп видов служат число инцизур латерального поля и общая схема хвостовых папилл самца; остальные признаки (спикулы, вульва, хвост самок) следует рассматривать только в сочетании с двумя наиболее надежными признаками, а также с таксономическим составом хозяев и переносчиков в цикле нематоды и с возрастом трансмиссивной энтомофильной личинки (дауера).

Поддержка: грант РФ № 14-14-00621, плановая тема ЗИН РАН Рег. № АААА-А17-117030310322-3 (Разнообразие паразитарных систем, адаптаций и путей эволюции паразитов).

Литература

Рысс А.Ю. Пути становления паразитизма у фитонематод отрядов Tylenchida и Arhelenchida // Труды Зоологического института РАН. 2009. Т. 313. № 3. С. 257–272.

- Рысс А.Ю.* Происхождение фитопаразитизма нематод и их коэволюция с хозяевами и переносчиками (на примере афеленхоидных нематод) // Коэволюция паразитов и хозяев / Под ред. К.В. Галактионова. СПб: издательство ЗИН РАН, 2016. С. 127–159. (Труды Зоологического института РАН. Приложение 4).
- Рысс А.Ю., Субботин С.А.* Коэволюция ствольных нематод рода *Bursaphelenchus* Fuchs, 1937 с насекомыми переносчиками и растениями-хозяевами // Журнал общей биологии. 2016. Т. 78, № 3. С. 32–61.
- Bollback J.P.* SIMMAP: stochastic character mapping of discrete traits on phylogenies // *BCM Bioinformatics*. 2006. Vol. 7. No. 88. P. 1–7.

СТРУКТУРИРОВАНИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ГЕЛЕХИОИДНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ МИРОВОЙ ФАУНЫ НА ОСНОВЕ ИНТЕГРАТИВНОГО ПОДХОДА: ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

С.Ю. Синев

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Исследования таксономического разнообразия мировой фауны надсемейства Gelechioidea ведутся вот уже более 250 лет, однако до сих пор его структура относительно полно выявлена лишь для Европы, Северной Америки и отдельных стран Азии. Особенно много пробелов в наших знаниях о наиболее мелких представителях гелехиоидных чешуекрылых, так называемых «узкокрылых молях», – одной из самых многочисленных и диверсифицированных групп надсемейства. Причиной этому было отсутствие в прошлом четких критериев для делимитации таксонов родового и надродового ранга и определения их родства. До середины XX века представления о масштабе и структуре таксономического разнообразия группы во многом основывались на изучении лишь наружной морфологии имаго, в первую очередь строения головы и ее придатков, а также крылового аппарата. Особенно показательны в этом отношении тропические регионы, откуда подавляющее большинство родов и видов были описаны, в основном силами английского микролепидоптеролога Эдварда Мейрика, еще до начала 40-х годов прошлого века. В своей известной серии «Exotic Microlepidoptera» и некоторых других работах он помещал новые виды узкокрылых молей преимущественно в двух больших семействах: Heliodinidae (Meyrick, 1913, 1914) и Cosmopterigidae (Meyrick, 1928). Преимущественно на внешних признаках еще недавно базировалась

170

и система европейских узкокрылых молей, объединявшихся под названием Momphidae (Riedl, 1969). Позднее многие авторы, работавшие с тропической фауной, следовали идее Мейрика о том, что признаки наружной морфологии вполне достаточны для адекватного описания таксономического разнообразия, в результате чего десятки родов были ошибочно помещены в те или иные семейства, а сотни видов описаны в родах, к которым они в действительности не относятся.

Все это породило ряд мифов о структуре мировой фауны гелехиоидных чешуекрылых в целом и узкокрылых молей в частности. К числу таких мифов относятся доминирование в тропиках представителей семейства Heliodinidae и крайняя малочисленность Batrachedridae, Parametriotidae и Chrysopoleiidae. Первые шаги по переоценке таксономической принадлежности некоторых родов были сделаны относительно недавно и имели эпизодический характер (Gaedike, 1967; Kasy, 1973). В дальнейшем сравнительно-морфологические исследования с широким использованием анатомических признаков позволили разработать новые критерии для оценки таксономического разнообразия группы, основанные на анализе целого комплекса морфологических признаков как имаго, так и преимагинальных фаз, среди которых первостепенное значение имеют признаки строения полового аппарата (Hodges, 1978; Синеv, 1992; Sinev, 2002).

С учетом этих критериев автором в 1994–2015 годах была осуществлена специальная программа визитов в крупнейшие музеи мира, поддерживаемая грантами Российского фонда фундаментальных исследований и ряда зарубежных научных фондов, для переисследования первичных типов видов гелехиоидных чешуекрылых. На основе тщательного анализа их внешних признаков и морфологии гениталий была изменена семейственная принадлежность почти 70 родов, установлены 52 синонима родового и видового ранга и свыше 150 новых родовых комбинаций. Тем самым существенно пересмотрены представления о таксономическом разнообразии отдельных семейств узкокрылых молей и показано, что доминирующее положение в тропических фаунах занимают Cosmopterigidae с более чем 1500 описанными видами (Синеv, 2002), Blastobasidae с почти 500 видами (Синеv, 2014) и Stathmopodidae с 350 видами (Синеv, 2015). Довольно многочисленны также Chrysopoleiidae, Parametriotidae и Batrachedridae, тогда как собственно Heliodinidae, «потеряв» 17 родов, оказались небольшой, преимущественно неотропической группой.

В последнее время делались попытки нового пересмотра системы высших таксонов гелехиоидных чешуекрылых на основе строгого

следования кладистическим принципам при анализе ограниченного набора признаков (Kaila, 2004) или с использованием данных молекулярно-генетических исследований (Bucheli, Wenzel, 2005). Первые такие попытки привели к поспешным филогенетическим и таксономическим выводам, поскольку анализировался небольшой набор таксонов, часть из которых по устаревшим данным ошибочно приписывали к тем или иным семействам. Последние исследования, базирующиеся на более представительных таксономических выборках и использующих более широкий спектр признаков (Heikkilä et al., 2014), возвращают нас к традиционной системе гелехиоидных чешуекрылых, построенной на комплексном анализе морфологических признаков. Успехи дальнейших усилий по структурированию таксономического разнообразия группы будут связаны, несомненно, с интегративным подходом, подразумевающим использование всего арсенала как классических, так и новейших методов исследования (Синев, 2011). При этом любые таксономические решения должны быть всесторонне взвешены и аргументированы.

Литература

- Синёв С.Ю. О системе и филогении гелехиоидных чешуекрылых (Lepidoptera, Gelechioidea s.l.) // Энтомологическое обозрение. 1992. Т. 71, вып. 1. С. 143–159.
- Синёв С.Ю. Каталог роскошных узкокрылых молей (Lepidoptera: Cosmopterigidae) мировой фауны. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2002. 184 с. (Труды Зоологического института РАН, т. 293).
- Синёв С.Ю. О соотношении классических и новейших методов исследования в систематике насекомых // Энтомологическое обозрение. 2011. Т. 90, вып. 4. С. 821–832.
- Синёв С.Ю. Каталог серых молей (Lepidoptera: Blastobasidae) мировой фауны. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2014. 108 с.
- Синёв С.Ю. Каталог пестроногих молей (Lepidoptera: Stathmopodidae) мировой фауны. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2015. 84 с.
- Gaedike R. Zur systematischen Stellung einiger Gattungen der Heliodinidae/Schreckensteiniidae sowie revision der paläarktischen Arten der Gattung *Pancalia* Curtis, 1830 (Lepidoptera) // Beiträge zur Entomologie. 1967. Bd. 17, Hf. 3–4. S. 363–374.
- Bucheli S.R., Wenzel J. Gelechioidea (Insecta: Lepidoptera) systematics: a reexamination using combined morphology and mitochondrial DNA data // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2005. Vol. 35. P. 380–394.
- Kasy F. Beitrag zur Kenntnis der Familie Stathmopodidae Meyrick, 1913 (Lepidoptera, Gelechioidea) // Tijdschrift voor Entomologie. 1973. Deel 116, afl. 13. P. 227–299.

- Heikkilä M., Mutanen M., Kekkonen M., Kaila L.* Morphology reinforces proposed molecular phylogenetic affinities: a revised classification for Gelechioidea (Lepidoptera) // *Cladistics*. 2014. Vol. 30, iss. 6. P. 563–649.
- Hodges R.W.* Gelechioidea. Cosmopterigidae // *The moths of America north of Mexico including Greenland*. Fasc. 6.1. London, 1978. 142 p.
- Kaila L.* Phylogeny of the superfamily Gelechioidea (Lepidoptera: Ditrysia): an exemplar approach // *Cladistics*. 2004. Vol. 20. P. 303–340.
- Meyrick E.* Fam. Carposinidae, Heliodinidae, Glyphipterygidae // *Lepidopterorum Catalogus*. Pars 13. Berlin: W.Junk, 1913b. 53 S.
- Meyrick E.* Lepidoptera Heterocera. Fam. Heliodinidae. In: Wytzman P. (Ed.). *Genera Insectorum*. Fasc. 165. Bruxelles: V. Verteneuil & L. Desmet, 1914a. 29 p., 2 pls.
- Riedl T.* Matériaux pour la connaissance des Momphidae paléarctiques (Lepidoptera). Part 9. *Revue des Momphidae européennes, y compris quelques espèces d’Afrique du Nord et du Proche-Orient* // *Polskie Pismo entomologiczne*. 1969. T. 39, fasc. 4. P. 635–919.
- Sinev S.Yu.* Morphological principles for the revision of taxonomic structure of the narrow-winged gelechioid moths (Lepidoptera, Gelechioidea) // *Proceedings of the Zoological Institute, St. Petersburg*. 2002. Vol. 296. P. 125–134.

**НАУЧНАЯ И ПРОСВЕТИТЕЛЬСКАЯ ФУНКЦИИ
ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ
В СОСТАВЕ АКАДЕМИИ НАУК В XIX ВЕКЕ:
ПРОБЛЕМЫ И РЕШЕНИЯ**

Н.В. Слепкова

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

В этом году мы празднуем 185-летие Зоологического института, в составе которого работает крупнейший в стране Зоологический музей. Зоологическая коллекция института и музея гораздо старше. История музея восходит к Петру I и насчитывает уже более 300 лет (Слепкова, 2014). В культурном отношении это – огромный отрезок времени, охватывающий развитие музейного дела от его зарождения, по крайней мере в нашей стране, до наших дней. За это время музей коренным образом изменился. Расширились его функции. К сбору и хранению редкостей добавилось научное изучение огромных к настоящему времени по объему коллекций и популяризация достижений биологии на их основе. Прделан путь от императорской коллекции диковин до крупного научного учреждения с посещаемостью его общедоступного музея 250000 чел. в год.

В развитии музея как социального института можно выделить несколько крупных этапов. Александер в своей работе «Музеи в движении» пишет: «Современный музей есть продукт гуманизма эпохи Возрождения, просвещения восемнадцатого века и демократизации девятнадцатого века» (Alexander, 2008, с. 5). Россия восприняла европейский музей в том виде, в котором он сформировался к началу XVIII века, но два века – «век» просвещения и «век» демократизации – уже могут быть прослежены на материале нашей коллекции. В отечественной музеологии выделяют ряд периодов (Грицкевич, 2001), среди которых нас будет интересовать период массового возникновения общедоступных музеев.

Научная функция музея сформировалась в XVIII веке, общеобразовательная добавилась к ней в течение XIX века. Завершением периода «просвещения» стало появление специализированного научного Зоологического музея, к концу XIX века «демократизации» сформировался также и общедоступный музей. По степени доступности музей XIX века принципиально отличался от современного. Главнейшая функция современных музеев – просветительская – находилась в зародышевом состоянии. Современный музей можно осмотреть в любой день (кроме вторника), получив комментарии экскурсоводов по самым разным темам, пространственный список которых вывешен на нашем сайте. В брандтовский музей до 1860-х гг. можно было попасть только в понедельник и только в летнюю половину года (открывался 19–22 раза в год!).

Первые попытки Министерства просвещения организовать ежедневный доступ к академическим коллекциям относятся к началу 1860-х гг. и связаны с тем, что либерально-демократические реформы Александра II и его сподвижников открыли дорогу «демократизации». От инициированной Министерством просвещения дискуссии о желательности открытия музея для публики остался интересный документ 1863 г. (Донесение, 1863; По вопросу, 1863). В ходе ответа на вопрос, в какой мере можно сделать музей доступнее для публики, академики затронули целый ряд моментов, имеющих вполне актуальное звучание.

Были сформулированы две цели академических музеев: научная и популяризаторская: 1) «первое и главное назначение музеев – служить пособием при научных занятиях и исследованиях как членов академии, так и посторонних отечественных ученых» 2) «другое значение – служить источником полезных познаний и здравых понятий для лиц, не преданных ученым занятиям, и удовлетворять самое поверхностное

любопытство публики». Было указано, что в требованиях для научной работы и для популяризаторской деятельности есть противоречия («разнородные» и «отчасти несогласуемые» требования).

С одной стороны были сформулированы требования для научной работы в музеях.

1. Необходима как можно более полная коллекция.

2. Коллекция должна быть хорошей сохранности. «Зоологические коллекции требуют соблюдения мер предосторожности, не всегда... приятных для посетителя» (коллекциям вреден свет, вредна «возвышенная температура»). Академические коллекции находились при Брандте в помещениях, «не отапливаемых зимою» (!), кроме того в них «по временам зимой отворялись форточки».

3. Рабочее место ученого должно быть определенным образом организовано и отделено от посетителей; необходимая литература должна быть под рукой («ученые занятия в музеях невозможны, когда залы наполнены публикой»; «некоторые шкафы по временам должны оставаться не запертыми»; для некоторых работ требуется «несколько дней сряду»). Музей может быть в любой день доступен только для специалистов – отечественных ученых, студентов, путешественников, поскольку «самое число таких лиц более или менее ограничено». Это было обеспечено.

С другой стороны, были сформулированы требования для удовлетворения любознательности публики.

1. Полнота коллекции публике не нужна. Её «не столько интересуют многочисленные, иногда мало отличающиеся друг от друга видовые формы, сколько главные представители этих царств природы и, в особенности, те из них, которые играют уже некоторую роль в общежитии человека, доставляя нам предметы более или менее важные по различным отраслям промышленности, торговли, сельского хозяйства», т.е. имеющие практическое значение.

2. Публике необходима доступность и комфортность музея: отсутствие необходимости приобретать билеты; музей надо чаще открывать, дольше не закрывать, открывать в удобное для посетителей время, отапливать.

3. Постановка коллекции должна быть наглядна и поучительна. «При главных, ... предметах было бы полезно иметь ... ярлычки, понятные и публике, не посвященной в тайны науки». Хорошо «обозначить народные или, по крайней мере более или менее употребительные русские названия предметов».

4. Желающим должны даваться объяснения предметов. Помимо «немых путеводителей», хорошо чтоб были «путеводители, одаренные голосом». («Роль чичероне исполняется сторожами». «За верность преподаваемых ими объяснений мы, конечно, ручаться не будем»).

Полное удовлетворение противоречивых требований зависит от объема средств и штатов, имеющихся у музея: «чем чаще допускается публика в музеи, тем больше придется увеличивать средства их». Было указано, что если все требования удовлетворить невозможно, то второстепенные требования оставляются: «пожертвовать же вполне ученою целью музеев в пользу удовлетворения любопытства публики – академия никак не может иметь в виду». Брандтовский музей в 1860-е гг. и позднее не имел достаточно средств и штатов на развитие доступности музея для непрофессиональной публики.

Названные академиками задачи были по большей части разрешены с течением времени. Все это потребовало существенных затрат от правительства. С переездом в новое здание к началу XX в. разделились фондовая и показательная коллекция, для демонстрации были специально отобраны экспонаты, сделана вводная экспозиция, герметичность шкафов стала защитой от насекомых (Слепкова, 2001). Экскурсоводы появились только в начале 1930-х гг.

Противоречия между научной и образовательной функциями проявляли себя и в другие периоды развития музея-института. С 1931 г. (Слепкова, 2008) доминирование научной функции получило отражение в изменении названия учреждения, ставшего институтом. При любом ощутимом сокращении финансирования в первую очередь страдает решение просветительских музейных задач. Академические музеи в результате имеют некоторые специфические черты в сравнении с музеями другого подчинения.

Литература

- Грицкевич В.П.* История музейного дела до конца XVIII в. (в 2 ч.) СПб.: СПбГУКИ, 2001. Ч. 1. 164 с.
- Донесение особой комиссии по вопросу, в какой мере можно сделать музеи Академии наук более доступными для публики // Журнал министерства народного просвещения. 1863. Ч. 117. С. 176–194.
- По вопросу о том, в какой мере можно сделать музеи Академии наук более доступными // Записки Императорской академии наук. 1863. Т. 3. № 1. С. 56–75.
- Слепкова Н.В.* На Васильевском острове у Дворцового моста. СПб: ЗИН РАН, 2001. 84 с.

- Слепкова Н.В. Материалы Кунсткамеры в коллекциях Зоологического института РАН: проблемы выявления // Вопросы музеологии. 2014. № 2. С. 121–129.
- Слепкова Н.В. Реорганизация Академии наук 1929–1931 гг. и Зоологический музей // Академический архив в прошлом и настоящем. Сб. научн. статей. СПб.: Изд-во «Нестор-История», 2008. С. 292–302.
- Alexander E.P., Alexander M. Museums in motion: an introduction to the history and functions of museums. 2nd ed. Lanham, Maryland: AltaMira Press, 2008. 365 p.

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ КЛАССА ГОЛОТУРИЙ

А.В. Смирнов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Класс Holothuroidea относится к подтипу Eleutherozoa типа Echinodermata и вместе с классом Echinoidea, вымершим классом Ophiocystioidea и рядом мелких вымерших палеозойских групп образует инфракласс Echinozoa. Голотурии обладают целым рядом специфических черт, но главными определяющими голотурий признаками являются наличие околоротовых щупалец, известкового глоточного кольца и строение их амбулакральной системы (Smirnov, 2012). У всех современных классов Eleutherozoa, кроме голотурий, 5 первичных выростов гидроцеля сначала развиваются как щупальца, а затем преобразуются в радиальные амбулакральные каналы. У голотурий 5 первичных выростов гидроцеля дают начало 5 первичным щупальцам, расположенным вокруг ротового отверстия, а радиальные амбулакральные каналы развиваются на гидроцеле между ними позднее. Эта особенность развития амбулакральной системы голотурий так же, как и такие черты строения голотурий, как редуцированный скелет, отсутствие осевого комплекса органов в виде морфологически оформленной структуры, одинарная половая железа с одним половым отверстием, по моему мнению, хорошо объясняются педоморфным происхождением класса Holothuroidea (Smirnov, 2014, 2015). Впервые предположение о педоморфном происхождении голотурий было высказано Дэвидом и Муи (David, Mooi, 1996, 1998). Они полагали, что после прерывания развития на стадии образование 5 первичных щупалец «позднее при развитии голотурии добавляют de novo интERRАдиальные структуры внутрь экстраксиллярного тела, что придает им поверхностное сходство с радиусами других иглокожих» (David, Mooi, 1998). Я предполагаю, что Echinodermata произошли от предков, которые, как современные Pterobranchia, имели щупальца, целом которых был производным мезоцеля.

Автором была предложена гипотеза двухступенчатого развития амбулакральной системы Eleutherozoa (Smirnov, 2014). Первый этап – развитие выростов гидроцеля (левого мезоцеля) в виде щупалец. Затем на определенной стадии включается следующий этап – развиваются амбулакральные каналы, инкорпорированные у Eleutherozoa в стенку тела. Этот процесс прекрасно иллюстрирует развитие морских ежей. У них сначала первичные выросты гидроцеля развиваются как щупальца, а затем изменяют направление своего развития, загибаются назад и превращаются в амбулакральные каналы.

У голотурий произошел разрыв между этими двумя последовательными этапами. Первая часть программы, приводившая к образованию 5 первичных щупалец, сохранилась неизменной. После обособления 5 первичных щупалец преобразование первичных радиальных выростов гидроцеля в амбулакральные каналы стало невозможным, и это вызвало изменение онтогенеза. Всем Eleutherozoa свойственно развитие с катастрофическим метаморфозом, при котором почти все тело личинки резорбируется, а взрослый организм развивается из небольшого зачатка. У голотурий течение онтогенеза было видоизменено на ранней стадии, и их онтогенез стал эволютивным. Тело взрослого организма стало развиваться на основе тела личинки, а личиночные ткани частично стали включаться в тело взрослой голотурии. Радиальные амбулакральные каналы стали закладываться на амбулакральном кольце позже между первичными щупальцами. У иглокожих гидроцель и его радиальные выросты индуцируют развитие аксиального скелета (Rozhnov, 2016). На наш взгляд, радиальные выросты также индуцируют и развитие нервной и других систем органов (Smirnov, 2014). Поскольку развитие радиальных выростов гидроцеля было изменено, произошли и изменения в развитии радиального комплекса органов, состоящего из амбулакральных каналов, нервных тяжей, эпиневральных, гипоневральных и гемальных каналов. Радиальные эпиневральные нервные стволы стали развиваться как выросты зачатка эпиневрального нервного кольца, а не путем дифференцировки на дне замкнутых эпиневральных каналов. Сами же эпиневральные каналы у голотурий стали возникать путем образования полости в ткани, лежащей снаружки от радиальных нервов, а не путем замыкания эпиневральных складок в канал. Несмотря на изменение способов развития ряда структур, эквивалентность развития приводит к тому, что радиальный комплекс голотурий чрезвычайно сходен по строению с радиальным комплексом Echinoidea и, в несколько меньшей степени, с радиальным комплексом других Eleutherozoa. Можно говорить, что у голотурий произошло рас-

щепление радиальных амбулакральных каналов на первичные щупальца и собственно радиальные каналы, но обе эти части гомологичны радиальным амбулакральным каналам остальных Eleutherozoa (Смирнов, 2008; Smirnov, 2012, 2014). Хотя топографически радиальный комплекс голотурий оказывается сдвинут относительно радиального комплекса остальных Eleutherozoa ~ на 36° в «интеррадиальное» положение, он изоморфен радиальному комплексу органов остальных Eleutherozoa. На возможность разнесения в пространстве места закладки первичных щупалец и радиальных каналов у голотурий указывал ранее Хауде (Haude, 2002) Косвенно предложенную гипотезу подтверждают данные по эмбриональному развитию амбулакральной системы голотурий, которая демонстрирует удивительную лабильность и способность к перестройкам. При развитии голотурий происходит ротация гидроцеля, при которой связь каменистого канала с гидроцелем прерывается, а затем каменистый канал вновь соединяется с гидроцелем, но уже в другой его части. Первичные щупальца голотурий теряют связь с амбулакральным кольцом и соединяются с радиальными каналами, от которых отходят вторичные щупальца. Морфологически же первичные и вторичные щупальца не различимы.

Радиальные сегменты глоточного кольца Holothuroidea, скорее всего, образовались за счет первых амбулакральных элементов, как и ротовые аппараты других классов Eleutherozoa (Smith, 1984). Косвенно об этом свидетельствует формирование глоточного кольца, которое развивается из 5 первичных радиальных расположенных пластинок, и гомология радиальных элементов глоточного кольца палеозойских голотурий и первых амбулакральных элементов других иглокожих (ловеновское правило AABAB) (Haude, 1994, 1995; Smirnov, 2014).

Исследования развития голотурий показали, что билатеральная плоскость личинки голотурий совпадает с билатеральной плоскостью симметрии взрослого животного. По-видимому, предки голотурий перешли к ползанию на стороне, соответствующей вентральной стороне личинки и черты билатеральной симметрии у голотурий не возникли вторично, а стали развиваться на основе билатеральной симметрии личинок, а, возможно, и билатерально-симметричных предков Echinodermata.

Литература

Смирнов А.В. Особенности строения класса Holothuroidea, его положение в системе типа Echinodermata и происхождение // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Сер. 1. Т. 97. Эволюционная морфология животных. К столетию со дня рождения акад. А.В. Иванова. Часть 1. / Отв.

- ред. Ю.В. Мамкаев. СПб.: издательство С.Петербургского университета, 2008. С. 91–110.
- David B., Mooi R.* Embryology supports a new theory of skeletal homologies for the phylum Echinodermata // *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Sér. 3. Sciences de la Vie.* 1996. Т. 319. P. 577–584.
- David B., Mooi R.* Major events in the evolution of echinoderms viewed by the light of embryology / Eds R. Mooi, M. Telford. *Echinoderms: San Francisco. Rotterdam, Brookfield: A.A. Balkema, 1998. P. 155–164.*
- Haude R.* Fossil holothurians: Constructional morphology of the sea cucumber, and the origin of the calcareous ring / Eds B. David, A. Guille, J.-P. Féral, M. Roux. *Echinoderms through time. Rotterdam, Brookfield: A.A. Balkema, 1994. P. 517–522.*
- Haude R.* Die Holothurien-Konstruktion: Evolutionsmodell und ältester Fossilbericht // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen.* 1995. Bd. 195, Hf. 1–3. S. 181–198.
- Haude R.* Origin of the holothurians (Echinodermata) derived by constructional morphology // *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Geowissenschaften.* 2002. Rh. 5. S. 141–153.
- Rozhnov S.V.* Arms versus Brachioles: morphogenetic basis of similarity and differences in food-gathering appendages of pelmatozoan echinoderms // *Paleontological Journal.* 2016. Vol. 50, No. 14. P. 1598–1609.
- Smirnov A.V.* System of the Class Holothuroidea // *Paleontological Journal.* 2012. Vol. 46, No. 8. P. 793–832.
- Smirnov A.V.* Sea Cucumbers Symmetry (Echinodermata: Holothuroidea) // *Paleontological Journal.* 2014. Vol. 48, No. 12. P. 1215–1236.
- Smirnov A.V.* Paedomorphosis and Heterochrony in the Origin and Evolution of the Class Holothuroidea // *Paleontological Journal.* 2015. Vol. 49, No. 14. P. 1597–1615.
- Smith A.B.* Echinoid palaeobiology. London: George Allen and Urwin, 1984. 190 p.

**К 250-ЛЕТИЮ НАЧАЛА СТАНОВЛЕНИЯ
ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АКАДЕМИИ НАУК
КАК ЦЕНТРА ПО ИЗУЧЕНИЮ ЗООЛОГИИ В РОССИИ**

А.В. Смирнов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Истоки становления в России зоологии, как и многих других научных дисциплин, относятся ко времени петровских реформ. При Петре I в 1714 г. был основан первый естественно научный музей – Кунсткамера. В 1724 г. «Натуральных вещей камора» по проекту Устава Академии наук и художеств передается в ведение академии, а с 1732 г. академи-

ки начинают принимать участие в изучении естественно-научных коллекций, составлении каталогов и разработке экспозиций (Станюкович, 1953; Смирнов, 2011). При Петре было начато естественно-научное экспедиционное изучение просторов России – Сибирская экспедиция под руководством Д.Г. Мессершмидта (1719–1727), за которой последовала Великая северная экспедиция (1733–1743), в академическом отряде которой принимали участие Г.В. Стеллер и С.П. Крашенинников. Зоологические коллекции, собранные в этих экспедициях, вошли в состав зоологического отдела академического музея (Серебряков, 1936; Новиков, 1957; Зоологический институт, 1982). В 1742 г. И.Г. Гмелиным и Г.В. Стеллером был опубликован каталог зоологических коллекций Кунсткамеры «Pars prima, qua continentur Res naturales ex Regno Animalium». Однако быстро начавшийся рост естественно-научных исследований в 40–50-е гг. был заторможен целым рядом объективных и субъективных обстоятельств, в том числе и случившимся 7(18) декабря 1747 г. пожаром здания Кунсткамеры.

Пожар привел к тому, что уцелевшие коллекции хранили в плохом состоянии и беспорядке. К тому же в 40–50-е годы Академия наук переживала затяжной внутренний кризис, который был преодолен лишь при Екатерине II после назначения директором академии графа В.Г. Орлова. Для возобновления активной научной деятельности нужно было обеспечить академию новыми кадрами. Ученые были необходимы и для проведения планировавшихся экспедиций по естественно-научному изучению России (академические экспедиции 1768–1774 гг.). Среди приглашённых в академию натуралистов был молодой, но уже известный зоолог Петр Симон Паллас. В июле 1767 г. он прибыл в Санкт-Петербург, а уже 9 (20) августа 1767 г. директором академии графом В. Орловым и академиками И. Штелиным, С. Котельниковым, И.А. Эйлером и С. Разумовским было подписано постановление, по которому хранение зоологических коллекций и их исследование поручалось отдельному академику, что можно считать датой институционализации зоологических и других биологических исследований в Академии наук:

«No. 673. Из Кунсткамерских вещей все что до животнаго царства принадлежит выключая анатомические препоручить Господину Профессору Палласу, так что б распоряжение оных каким образом в лучший порядок привести и сохранять прямо и единственно от него зависило. Те же люди, которые при тех вещах находятся должны не посредственно от него зависеть поелику принадлежат к тому делу.. На том же основании анатомические вещи препоручить Господину Вольфу, а травы Господину Гмелину. Издержку спирту на

сохранение вещей употребляемого записывать каждому особливо, и через некоторое определенное время уведомлять Комиссию. Господину же Вольфу спомощью лаборанта Клембке. Разсмотрев где и каким образом Бухвостов приготовляет спирт уведомить Комиссию во всем подробно» (см. Смирнов, 2011).

Специально созданная комиссия из числа ведущих ученых Зоологического института АН СССР в составе К.В. Арнольди, Л.С. Берга, А.Н. Булычевой, А.Н. Кириченко, Н.Я. Кузнецова, А.С. Мончадского, Е.Н. Павловского и А.Н. Световидова на заседании 8 февраля 1941 г. предложила именно эту дату считать датой основания Зоологического института и провести в ноябре 1942 г. празднование 175-летия основания института и 200-летие рождения Петра Симона Палласа (Смирнов, 2011). По непонятным причинам в начале 80-х гг. XX века эта точка зрения более не рассматривалась руководством института, а датой его основания (на мой взгляд – необоснованно) стали считать 4(16) июля 1832 г., когда академик Ф.Ф. Брандт доложил конференции академии о готовности трех залов нового зоологического музея (Штраух, 1899; Зоологический институт, 1982).

Естественный процесс дифференциации наук в конце XVIII–начале XIX веков привел к формированию отдельных биологических дисциплин и, соответственно, к оформлению специализированных институтов по их изучению, либо в виде самостоятельных отделов в старых естественно-научных музеях, как это произошло в Париже, Лондоне, а позднее – в Вашингтоне, либо в виде самостоятельных музеев, что имело место в Санкт-Петербурге. По регламенту 1803 г. Академия наук имела Музей ботаники, зоологии и минералогии, который подразделялся на соответствующие кабинеты. В конце 20-х гг. XIX века в Академии наук начался процесс реорганизации Академического музея и преобразования его отделов в самостоятельные музеи (Зоологический музей, 1982; Смирнов, 2011; Басаргина, 2012), и в 1830–31 гг. состоялось несколько заседаний Академической конференции, посвященных этому вопросу. Окончательно решение об организации отдельных музеев в составе Академии наук было оформлено в уставе Санкт-Петербургской академии наук высочайше утверждённым 8(12) января 1836 г. и введённым в действие указом правительствующего сената от 7(19) февраля 1836 г., по которому академия имела минералогический, ботанический, зоологический и зоотомический музеи с их лабораториями. Однако фактически Зоологический музей как самостоятельное учреждение именуется в документах академии таковым с 1830 г. В заседании 24 марта (5 апреля) 1830 г академик К.Э. фон Бэр в должности директора

Зоологического музея представил рапорт о состоянии этого музея и о необходимости пополнения его коллекций и транспортировке зоологических объектов в новое помещение музея (Смирнов, 2011). На мой взгляд, если не считать датой основания Зоологического института 9(20) августа 1767 г., то или эту дату или 7(19) февраля 1936 г. следует считать датой его основания.

Помимо указанных ключевых дат в истории Зоологического института, необходимо отметить кардинальное преобразование в структуре и работе Зоологического музея, произошедшие при возглавлявшем музей экстраординарном академике Ф.Э. Плеске. Из выставочного просветительского учреждения с хранилищем научных материалов для заведующего им академика Зоологический музей был преобразован в настоящее научно-исследовательское учреждение. Это преобразование нашло свое оформление в виде «Положения о зоологическом музее Императорской Академии Наук», высочайше утвержденного императором Николаем II 13(25) марта 1985 г. По этому положению «1. Зоологический музей с состоящею при нем технической лабораторией есть центральное учреждение в Империи для познания животного царства преимущественно России. 2. Ближайшие задачи музея заключаются: 1) в научной разработке систематики и географии животного царства и, в особенности, в разрешении вопросов, касающейся отечественной фауны, и 2) в распространении познаний о животном царстве и воспособлении наглядному изучению зоологии по выставленным в музее коллекциям». В последующие 35 лет благодаря работе музея происходило интенсивное развитие систематических исследований (Слепкова, 2007) и изучение фауны и зоогеографии нашего отечества. Штат музея постоянно увеличивался, а внутри музея происходила дифференциация его структурных единиц – отделений, в основном по систематическому признаку.

Следующим крупным событием в истории ЗИНа было преобразование в 1931 г. Зоологического музея в Зоологический институт (Слепкова, 2008) и изменение в 1932 г. его структуры (Зоологический институт, 1982; Слепкова, 2008). В связи с интенсивным развитием таких дисциплин, как паразитология и гидробиология, в институте по экологическому принципу были выделены 4 крупных отдела: позвоночных животных, гидробиологии, наземных беспозвоночных и паразитологии. При этом сохранялись традиционные структуры в виде отделений по отдельным таксономическим группам, в которых продолжались систематические исследования, игравшие (и играющие) ведущую роль в исследованиях Зоологического института Академии наук.

Литература

- Басаргина Е.Ю. Академические и университетские музеи // Вопросы музеологии. 2012. № 1(5). С. 78–87.
- Зоологический институт. 150 лет / Редактор-составитель К.Б. Юрьев. Л.: Наука, 1982. 244 с.
- Новиков П.А. Зоологический отдел Петербургской Кунсткамеры в его историческом развитии // Труды Института истории естествознания и техники. 1957. Т. 14. Вып. 2. С. 302–352.
- Серебряков А.Э. Зоологический кабинет Кунсткамеры // Труды Института истории науки и техники. 1936. Сер. 1. Вып. 9. С. 69–128.
- Слепкова Н.В. Становление Зоологического института Академии наук как ведущего центра исследований по систематике (конец XIX века) / Ред. Ю.А. Петросян, Э.А. Тропп, Е.А. Иванова. Труды объединенного научного совета по гуманитарным проблемам и историко-культурному наследию. СПб: Наука, 2007. С. 101–117.
- Слепкова Н.В. Реорганизация академии наук 1929–1931 гг. и Зоологический музей / Отв. ред. И.В. Тункина. Академический архив в прошлом и настоящем. СПб: «Нестор-История», 2008. С. 292–302.
- Смирнов А.В. Пётр Симон Паллас и Зоологический институт Академии наук // Историко-биологические исследования. 2011. Т. 3, № 3. С. 107–129.
- Штраух А. Зоологический музей Императорской Академии наук. Пятидесятилетие его существования. Обзор основания, постепенного расширения и современного состояния музея // Записки Императорской Академии наук. 1899. Т. 61. Приложение 3. С. 1–372, 2 плана.

МИГРАЦИОННЫЕ ПУТИ И ЗИМОВКИ ЕВРОПЕЙСКИХ И АЗИАТСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ КУКУШКИ (*CUCULUS CANORUS*)

Л.В. Соколов¹, В.Н. Булюк¹, М.Ю. Марковец¹, Р.С. Лубковская²

¹Биологическая станция «Рыбачий»

Зоологического института РАН, Санкт-Петербург

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

Ареал размножения обыкновенной кукушки *Cuculus canorus* простирается от Британских островов на западе до японских островов и Камчатки на востоке. На севере он проходит по границе лесной зоны, на юге Европы доходит до Средиземного моря, а в Азии включает северную часть Индии и Юго-Восточную Азию. По данным учетов птиц в Западной Европе число размножающихся обыкновенных кукушек составляет около 1.5 млн особей, а в европейской части России – около

700 тыс особей (Hagemeijer, Blair, 1997). Численность птиц этого вида к востоку от Уральских гор – неизвестна.

Несмотря на то, что обыкновенная кукушка на большей части ареала размножения является обычным палеарктическим видом, до недавнего времени сведения о миграционных путях и зимовках кукушек из европейских популяций были фрагментарными, а из азиатских популяций – почти полностью отсутствовали. Это связано с тем, что кукушки вне гнездового периода не часто попадают в поле зрения наблюдателей, и их редко отлавливают во время миграций. Пожалуй, единственным исключением из данного правила является достаточно эффективный отлов кукушек большими «рыбачинскими» ловушками на Куршской косе на биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН. Здесь за 60 лет работы станции во время сезонных миграций были пойманы 1730 кукушек. Анализ этих данных показал, что весной мигрирующие кукушки начинают появляться в конце апреля и достигают пика численности во второй половине мая. Самцы, как правило, прилетают раньше самок. Осенняя миграция взрослых кукушек у обоих полов начинается уже в июне, достигает пика в конце июля и заканчивается в конце августа. Молодые кукушки – птицы первого года, их ловят с середины июля до середины сентября. Их миграция проходит в среднем значительно позже, чем у взрослых особей. Анализ сроков появления первых пролетающих молодых кукушек на Куршской косе на протяжении 60 лет выявил тренд смещения в последние десятилетия начала их перемещений на более ранние календарные даты, что, как предполагается, вызвано современным потеплением климата (Соколов и др., 2017).

За 60 лет кольцевания птиц на Куршской косе сведения о встречах ранее меченых на косе кукушек за ее пределами были получены всего для 15 особей и все они – из Европы. Из этих данных трудно было понять, какими путями кукушки из Балтийского региона летят осенью к местам зимовки в Африке, а весной возвращаются к местам размножения.

Визуальные наблюдения и немногочисленные находки околицеванных в Европе кукушек на африканском континенте в первой половине прошлого столетия дали основания считать, что европейские кукушки зимуют к югу от зоны Сахеля в тропических лесных массивах центральной и южной части Африки. Предполагалось, что кукушки из Европы мигрируют к местам зимовки в Африке осенью и обратно весной в основном вдоль восточного и западного побережий Африки (Møgaard, 1961; Erritzøe et al., 2012), в то время как кукушки номинального подвида *C. c. canorus*, размножающиеся в Китае, Монголии и восточной Сибири, в отличие от европейских популяций этого подвида, по мнению

ряда авторов, должны зимовать на юге Азии – в южной Индии, Китае, Вьетнаме, Малайзии, Индонезии (Cramp, 1985).

Благодаря современным технологиям, в последние два десятилетия стало возможным длительное прослеживание за отдельными видами птиц с помощью спутниковых передатчиков, которые имеют массу менее 5 г и могут работать продолжительное время от солнечных батарей (Соколов, 2011). Главной целью нашего исследования было выяснить реальные пути пролета обыкновенных кукушек из прибалтийских и восточных азиатских популяций к местам зимовок осенью и обратно весной с помощью спутниковой телеметрии. С этой целью мы поместили к настоящему времени спутниковыми передатчиками 29 особей. Птицы были пойманы в ловушки биологической станции «Рыбачий» на Куршской косе в начале осенней миграции и в паутинные сети весной на востоке Камчатки. Пять взрослых и 10 молодых кукушек были выпущены в месте отлова на Куршской косе, а 10 молодых кукушек были перевезены и выпущены в окрестностях г. Казань в 1760 км к востоку от места их поимки. Анализ полученных данных и сравнение их с результатами по прослеживанию кукушек из западноевропейских популяций Великобритании (Hewson et al., 2016), Дании и Швеции (Williams et al., 2016) показал, что кукушки из Восточной Прибалтики, также как и из Западной Европы вскоре после окончания размножения покидают район размножения и начинают совершать перемещения в южных направлениях. При этом на трассе миграции перед пересечением Средиземного моря и пустыни Сахары они делают несколько продолжительных остановок, где они, по-видимому, накапливают значительные жировые ресурсы для продолжительного полета. Восточноприбалтийские кукушки, как и птицы из Дании и Швеции, осенью предпочитают мигрировать через Балканский полуостров. Это значительно отличает их от птиц из Великобритании, которые имеют два широких пролетных пути: один из них проходит в основном через Апеннинский п-ов, а другой – через Пиренейский п-ов. После пересечения Средиземного моря и пустыни Сахары кукушки из всех популяций на длительное время останавливаются в районе Сахеля – переходной зоне между Сахарой на севере и более плодородными землями на юге тропической саванны. По сравнению с районами зимовок западноевропейских кукушек из Великобритании, Дании и Швеции (Нигерия, Камерун, Габон, Конго), кукушки из Восточной Прибалтики летят зимовать в более южные районы Африки (Ангола).

Молодые кукушки, перевезенные почти на 2000 км к востоку (в Казань) от места их поимки на Куршской косе, после достаточно продолжительного пребывания в районе выпуска полетели не на юг, как кон-

трольные птицы, выпущенные на косе, а стали смещаться к юго-западу; одна из них направилась в сторону Анголы и достигла Конго.

В 2016 г. английские и китайские орнитологи во время весенней миграции поместили спутниковыми передатчиками 5 обыкновенных кукушек в окрестностях Пекина. По крайней мере две из этих птиц, принадлежащих к номинальному подвиду, продолжили миграцию весной к северу к району размножения в России вблизи оз. Байкал и границы с Монголией. В августе–сентябре они начали осеннюю миграцию в юго-западном направлении. Достигнув Мьянмы, птицы повернули на запад и достигли Индии, откуда после длительной остановки более чем на месяц, пересекли Аравийское море и в начале ноября достигли Африки в районе Сомали. Затем они повернули на юг вдоль восточного побережья Африки и в начале января достигли мест зимовок в районе Мозамбика. Миграционные пути весной были сходными с осенними маршрутами (<https://birdingbeijing.com>). Эти данные свидетельствуют о том, что места зимовок обыкновенных кукушек из южных областей Восточной Сибири находятся в восточной части Африки, а не в Юго-Восточной Азии или Индии, как это предполагалось ранее.

Мы выдвинули гипотезу, что обыкновенные кукушки из Восточной Сибири и Дальнего Востока, включая Камчатский край, также мигрируют к африканским, а не азиатским зимовкам, что, по-видимому, отражает их исторический путь расселения в прошлом с африканского континента. Для проверки этого предположения в начале июня этого года мы поместили спутниковыми передатчиками 4 самца обыкновенной кукушки в Камчатском крае вблизи г. Петропавловск-Камчатский. В настоящее время ведется слежение за этими птицами. Одна из птиц на начало августа покинула Камчатку и перелетела через Охотское море, остановилась на непродолжительное время на Сахалине и теперь перемещается на юго-запад в направлении, по всей видимости, Индии.

Работа поддержана грантом РФФИ (№ 16-04-00761).

Литература

- Соколов Л.В.* Современная телеметрия: новые возможности в орнитологии // Зоологический журнал. 2011. Т. 90, № 7. С. 861–882.
- Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Шаповал А.П.* Долговременный мониторинг гнездовых и пролетных популяций птиц на Куршской косе Балтийского моря // Труды Зоологического института РАН. 2017. Т. 321, № 1. С. 72–88.
- Cramp S.* The Birds of the Western Palearctic. Vol. 4. Oxford University Press, 1985.
- Erritzøe J., Mann C.F., Brammer F., Fuller R.A.* Cuckoos of the world (Helm Identification Guides). A. & C. Black, 2012. 544 p.

- Hagemeijer E.J.M., Blair M.J.* The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their distribution and abundance. London: T. & A. Poyser, 1997.
- Hewson C.M., Thorup K., Pearce-Higgins J.W., Atkinson P.W.* Population decline is linked to migration route in the Common Cuckoo // *Nature communications*. 2016. Vol. 7. P. 12296.
- Moreaur E.* Problems of Mediterranean-Saharan migration // *Ibis*. 1961. Vol. 103a. P. 373–427.
- Williams H.M., Willemoes M., Klaassen R.H., Strandberg R., Thorup K.* Common Cuckoo home ranges are larger in the breeding season than in the non-breeding season and in regions of sparse forest cover // *Journal of Ornithology*. 2016. Vol. 157, No. 2. P. 461–469.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ПЛАНКТОНА В ГРАДИЕНТЕ СОЛЕННОСТИ ВОДЫ

И.В. Телеш¹, С.О. Скарлато²

¹*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,*

²*Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург*

Общие концепции биоразнообразия водных экосистем до недавнего времени предполагали существование единых закономерностей изменения видового богатства мелких планктонных и крупных донных организмов в градиенте факторов среды, например, солёности воды – важнейшей абиотической характеристики, влияющей на флору и фауну эстуарных и прибрежных морских экосистем. Исследования, выполненные в последнее десятилетие, позволили обнаружить чрезвычайно богатый видами микромир солоноватых водоемов, что привело к появлению новых концепций и смене парадигм в области изучения биоразнообразия, в том числе, планктонных одноклеточных эукариот – протистов. В результате на примере Балтийского моря была проведена ревизия концепции минимума видов Ремане (Remane, 1934) и уточнена сфера её применения.

Во времена Ремане сведения о микрозоопланктоне Балтийского моря практически отсутствовали, а в мезо- и макрозоопланктоне исследователи насчитывали не более 40 видов (Hernroth, Ackefors, 1979). Не удивительно, что такие скудные данные подтверждали представления о бедности видами солоноватых вод. Однако накопившиеся к началу XXI века материалы по биоразнообразию планктонной флоры и фауны Балтийского моря позволили констатировать неожиданно большое видовое богатство пелагических сообществ. В настоящее

время известно, что в Балтике обитают около 750 морфологических видов ресничных инфузорий (Mironova et al., 2014); не менее 400 видов многоклеточного микро-, мезо- и макрозоопланктона (Telesh et al., 2009); более 2000 видов водорослей фитопланктона и около 190 видов цианобактерий (Hällfors, 2004).

Исследования пелагиали Балтийского моря показали, что мелкие подвижные планктонные организмы, в первую очередь прокариотные микробы и протисты, распределены в водной толще таким образом, что максимум их видового богатства приходится на зону критической солености воды (5–8‰), или хорогалиникум. Эти сведения легли в основу новой концепции максимального разнообразия протистов в хорогалиникуме (Telesh et al., 2011). Дальнейшие исследования статистически подтвердили обоснованность данной концепции, получившей широкое признание мирового научного сообщества (Whitfield et al., 2012; Azovsky, Mazei, 2013; Ishida, 2015; Vuorinen et al., 2015; Rossi et al., 2016). Эта новая концепция способствует более точному и всестороннему пониманию процессов, протекающих в водных сообществах в условиях стрессовых природных явлений (например, при понижении солёности воды вследствие увеличения стока с водосбора) и антропогенных воздействий, в том числе при загрязнении природных вод и эвтрофировании водоёмов (Скарлато, Телеш, 2017).

С развитием этих представлений было сформулировано предположение о том, что в условиях резких колебаний солёности жизненные стратегии и механизмы, регулирующие структуру сообществ мельчайших планктонных организмов – одноклеточных протистов и цианобактерий, населяющих микромир пелагиали, существенным образом отличаются от таковых в сообществах крупных донных многоклеточных животных (Telesh et al., 2013). Анализ многолетних данных полевых наблюдений продемонстрировал ярко выраженную тенденцию к доминированию мелких видов фитопланктона в зоне критической солености в Балтийском море, хотя вариабельность полученных данных была высокой вследствие сильной изменчивости и нестабильности условий окружающей среды в прибрежных водах (Telesh et al., 2015). Обнаруженная нами закономерность отражает конкурентные преимущества мелких, быстро размножающихся видов. Это и неудивительно: в стрессовых условиях одноклеточным организмам необходима адаптация только на молекулярном и клеточном уровне организации, а крупные многоклеточные животные и растения вынуждены приспосабливаться к изменчивой среде также на тканевом и организменном уровнях.

Особое место среди мельчайших организмов планктона занимают динофлагелляты, многие виды которых токсичны или потенциально токсичны. Эти жгутиконосцы способны к массовому цветению и формированию «красных приливов», нарушающих баланс веществ и энергии в экосистемах. Размер и морфология клеток некоторых видов (например, *Prorocentrum minimum*) могут изменяться в зависимости от биогенной нагрузки и солёности воды; эти же факторы существенно влияют и на внутриволепуляционную функциональную изменчивость динофлагеллят, в том числе на скорость потребления ими органического азота в виде мочевины в период миксотрофного роста (Matantseva et al., 2016). Кроме того, показано, что успешные физиологические адаптации этих мельчайших планктонных организмов обеспечивают им широкую экологическую нишу и конкурентные преимущества при заселении новых местообитаний в условиях антропогенного стресса при эвтрофировании и загрязнении водоемов (Telesh et al., 2016; Skarlato et al., 2017). Эти данные способствуют формированию новых представлений о динамике и функционировании водных экосистем, сохранении биоразнообразия и механизмах поддержания равновесного состояния окружающей среды.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ (проект № 16-14-10116, руководитель С.О. Скарлато) и РФФИ (проект № 15-29-02706, руководитель И.В. Телеш).

Литература

- Скарлато С.О., Телеш И.В. Развитие концепции максимального разнообразия протистов в зоне критической солёности воды // Биология моря. 2017. Т. 43 (1). С. 3–14.
- Azovsky A., Mazei Yu. Do microbes have macroecology? Large-scale patterns in the diversity and distribution of marine benthic ciliates // Global Ecol. Biogeogr. 2013. Vol. 22. P. 163–172.
- Hällfors G. Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups) // Baltic Sea Environ. Proc. 2004. Vol. 95. P. 1–208.
- Hernroth L., Ackefors H. The zooplankton of the Baltic proper. A long-term investigation of the fauna, its biology and ecology // Rep. Inst. Mar. Res. 1979. P. 1–60.
- Ishida H. Ecology and distribution of protists in brackish water lakes // Marine protists: Diversity and dynamics. Tokyo: Springer, 2015. P. 347–357.
- Matantseva O., Skarlato S., Vogts A., Pozdnyakov I., Liskow I., Schubert H., Voss M. Superposition of individual activities: urea-mediated suppression of nitrate uptake in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* revealed at the population and single-cell levels // Front. Microbiol. 2016. Vol. 7. Article 1310. doi:10.3389/fmicb.2016.01310.

- Mironova E., Telesh I., Skarlato S.* Ciliates in plankton of the Baltic Sea // *Protistology*. 2014. Vol. 8, No. 3. P. 81–124.
- Remane A.* Die Brackwasserfauna // *Zool. Anz.* 1934. Vol. 7 (Suppl). S. 34–74.
- Rossi A., Boscaro V., Carducci D. et al.* Ciliate communities and hidden biodiversity in freshwater biotopes of the Pistoia province (Tuscany, Italy) // *European Journal of Protistology*. 2016. Vol. 53. P. 11–19.
- Skarlato S., Filatova N., Knyazev N., Berdieva M., Telesh I.* Salinity stress response of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2017. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.07.007> (available online: 11 July 2017).
- Telesh I., Postel L., Heerkloss R. et al.* Zooplankton of the open Baltic Sea: Extended atlas // *BMB Publ. No. 21. Meereswiss. Ber. Warnemünde*. 2009. Vol. 76. P. 1–290.
- Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O.* Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohaliniacum of the Baltic Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2011. Vol. 421. P. 1–11.
- Telesh I., Schubert H., Skarlato S.* Life in the salinity gradient: Discovering mechanisms behind a new biodiversity pattern // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2013. Vol. 135. P. 317–327.
- Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O.* Size, seasonality, or salinity: What drives the protistan species maximum in the horohaliniacum? // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2015. Vol. 161. P. 102–111.
- Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O.* Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // *Harmful Algae*. 2016. Vol. 59. P. 100–111.
- Vuorinen I., Hänninen J., Rajasilta M. et al.* Scenario simulations of future salinity and ecological consequences in the Baltic Sea and adjacent North Sea areas – implications for environmental monitoring // *Ecol. Indic.* 2015. Vol. 50. P. 196–205.
- Whitfield A.K., Elliott M., Basset A. et al.* Paradigms in estuarine ecology – a review of the Remane diagram with a suggested revised model for estuaries // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2012. Vol. 97. P. 78–90.

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ЛОФОФОРА, СВИДЕТЕЛЬСТВУЮЩИЕ О МОНОФИЛИИ LORPHOPHORATA

Е.Н. Темерева

Московский государственный университет

«Лофофор – это особый отдел мезосомы, несущий щупальца, которые окружают рот, но никогда – анус» (Нуман, 1954). Это определение лофофора заложило основу для выделения Lorphophorata как группы

надтипового ранга, включающей форонид, брахиопод и мшанок (Emig, 1976). Это же определение не позволяет рассматривать других животных со щупальцевыми аппаратами как лофофорат. Так, например, у *Entoprocta* (=Kamptozoa) щупальца окружают и рот, и анус, что отражено в названии группы – внутриворонидные – и не позволяет отнести ее к *Lophophorata*.

Родство трех типов беспозвоночных животных – *Phoronida*, *Brachiopoda* и *Vryozoa* – подтверждается не только наличием особого лофофора, но также и некоторыми другими сходными чертами анатомической организации и развития. Согласно традиционным морфологическим данным у представителей всех трех типов имеются три отдела тела и соответствующие им три отдела целома: прото-, мезо-, и метациель. Результаты трансмиссионной электронной микроскопии, однако, внесли коррективы в наши представления о целомической организации лофофорат. Сравнительный анализ современной литературы позволил предположить, что для лофофорат характерно наличие как бипартитного, так и трипартитного целома (Temereva et al., 2015; Temereva, 2015), а поскольку наиболее примитивные представители разных групп лофофорат обладают трехраздельным целомом, то его, вероятно, следует считать плезиоморфной чертой, тогда как наличие бипартитного целома – это апоморфное состояние, связанное с редукцией протоцели вследствие уменьшения размеров тела. Тонкое строение целомической выстилки лофофора у форонид и брахиопод сходно (Temereva, 2015, 2017), но несколько отличается от такового у мшанок (Mukai et al., 1997), что может быть связано с мелкими размерами и исключительной малоклеточностью мшанок.

Как показали результаты исследований последних лет, общая архитектура нервной системы лофофора обнаруживает существенное морфологическое сходство у представителей всех трех групп лофофорных животных (Temereva, Kuzmina, 2017). В лофофоре у представителей всех трех групп лофофорат выявляются три главных нервных элемента, которые располагаются сходно по отношению к окружающим структурам (рот, эпистом или брахиальная складка, щупальца) и могут рассматриваться как гомологичные образования. Главный брахиальный нерв у брахиопод соответствует дорсальному нервному сплетению форонид и церебральному ганглию мшанок (Temereva, Tsitirin, 2014, 2015). Добавочный брахиальный нерв брахиопод соответствует малому нервному кольцу форонид и циркуморальному нерву мшанок. Нижний брахиальный нерв брахиопод соответствует главному щупальцевому нервному кольцу форонид и внешнему нерву у ктеностомных мшанок (Temere-

va, Kosevich, 2016). Сравнительный анализ организации нервной системы лофофора у разных представителей всех трех групп лофофорат позволил выявить тенденцию к уменьшению числа нервных элементов с возрастанием сложности морфологии лофофора (Temereva, Kuzmina, 2017). Картина дополняется результатами изучения нервной системы лофофора карликового *P. ovalis*, который среди форонид имеет наиболее просто устроенный овальный тип лофофора. В лофофоре *P. ovalis* располагаются два нервных центра: дорсальный ганглий и внутренний ганглий. С дорсальным ганглием связано главное щупальцевое нервное кольцо, а с внутренним ганглием – малое нервное кольцо. Наличие двух нервных центров и связанных с ними двух крупных нервных трактов рассматривается как исходный тип организации нервной системы лофофора у всех лофофорат. Большинство современных форонид утратило внутренний ганглий и практически лишилось внутреннего кольца (он имеется только у ювенильных форм) (Temereva, Tsitrin, 2014). У мшанок произошла редукция дорсального ганглия и связанного с ним внешнего нервного кольца – его остатки описаны только у некоторых ктеностомат (Temereva, Kosevich, 2016). У брахиопод сохраняются оба нервных кольца и дорсальный ганглий, который представлен протяженным главным брахиальным нервом.

Таким образом, результаты исследований целомической и нервной системы лофофора позволяют утверждать гомологию лофофора у форонид, брахиопод и мшанок и свидетельствуют о монофилии группы. Единство лофофорат подтверждено и результатами некоторых молекулярно-генетических исследований. Однако, согласно большинству данных, полученных методами молекулярной биологии, мшанки занимают особое положение на филогенетическом древе Bilateria и оказываются сильно оторванными от группы Brachiozoa, которая включает форонид и брахиопод (Kocot et al., 2017). Несомненно, мшанки – это очень специализированная группа, претерпевшая в своей эволюционной истории серьезные морфологические и, возможно, генетические преобразования. Вопрос монофилии Lophophorata не может быть решен без установления филогенетического положения мшанок, что требует дальнейшего тщательного изучения с привлечением всего арсенала методов современной биологии.

Работа выполнена при поддержке Минобрнауки Российской Федерации (тема АААА-А16-116021660057-5), гранта РФФИ № 17-04-00586 (трансмиссионная электронная микроскопия) и гранта РНФ № 14-50-00029 (иммуноцитохимические исследования).

Литература

- Emig C.C.* Le lophophore-structure significative des Lophophorates (Brachiopodes, Bryozoaires, Phoronidiens) // *Zoologica Scripta*. 1976. Vol. 5. №. 1–4. P. 133–137.
- Hyman L.H.* The lophophorate coelomates – phylum Brachiopoda // *The Invertebrates: Smaller Coelomate Groups: Chaetognatha, Hemichordata, Pognophora, Phoronida, Ectoprocta, Brachiopoda, Sipunculida: the Coelomate Bilateria* (ed: Hyman L.H.). Vol. 5. New York: McGraw-Hill, 1959. P. 516–609.
- Kocot K.M., Struck T.H., Merkel J., Waits D.S., Todt Ch., Brannock P.M., Weese D.A., Cannon J.T., Moroz L.L., Lieb B., Halanych K.M.* Phylogenomics of Lophotrochozoa with consideration of systematic error // *Systematic Biology*. 2017. Vol. 66. No. 2. P. 256–282.
- Mukai H., Terakado K., Reed C.G.* Bryozoa // *Microscopic Anatomy of Invertebrates* (eds: Harrison F.W., Woollacott R.M.). Vol.13. Lophophorates, Entoprocta, and Cyclophora. NY: Willey-Liss, 1997. P. 45–206.
- Temereva E.N.* Organization of the coelomic system in *Phoronis australis* (Lophotrochozoa: Phoronida) and consideration of the coelom in the lophophorates // *Journal of Zoology*. 2015. Vol. 296. No. 2. P. 79–94.
- Temereva E.N.* Ultrastructure of the coelom in the brachiopod *Lingula anatina* // *Journal of Morphology*. 2017. Vol. 278. P. 997–1011.
- Temereva E.N., Gebruk A.A., Malakhov V.V.* 2015. Demonstration of the preoral coelom in the brachiopod *Lingula anatina* with consideration of its phylogenetic significance // *Zoologischer Anzeiger*. Vol. 256. P. 22–27.
- Temereva E.N., Kosevich I.A.* The nervous system of the lophophore in the ctenostome *Amathia gracilis* provides insight into the morphology of ancestral bryozoans and the monophyly of the lophophorates // *BMC Evolutionary biology*. 2016. Vol. 16. No. 181. P. 1–24.
- Temereva E.N., Kuzmina T.V.* The first data on the innervation of the lophophore in the rhynchonelliform brachiopod *Hemithiris psittacea*: What is the ground pattern of the lophophore in lophophorates? // *BMC Evolutionary Biology*. 2017. Vol. 17. No. 127. P. 1–19.
- Temereva E.N., Tsitrin E.B.* Development and organization of the larval nervous system in *Phoronopsis harmeri*: new insights into phoronid phylogeny // *Frontiers in Zoology*. 2014. Vol. 11. No. 3. P. 1–24.
- Temereva E.N., Tsitrin E.B.* Modern data on the innervation of the lophophore in *Lingula anatina* (Brachiopoda) support the monophyly of the lophophorates // *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10. No. 4. P. 1–29.

ПРОКАРИОТНЫЕ СИМБИОНТЫ АРХАМЕБ (ARCHAMOEBAE: AMOEBOZOA): РАЗНООБРАЗИЕ И ПРИНЦИПЫ ФОРМИРОВАНИЯ КОНСОРЦИУМОВ

А.О. Фролов¹, Л.В. Чистякова²,
G. Gutiérrez³, E. Villalobo⁴, А.Ю. Костыгов¹

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Санкт-Петербургский государственный университет

³Department of Genetics, University of Seville, Spain

⁴Department of Microbiology, University of Seville, Spain

Архамебы – это средних и крупных размеров одноклеточные амeboидные организмы, обитающие в микроаэробных и/или анаэробных условиях прибрежных сапропелей пресных водоемов. Современные филогенетические исследования эукариот позиционируют архамеб в качестве клады сестринской по отношению к слизевикам (Mycetozoa), вместе с которыми они формируют монофилетическую филогруппу Conosa в составе Amoebozoa. Организация архамеб отличает их от всех других амeboзоев, включая и ближайших родственников – слизевиков. Они обладают уникальным жгутиковым аппаратом, у архамеб отсутствуют органеллы энергетического комплекса, такие как митохондрии, гидрогеносомы и пероксисомы; также у них отсутствует аппарат Гольджи, а сегрегация генетического материала протекает без конденсации хромосом и формирования митотического микротрубочкового аппарата. Архамебы из семейства Pelomyxidae имеют наиболее крупные размеры клеток (до 5 мм). Пеломиксиды – типичные фаготрофы. Задний конец клетки, формирующий множество псевдоподий, преобразован у них в специализированный «орган» – уроид, служащий для захвата отдельных частиц и фрагментов субстрата. Характерной чертой пеломиксид также служит присутствие в их цитоплазме нескольких видов облигатных прокариотных цитобионтов. Всплеск интереса к прокариотным симбионтам архамеб в 80–90-х годах XX столетия был связан в основном с обнаружением способности пеломикс выделять во внешнюю среду значительное количество метана. Предполагалось, что продуцентами метана могут служить один или несколько видов метаногенных прокариотных симбионтов этих амebo. В качестве кандидата на эту роль рассматривался, в частности, *Methanobacterium formicicum*, культура которого была выделена из клеточного гомогената *P. palustris* (van Bruggen et al., 1988). Основанием для запуска нашего проекта послужили предварительные результаты, полученные его участниками. Так, был опубликован драфт генома

Methanobacterium formicicum, анализ которого показал, что археи, выделенные в культуру van Bruggen с коллегами (1988) – это свободноживущие организмы, а не цитобионты (Gutierrez, 2012). Также было обнаружено, что консорциумы прокариот у отдельных видов архамеб могут иметь различный состав (Chistyakova et al., 2016). Основные задачи проекта предполагали видовую идентификацию членов прокариотного консорциума *P. palustris*, предварительный анализ вероятных метаболических схем, способных поддерживать постоянство состава данного консорциума, сравнительный анализ состава прокариотных консорциумов у других представителей архамеб. При решении первой задачи мы использовали ДНК из цист *P. palustris*. Это – единственная стадия, у которой отсутствуют пищевые включения, создающие критический фон при получении ПЦР продуктов из тотальной ДНК амеб. Для идентификации эндосимбионтов *P. palustris* мы провели амплификацию гена 16S рРНК с помощью ПЦР, с двумя парами праймеров специфичных для прокариот из доменов Bacteria и Archaea. В результате были получены 3 уникальных типа последовательностей, что хорошо согласовывалось с полученными морфологическими данными. Последующий анализ этих последовательностей с использованием алгоритма LCA в трех разных базах данных (SILVA, GREENGENES и RDP) продемонстрировал принадлежность двух из них к представителям зубактерий из родов *Syntrophorhabdus* (Deltaproteobacteria) и *Rhodococcus* (Actinobacteria). Третий сиквенс обнаружил наибольшее сходство с археями из рода *Methanosaeta* (Methanomicrobia). Филогенетический анализ каждой из последовательностей позволил определить видовую принадлежность симбионтов *P. palustris*. Ими оказались бактерии *Rhodococcus erythropolis* и новый вид, обозначенный нами как «*Candidatus Syntrophorhabdus pelomyxae*». Единственный представитель архей не проявил достоверного сходства ни с одним известным видом *Methanosaeta* и был обозначен нами как «*Candidatus Methanosaeta pelomyxae*». Методом флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) мы показали, что грамположительные симбионты пеломикс – это аэробные актинобактерии *R. erythropolis*, тонкие грамотрицательные палочки – анаэробные «*Ca. S. pelomyxae*», а крупные грамвариабельные симбионты – это метаногены «*Ca. M. pelomyxae*».

Исходя из постоянства состава и известных особенностей метаболизма установленных членов консорциума (или их ближайших родственников) мы предлагаем следующий принцип его формирования. Трофозоиты *P. palustris* захватывают фрагменты субстрата (сапропеля) и используют для питания моносахариды и нуклеиновые кислоты, содержащиеся в нем. *R. erythropolis* – единственный аэробный предста-

витель консорциума. Эти бактерии универсальны и по сути являются миксотрофами. В аэробных условиях они используют O_2 для окисления органических мономеров из сапропеля, а в анаэробных могут связывать CO_2 и использовать H_2 в качестве источника электронов. Мы полагаем, что эти бактерии играют роль детоксификаторов, связывая свободный кислород, спонтанно поступающий в клетки пеломикс и токсичный для всех остальных членов консорциума. Представители рода *Syntrophorhabdus* способны утилизировать многие сложные соединения из состава сапропеля с образованием ацетата и H_2 в анаэробных условиях. Однако успешная ферментация возможна у них лишь в присутствии метанообразующих или сульфат-восстанавливающих партнеров. Для «*Ca. S. pelomyxae*» таким партнером является «*Ca. M. pelomyxae*». Известно, что Methanosaetaceae – это главные поставщики метана в окружающую среду. Эти археи утилизируют ацетат, либо CO_2 , и используют в качестве источника электронов H_2 . Важно, что ацетат, CO_2 и H_2 являются биогенными метаболитами, которые поставляются партнерами по консорциуму. «*Ca. M. pelomyxae*» – единственный член консорциума, который не утилизирует компоненты сапропеля, а полностью зависит от субстратов, предоставляемых хозяином и двумя другими видами прокариотных цитобионтов. Анализ разнообразия прокариотных консорциумов архамеб показал их относительную мобильность. При этом варьирование состава консорциумов, обсуждаемое в докладе, у части архамеб может, вероятно, происходить на популяционном уровне.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 15-04-00396_a).

Литература

- Chistyakova L.V., Berdieva M.A., Kostygov A.Y., Frolov A.O.* Diversity of symbiotic consortia of prokaryotes in the cells of pelomyxids (Archamoeba, Pelomyxidae) // Protistology. 2016. Vol. 10, no. 1. P. 13–25.
- Gutierrez G.* Draft genome sequence of *Methanobacterium formicicum* DSM 3637, an Archaeobacterium isolated from the methane producer amoeba *Pelomyxa palustris* // Journal of Bacteriology. 2012. Vol. 194. P. 6967–6968.
- Gutiérrez G., Chistyakova L.V., Villalobo E., Kostygov A.Y., Frolov A.O.* Identification of *Pelomyxa palustris* endosymbionts // Protist. 2017. Vol. 168, No. 4. P. 408–424.
- van Bruggen J.J.A., van Rens G.L.M., Geertman E.J.M., Zwart K.B., Stumm C.K., Vogels G.D.* Isolation of a methanogenic endosymbiont of the sapropelic amoeba *Pelomyxa palustris* Greeff // The Journal of Protozoology. 1988. Vol. 35, No. 1, P. 20–23.

«ДРЕВО ЖИЗНИ» – ЖИВОТНЫЕ – ЧЕЛОВЕК – НАУКА

В.В. Хлебович

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Пока что жизнь известна только на нашей планете Земля. Зародилась она в виде самовоспроизводящихся молекул РНК в специфическом водном растворе солей с преобладанием ионов калия, что и сейчас служит условием нативности нуклеиновых кислот (Спирин, 2003; Наточин, 2006, 2007; Хлебович, 2015а). Произошло это около 3.7 млрд. лет назад, и далее «древо жизни» непрерывно росло, развивалось и ветвилось за счет короткоживущих особей, дающих не совсем на себя похожих потомков.

Конкретным участником эволюционного процесса и экологических связей выступает исключительно особь, несущая в себе отпечатки своей истории и зачатки будущего (по И. Канту особь есть «цель и средство»). В особи пересекаются две основные плоскости биологии: временная вертикальная эволюционная и одномоментная горизонтальная экологическая (Хлебович, 2004, 2012).

Величайшим испытанием для развития органической жизни на планете явилось нарастание в среде ионов натрия (в современном «натриевом» океане хлористый натрий составляет более 80% растворенных солей). Возникла опасность вытеснения натрием из живой клетки абсолютно необходимого ей калия. Очевидно, к этому времени уже были сформированы многие группы эукариот. Кризис был преодолен предками грибов и водорослей созданием мощной защитной оболочки (хитиновой и углеводной соответственно), и только предки животных выработали механизм активного транспорта натрия из клетки наружу в обмен на обратный ток калия. В роли натриевого насоса выступил встроенный в мембрану фермент $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATP}$ Фаза (Наточин, 2006, 2007). По некоторым данным около трети энергии организма позвоночного животного тратится на эту работу.

Появление натриевого насоса «животного типа» имело и другие далеко идущие последствия. Оказалось, что многие виды трансмембранного переноса, в том числе моносахаров и аминокислот, могут совершаться тоже в обмен на ионы натрия. Кроме того, работа натриевого насоса лежит в основе электрогенеза животной клетки, в конечном счете породившего нервную систему. Таким образом, натрий в среде из внешнего врага животной клетки превратился в необходимое условие ее существования.

Роль натрия в организме сравнима с ролью денег в семейном бюджете – они приходят и уходят в виде банкнот, непрерывно обмениваясь на товары и услуги. Становится понятным парадоксальное положение хлористого натрия среди постоянно необходимых продуктов питания, на что обращал внимание еще В.И. Вернадский, – он входит и выходит из организма в виде раствора в неизменном виде.

Ранее были собраны данные о том, что калий-натриевая АТФаза активируется при концентрации натрия по другую сторону мембраны 100–120 мМ, что соответствует солёности современного моря около 5–8‰ (Хлебович, 1974). Тогда это представлялось частным случаем явления критической солёности, но сейчас предложена гипотеза, что именно критическая солёность может считаться маркером перехода развития жизни из калиевой эпохи в современную натриевую (Хлебович, 2015а, б, в). Свой способ избежать «натриевую опасность» нашли *Microsporidia*; очевидно, лишённые натриевого насоса, они активную часть своего жизненного цикла проводят во внутриклеточной калиевой среде исключительно животных с их натриевым насосом.

Таким образом, не будет ошибкой включить в диагноз царства *Animalia* регуляцию внутриклеточного калия натриевым насосом и специфическую подверженность заражению микроспоридиями. Потребность во внешнем для клеток натрии определила развитие осморегуляторных структур, направленных на поддержание солёности внутренней среды организмов и, тем самым, формирование пресноводных, наземных и вторичноморских таксонов животных (Хлебович, 2014а, б, 2015а, б, в).

Убежден, что честный исследователь-естественник может быть только агностиком. Таковыми были и мои коллеги, оставившие заметный след в зоологии, – Ю.С. Балашов, В.Р. Дольник, Л.Б. Кляшторин, Я.И. Старобогатов. Роль Творца допускается только как автора Большого взрыва и создателя законов существования и развития материального мира. Представления о том, что ни один волос ни одного человека не падет без Его воли, и о том, что человек создан по Его образу и подобию, чужды научному миропониманию. Религия и наука несовместимы; религию мы признаем лишь частью культуры, отмечающей основные события такой короткой жизни человека и дающей ему яркие образы этики. Только в человеке материальный мир приобрел уникальное качество – самопознание, только ему дана способность познавать все сущее, и нет призвания выше занятия наукой. Наука – это поиск и описание – утверждение нового, ранее незнаемого или непонимаемого. Масштабы новизны при этом самые разные. Как-то во время скучного и

занудного научного заседания (такое в науке – обычное дело) мой сосед Д.Л. Иванов из Зоологического музея шепнул: «Ухожу: я ведь сегодня не нашел ничего нового». Он был специалистом по наземным улиткам, видов которых – тьма тьмущая, а исследователей на Земле – единицы, и почти каждый день приносит им описание чего-то нового, прежде никем не замеченного.

Для того, чтобы владеть иностранным языком, вполне достаточно пользоваться немногими тысячами слов – в малых словарях иностранных слов их около 20 тысяч. Насекомых же описано более миллиона видов, и всего их, очевидно, не менее двух миллионов. Казалось бы, можно сказать, что знание всех насекомых равноценно знанию примерно тысячи языков. Однако если словари иностранных языков дают только написание и звучание слов, обозначающих знакомые предметы или явления, то название животного несет за собой знание самого нового предмета, деталей его строения, родственных отношений, образа жизни, места в экосистеме и др. Чисто физически систематик-фаунист не может «владеть» группой из более чем 1–2 тысяч видов. Для таких специалистов едва ли не ежедневные открытия (без всяких кавычек) – это норма. Сложнее с предметами, связанными с общими вопросами эволюции, физиологии, экологии, где открытия совершаются реже, но они масштабнее.

Мои учителя Е.Ф. Гурьянова и П.В. Ушаков, ученики основателя ленинградской школы морских биологов Константина Михайловича Дерюгина, часто разными словами передавали мысль своего учителя: для того, чтобы быть успешным в вопросах общей биологии, очень желательно быть специалистом по какой-то группе организмов. В этом и я убедился на собственном опыте. Глубокое погружение в свою группу, познание ее истории и специфики – основа научной деятельности зоолога. Именно вскрытая им специфика своей группы часто создает точки роста современной общей биологии. Так, открытые зоологами гигантские хромосомы дрозофил определили становление и бурный рост генетики вплоть до Нобелевской премии 2017 г.

Литература

Наточин Ю.В. Физико-химические детерминанты физиологической эволюции от протоклетки до человека // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. 2006. Т.92. № 1. С. 57–71.

Наточин Ю.В. Физиологическая эволюция животных: натрий – ключ к преодолению противоречий // Вестник РАН. 2007. Т. 77. № 11. С. 999–1010.

- Спирин А.С.* Рибонуклеиновые кислоты как центральное звено живой материи // Вестник РАН. 2003. Т. 73. № 3. С. 117–127.
- Хлебович В.В.* Критическая солёность биологических процессов. Л.: Наука, 1974. 235 с.
- Хлебович В.В.* Особь как квант жизни // Фундаментальные зоологические исследования: теория и методы. М.–СПб: Товарищество научных изданий КМК. 2004. С. 144–152.
- Хлебович В.В.* Экология особи – очерк фенотипических адаптаций животных. СПб: ЗИН РАН, 2012. 113 с.
- Хлебович В.В.* Этапы и принципы эволюции водно-солевых отношений организмов // Биосфера. 2014а. Т. 6. № 2. С. 170–175.
- Хлебович В.В.* Контуры протоэволюции // Природа. 2014б. № 8. С. 93–94.
- Хлебович В.В.* Критическая солёность как маркер смены калиевой среды развития жизни на натриевую // Успехи современной биологии. 2015а. Т. 135. № 1. С. 18–20.
- Хлебович В.В.* Зарождение жизни и животных // Природа. 2015б. № 6. С. 69–71.
- Хлебович В.В.* Презумпция морского начала в физиологии и экологии животных // Труды Зоологического института РАН. 2015в. Т. 319. № 4. С. 536–544.

МОНИТОРИНГ ГНЕЗДОВОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ЛЕСНЫХ ВИДОВ ПТИЦ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ КАРЕЛЬСКОГО ПЕРЕШЕЙКА (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В.М. Храбрый

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

В центральной части Карельского перешейка (подзона средней тайги) основу птичьего населения составляют лесные виды. Учёты численности птиц в лесных местообитаниях маршрутным методом здесь были проведены с 1992 по 2010 годы. Учёты проводили единообразным способом по неизменной методике. Всего за годы исследований на маршруте зарегистрированы 65 видов птиц. В данном сообщении рассмотрены долговременные тенденции динамики численности 32 видов гнездящихся птиц за данный период.

Учётный маршрут (14.6 км) проходил в западной части оз. Нахимовское в лесных местообитаниях, где преобладают различного типа сосновые и (в меньшей степени) еловые леса. Также имеются небольшие участки березняков и осинников, черноольшаника. За период исследования на маршруте произошла вырубка леса (1.6 км маршрута), а также заметно увеличилось количество елового подроста на некоторых участках маршрута, проходящего в сосновых борах. Маршрут проходили 8

раз в году (по одному в декабре, марте, апреле и в начале июля, 2 – в мае и 2 – в июне). Гнездовую плотность населения рассчитывали в «условных парах». За пару мы принимали одиночную птицу (как правило, поющего самца), пару птиц, выводок или гнездо (Koskimies, Väisänen, 1991). В качестве основного показателя выбрано среднее число пар на 1 км маршрута. Вычислено также «максимальное» число пар – показатель, используемый в проекте по мониторингу птиц европейской части России (Калякин, Волцит, 2013); также определяли максимальное за сезон число пар и рассчитывали «максимальное» число пар на 1 км маршрута. Об изменении уровня обилия птиц за период исследования судили на основании того, достоверен ли линейный тренд динамики численности. При сравнении долей применялся F-критерий Фишера с ϕ -преобразованием (Ивантер, Коросов, 2003).

Общая картина изменения «среднего» и «максимального» числа пар сходная. Уровень средней численности за 19 лет изменился у 24 видов (см. табл.) (аналогичные тренды отмечены и для «максимального» числа пар).

Рост численности отмечен у 6 видов птиц. За весь период учётов, численность вяхиря (*Columba palumbus*) претерпевала значительные флуктуации, но общая картина динамики имеет положительный тренд. Начиная с 2000-х годов, положительный тренд наблюдается у желны (*Dryocopus martius*). Численность крапивника (*Troglodytes troglodytes*) также возросла в период с конца 2000-х годов. У малой мухоловки (*Ficedula parva*) на фоне резких колебаний численности также отмечен слабый положительный тренд. У обыкновенной горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*) слабый ежегодный подъём наблюдается, начиная с 1998 г. Начиная с 1995 г., заметно увеличилась численность чёрного дрозда (*Turdus merula*).

У 18 видов численность сократилась. За годы исследований примерно вдвое сократилась число токующих козодоев (*Caprimulgus europaeus*). На фоне колебаний постепенно снижалась численность лесного конька (*Anthus trivialis*), достигнув к началу 2000-х годов своего максимума. После 1995 г. заметно снизилось число поющих самцов иволги (*Oriolus oriolus*). С начала 1990-х годов резко снизилась численность поющих самцов зеленой пересмешки (*Hippolais icterina*), слабый рост численности которой отмечается с 2006 г. Начиная с 1997 г., значительная и продолжительная депрессия отмечена у всех трех фоновых видов пеночек: теньковки (*Phylloscopus collybita*), веснички (*Ph. trochilus*) и трещотки (*Ph. sibilatrix*). Численность желтоголового короля (*Regulus regulus*) на фоне ежегодных флуктуаций имеет отри-

Долговременные тенденции динамики легкой численности птиц
 в центральной части Карельского перешейка по данным учётов на постоянном маршруте
 (– снижение, + рост). F – критерий Фишера. Уровень значимости: * – <0.05; ** – <0.01; *** – <0.001

Вид	Тренд	F	Вид	Тренд	F
<i>Columba palumbus</i>	+	3.45*	<i>Ficedula hypoleuca</i>	–	4.89***
<i>Caprimulgus europaeus</i>	–	2.36**	<i>Ficedula parva</i>	+	4.87*
<i>Dryocopus martius</i>	+	14.65***	<i>Muscicapa striata</i>	–	9.76**
<i>Dendrocopos major</i>	–	1.21	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	+	3.65*
<i>Anthus trivialis</i>	–	11.56***	<i>Eriothacus rubecula</i>	–	1.34
<i>Oriolus oriolus</i>	–	8.96***	<i>Turdus pilaris</i>	–	6.23*
<i>Garrulus glandarius</i>	–	0.11	<i>Turdus merula</i>	+	28.54***
<i>Troglodytes troglodytes</i>	+	6.43***	<i>Turdus iliacus</i>	–	8.56***
<i>Prunella modularis</i>	–	1.43	<i>Turdus philomelos</i>	–	2.12*
<i>Hippolais icterina</i>	–	8.76**	<i>Parus montanus</i>	–	6.43***
<i>Sylvia atricapilla</i>	–	0.32	<i>Parus cristatus</i>	–	7.54***
<i>Sylvia borin</i>	–	1.41	<i>Parus major</i>	–	1.97
<i>Phylloscopus trochilus</i>	–	10.12***	<i>Certhia familiaris</i>	–	3.65*
<i>Phylloscopus collybita</i>	–	31.43***	<i>Fringilla coelebs</i>	–	0.82
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	–	9.89***	<i>Spinus spinus</i>	–	4.87***
<i>Regulus regulus</i>	–	4.76***	<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	–	6.44***

цательный тренд. Незначительный спад численности отмечен у серой мухоловки (*Muscicapa striata*) и пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). На исследуемой территории с 2000 по 2011 годы, заметно снизилась численность белобровика (*Turdus iliacus*). Начиная с 2008 г., наблюдается отрицательный тренд числа зарегистрированных в учётах птиц рябинника (*T. pilaris*) и певчего дрозда (*T. philomelos*). Снижение гнездовой численности пухляка (*Parus montanus*) и хохлатой синицы (*P. cristatus*) сопровождалось и сокращением обилия птиц зимой. Численность пищухи (*Certhia familiaris*) при ежегодных колебаниях в широких пределах всё-таки имеет отрицательную динамику. У чижа (*Spinus spinus*) – вида, обычного в начале исследований, после 2000 г. численность держится на стабильно низком уровне. Уменьшение гнездового населения снегиря (*Pyrrhula pyrrhula*) сопровождалось сокращением числа зимующих особей. У прочих видов роста или снижения уровня обилия за период исследования не произошло.

Таким образом, 19-летние наблюдения показали, что, несмотря на относительное постоянство местообитаний, у большей части обычных видов, обитающих в лесах центральной части Карельского перешейка, уровень численности изменился. Можно предположить, что наблюдаемые тренды отражают динамику в регионе. Для большинства видов это подтверждается литературными данными: тенденции, сходные с зарегистрированными в лесах центральной части Карельского перешейка, были обнаружены на северо-западе России и в северной Европе (Gregory et al., 2007; Бардин, 2008; Сазонов, 2011; Lindström et al., 2009; Väisänen, Lehtikoinen, 2012; Головань, 2015; Яковлева, 2006, 2007, 2011, 2015).

В качестве причин широкомасштабных изменений численности часто называют глобальные климатические изменения как в области зимовок и на путях пролёта, так и в местах размножения (Žalakevičius, 1999; Соколов, 2007; Virkkala, Rajasärkä, 2011 и др.). Такие процессы отмечены и для района исследования.

Работа выполнена в рамках гостемы № АААА-А17-117030310017-8.

Литература

- Бардин А.В. О резком сокращении численности белобровика *Turdus iliacus* в окрестностях города Печоры // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17, № 414. С. 634–636.
- Головань В.И. Изменения плотности населения птиц на модельной площадке в окрестностях Красниц (Гатчинский район Ленинградской области) // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 25, № 1246. С. 460–461.

- Ивантер Э.В., Коросов А.В.* Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 2003. 304 с.
- Калякин М.В., Волцит О.В.* О первых этапах становления системы мониторинга численности птиц Европейской части России // Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник программы «Птицы Москвы и Подмосковья», 2013. № 1. С. 991–994.
- Сазонов С.В.* Птицы тайги Беломоро-Онежского водораздела. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. 502 с.
- Соколов Л.В.* Глобальное потепление климата и динамика численности пролетных популяций птиц в Европе // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. Материалы всероссийского совещания (Москва, 21–22 февраля 2007). М., 2007. С. 8–24.
- Яковлева М.В.* Изменения населения гнездящихся птиц заповедника «Кивач» за последние 35 лет // Труды государственного природного заповедника «Кивач». 2006. № 3. С. 3–18.
- Яковлева М.В.* Динамика численности зимующих видов птиц в заповеднике «Кивач» // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. Материалы всероссийского совещания (Москва, 21–22 февраля 2007). М., 2007. С. 83–92.
- Яковлева М.В.* Многолетняя динамика численности птиц в лесах заповедника «Кивач» // Труды государственного природного заповедника «Кивач». 2011. № 5. С. 185–198.
- Яковлева М.В.* Мониторинг гнездовой численности лесных видов птиц в заповеднике «Кивач» // Фауна и население птиц европейской России. Ежегодник программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Вып. 4. М.: ООО «Фитон XXI», 2015. С. 5–12.
- Gregory R.D., Vorisek P., Strien A.V., Gmelig Meyling A.W., Jiguet F., Fornasari L., Reif J., Chylareck P., Burfield I.J.* Population trends of widespread woodland birds in Europe // *Ibis*. 2007. Iss. 149, Suppl. 2. P. 78–97.
- Lindström Å., Green M., Ottvall R.* Monitoring population changes of birds in Sweden. Annual report 2009, Department of Biology, Lund University. 76 pp.
- Väisänen R.A., Lehikoinen A.* Suomen maalinuston pesimäkannan vaihtelut vuosina 1975–2012 // *Linnut. Vuosikirja*. 2012. S. 62–81.
- Virkkala R., Rajasärkä A.* Climate change affects populations of northern birds in boreal protected areas // *Biology Letters*. 2011. No. 7. S. 395–398.
- Žalakevičius M.* Global climate change impact on bird numbers, population state and distribution areas // *Acta Zoologica Lituanica*. 1999. T. 9, No. 1. S. 78–79.

К ТЕРАТОЛОГИИ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД

С.Я. Цалолыхин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Морфологические отклонения от нормы (уродства) наблюдаются у нематод довольно редко, но проявляют определённое постоянство. Из относительно небольшого разнообразия можно выделить две основные группы тератологических отклонений: 1) нарушения структуры половой системы, в первую очередь – гермафродитизм, затем – бивульварность самок и нарушение структуры супплементарного аппарата самцов; 2) увеличение числа амфидов и укорочение длины хвоста. При этом типология нарушений сохраняется в разных таксономических группах, хотя и с разной частотой встречаемости. Впервые гермафродитизм у свободноживущих пресноводных нематод был отмечен у вида *Neotobrilus longus* (Daday, 1905). В дальнейшем такого рода нарушения неоднократно отмечались главным образом в пределах семейства *Tobriidae*. Что касается самого термина *гермафродитизм*, то он нередко синонимизируется с такими терминами как *интерсексуальность* и *гинандроморфизм*. Во избежание неоднозначной трактовки предлагается принять следующее определение гермафродитизма: это – наличие у одного организма мужских и женских половых признаков. По отношению к нематодам Кларк ввёл понятие тератологический гермафродитизм (Clark, 1978), что в наибольшей степени отвечает рассматриваемому предмету. Бивульварность самок наблюдается у дидельфных нематод, когда каждая из гонад открывается собственным половым отверстием. Впервые бивульварность была отмечена у морского вида *Linhomoeus mirabilis* (Bütshli, 1874); упоминает о бивульварности и И.Н. Филипьев (1921), но сам термин «бивульварность» был предложен позже на основании обнаружения самки пресноводного вида *Tobrilus gracilis* с двумя половыми отверстиями (Парамонов, 1926). Затем у этого же вида бивульварность наблюдал Андраши (Andrassy, 1960), бивульварность наблюдалась и в отряде *Mononchida*, а также у вида *Oncholaimus thalassophygas* из отряда *Oncholaimida* (Захидов, 1973). Дидельфность женской половой системы следует считать первичным состоянием, сменяемым в процессе эволюции на монодельфность, точнее – на продельфность со смещением вульвы к заднему концу тела. Тератологическая бивульварность не что иное как проявление эволюционной тенденции к развитию монодельфности, способной в определённых случаях закрепиться в результате действия стабилизирующего отбора.

Что касается тератологического гермафродитизма, то это явление позволяет предполагать, что, поскольку немательминты – первые, на уровне типа приобрели облигатную раздельнополость, в геноме у них сохраняются потенции к развитию обоих полов. Становление гетеросексуальности, очевидно, шло путём блокировки генов, контролирующих признаки того или иного пола, генами пола противоположного, чего не было у облигатно гермафродитных в типе предков нематод (Цалолыхин, 1980, 2006).

К тератологии половой системы следует отнести и нарушение числа супплементарных органов самцов, довольно часто встречающееся у высших тобрилид. Филогенетически супплементарный аппарат нематод представляет собой наиболее новую, ещё недостаточно закреплённую отбором часть половой системы, и, соответственно, та часть генома, которая контролирует супплементарный аппарат чаще даёт сбой в процессе онтогенеза. Так, у 5-и супплементного вида *Epitobrilus medius* можно обнаружить самцов с 6 супплементами, а среди 6-ти супплементных видов встречаются самцы с 5 или 7 супплементами. Увеличение числа супплементов по сравнению с нормой можно рассматривать в качестве атавизма, поскольку у низших тобрилид число супплементов в норме, как правило, больше 6-и. Сокращение же числа супплементов указывает на прогрессивную эволюционную тенденцию. Можно предположить, что у тобрилид разные супплементы находятся под контролем разных генов. Об этом говорит, например, гермафродит *Paratrilobus brevis* с 2 супплементами вместо типичных 6, т.е. наблюдается частичное разблокирование (блокирование) соответствующей части генома (Цалолыхин, 1975, 1980, 2006). Особый интерес представляет сочетание двух тератологических отклонений – бивульварности и гермафродитизма, отмеченное лишь однажды у вида *Tobrilus bekmanae* из Байкала (Цалолыхин, 1975, 1980). Гораздо реже, чем у тобрилид, тератологический гермафродитизм встречается в других таксономических группах свободноживущих нематод. Известно всего 5 примеров, это: *Monhystera carcinicola* (Baylis, 1915), *M. macramphis* (Захидов, 1973), *Steineria capiosa* (Фадеева, 1991), *Theristus* sp. (Белогуров, Белогурова, 1979) и *Daptonema borkini* (Цалолыхин, 2016). Обращает на себя внимание, что все эти случаи относятся к представителям отряда Monhysterida. У всех упомянутых тобрилид-гермафродитов полноценно развитой оказывается только женская половая система, в то время как мужская половая система бывает представлена лишь внешними половыми органами – супплементами и спикулами или, в некоторых случаях, только супплементами, или только спикулами (Парамонов, 1925). У монхистерид, у которых супплементы

отсутствуют, наблюдается неполное развитие и яичников, и семенников, и спикул. В других группах нематод тератологический гермафродитизм отмечался, но также единично. К отдельным нетипичным тератологическим отклонениям относится, например, нарушение структуры системы де Мана у *Oncholaimus orientalis* (Чесунов, 1976), или гипертрофия гонады у *Panagrellus silusioides* (Цалолихин, 1965) и ряд других аномалий (Белогуров, Белогурова, 1979).

Значительная часть упомянутых тератологических отклонений в строении половой системы может рассматриваться в аспекте эволюционных тенденций, на что указывают некоторые авторы (Белогуров, Белогурова, 1979; Сергеева, 1990). В свою очередь, тератология таких органов, как амфиды, вряд ли может рассматриваться в эволюционном аспекте. Впервые с полной определённой четырёхамфидность нематод была отмечена у пресноводного вида *Achromadora terricola* (Цалолихин, 1977). В дальнейшем многочисленные нарушения строения амфидиального аппарата были отмечены у нематод Чёрного моря (Сергеева, 1990; Sergeeva, Ürkmez, Revkova, 2016). Причина увеличения числа амфидов не ясна. Нет достаточных оснований для утверждения эволюционного значения этого явления. Обращает на себя внимание то, что увеличение числа амфидов наблюдается только у нематод со спиральными или круглыми амфидами; карманообразные амфиды никогда не удваиваются. Увеличение числа амфидов, скорее всего, возникает при нарушении процесса линьки, и, поскольку спиральные и круглые амфиды являются кутикулярными образованиями, только они и проявляют эффект увеличения, сохраняя предыдущие (ювенильные) стадии. Само же нарушение процесса линьки может быть связано с внешними условиями среды, например с различными загрязнениями как естественными, так и антропогенными (Sergeeva, Ürkmez, Revkova, 2016).

Нарушение процесса линьки отражается иногда и на такой морфологической особенности, как длина хвоста, но этот эффект может иметь эволюционное значение, например в случае с родом *Ironus* (Цалолихин, 1987).

Литература

- Белогуров О.И., Белогурова Л.С. О морфологических аномалиях (уродствах) у нематод и их возможном эволюционном значении // Зоологический журнал. 1979. Т. 58. С. 1730–1732.
- Захидов М.Т. Случай аномалий у свободноживущих нематод из Куршского залива // Зоологический журнал. 1973. Т. 52. С. 1567–1568.

- Парамонов А.А. Заметка о случае ненормального развития преанальных папилл у самки *Trilobus gracilis* // Русский гидробиологический журнал. 1925. Т. 4. С. 7–9.
- Парамонов А.А. О случае «бивульварности» у одной свободной нематоды // Русский гидробиологический журнал. 1926. Т. 5. С. 10–12.
- Сергеева Н.Г. Морфологическая изменчивость *Terschellingia longicaudata* de Man, 1907 в Чёрном море // Труды Института биологии внутренних вод. 1990. Т. 64(67). С. 117–129.
- Фадеева Н.П. Морфология и изменчивость *Steineria copiosa* sp.n. (Nematoda, Хуалidae) из Японского моря // Зоологический журнал. 1991. Т. 70. С. 25–32.
- Филиппов И.Н. Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя. Петроград, 1921. 614 с.
- Цалолыхин С.Я. Новая сапробиотическая нематода *Panagrellus silusiodes* sp. n. // Вестник Ленинградского университета. Серия «Биология». 1965. Т. 21. С. 152–153.
- Цалолыхин С.Я. Случай бивульварного гермафродитизма у *Tobrilus bekmanae* // Зоологический журнал. 1975. Т. 55. С. 1084–1085.
- Цалолыхин С.Я. Четырёхамфидная нематода // Свободноживущие, почвенные, энтомофильные и фитонематоды. Л.: Зоологический институт АН СССР, 1977. С. 108.
- Цалолыхин С.Я. Свободноживущие нематоды Байкала. 1980. Новосибирск: Наука, 1980. 120 с.
- Цалолыхин С.Я. Ревизия рода *Ironus* // Зоологический журнал. 1987. Т. 66. С. 662–673.
- Цалолыхин С.Я. Эволюция супплементарного аппарата тобрилид (Nematoda: Eporlida, Tobrilidae) // Зоология беспозвоночных. 2006. Т. 3. С. 41–51.
- Цалолыхин С.Я. Ключ для определения внутриконтинентальных видов рода *Daptoneta* с описанием нового вида *D. borkini* sp. n. // Труды Зоологического института РАН. 2016. Т. 321. С. 89–97.
- Чесунов А.И. Свободноживущие нематоды Красноводского залива Каспийского моря // Зоологический журнал. 1976. Т. 55. С. 1934–1937.
- Andrassy I. Nematologische Notizen // Opuscula zoologica. 1960. Т. 3. S. 111–116.
- Baylis H.A. Two new species of *Monhystera* inhabiting the Gill-chambers of Land-crabs // The Annals and Magazine of Natural History. 1915. Т. 16. P. 414–421.
- Bütschli O. Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, insbesondere der des Kieler Hafens // Abhandlungen Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. 1874. Т. 9. S. 236–292.
- Clark W.C. Hermaphroditism as a reproductive strategy for metazoans // New Zealand Journal of Zoology. 1978. Vol. 5. P. 769–780.
- Daday J. Untersuchungen über die Süßwasser-Mikrofauna Paraguays // Zoologica, Stuttgart. 1905. Hf. 44. S. 1–342.
- Sergeeva N.G., Ürkmez D., Revkova N. Abnormalities in the Amphids of Free-Living Nematodes in the Black Sea // Baltic and Black Sea. Nova Sciences Publishers Inc.: New York, 2016. P. 47–106.

РОЛЬ КОРТИКОСТЕРОНА В РЕГУЛЯЦИИ МИГРАЦИОННОГО СОСТОЯНИЯ ПТИЦ

А.Л. Цвей, Ю.А. Лоцагина

Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института РАН

Ежегодно миллиарды птиц совершают сезонные миграции, следуя сезонным пикам продуктивности местообитаний (Moreau, 1972; Hahn et al., 2009). Перед миграцией развивается «миграционное состояние», основными элементами которого являются гиперфагия (увеличение потребления пищи), миграционное ожирение, изменение суточного ритма активности и появление соответствующего сезону направления движения (Дольник, 1975; Berthold, 1975).

Эндокринная система регулирует поведение и физиологию, в том числе во время сезонных миграций (Norris, Carr, 2013). У птиц одним из наиболее изученных гормонов является кортикостерон, конечный продукт гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (ГГНС). «Базовая» концентрация, отражающая интенсивность секреции кортикостерона при осуществлении повседневных форм активности, регулирует сердечно-сосудистую и иммунную системы, метаболизм и локомоторную активность (Ramenofsky, 1990; Astheimer et al., 1992; Sapolsky et al., 2000). Помимо этого, концентрация кортикостерона в крови увеличивается в ответ на различные стрессовые ситуации, что подавляет рост, иммунитет и половое поведение (Sapolsky et al., 2000). Несмотря на интенсивные исследования, множество противоречивых фактов не позволяют однозначно описать эффект действия кортикостерона на основные компоненты миграционного состояния.

На биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН исследования роли кортикостерона в регуляции миграционного состояния были начаты еще В.Р. Дольником в конце 60-х годов (Dolnik, Blyumental, 1967) и продолжают по настоящее время (Лоцагина и др., 2017). К настоящему времени спорным вопросом является различие интенсивности секреции кортикостерона между сезонами весенней и осенней миграции. Для ответа на этот вопрос мы сравнили концентрацию кортикостерона весной и осенью у модельного вида – европейской зарянки (*Erithacus rubecula*), проанализировав более 650 проб крови, собранных в течение семи миграционных сезонов (осень 2013 – осень 2016 гг.). Во все годы как «базовая», так и «стрессовая» концентрации кортикостерона были выше весной, чем осенью («базовая» концентрация: весна – 21.9 ± 0.67 нг/мл, осень – 12.2 ± 0.25 нг/мл,

linear mixed effects models, $t=5.9$, $p<0.0001$ «стрессовая» концентрация: весна – 52.8 ± 0.95 нг/мл, осень – 30.0 ± 0.33 нг/мл, $t=6.5$, $p<0.0001$, соответственно). Более того, осенью между обоими параметрами наблюдалась сильная положительная корреляция (коэффициент корреляции Пирсона, $r_p = 0.39$, $p<0.0001$), весной зависимость была значительно слабее ($r_p = 0.26$, $p = 0.02$). Сходные различия концентраций кортикостерона между весенней и осенней миграцией были также обнаружены для другого вида – славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla*). Полученные результаты свидетельствуют, что осенняя и весенняя миграции являются независимыми стадиями годового цикла мигрирующих птиц, и внешнее сходство поведения может обеспечиваться разными физиологическими механизмами.

При этом остается непонятным, как сходные компоненты миграционного состояния, развивающиеся весной и осенью, регулируются различными концентрациями кортикостерона? Известно, что активность ГГНС и концентрация кортикостерона в плазме крови может модулироваться внешними факторами (погодой, силой конкурентных отношений и т.д. – Romero, Wingfield, 2015). Следовательно, сезонные различия могут быть связаны с различиями в интенсивности действия внешних факторов между весной и осенью. С другой стороны, сезонные различия концентрации кортикостерона могут обуславливаться наличием эндогенного годового ритма активности ГГНС и секреции кортикостерона вне зависимости от вариации внешних условий.

Для проверки этих гипотез мы смоделировали годовой цикл для двух видов птиц (европейской зарянки и садовой славки, *S. borin*) в лаборатории, исключив влияние внешних факторов. Птицы были отловлены в сентябре–октябре 2014 г. во время осенней миграции, и их содержали в индивидуальных клетках до июня 2015 г. при постоянной температуре и избытке корма. В течение эксперимента птицы последовательно находились в состоянии осенней миграции, зимовки, предбрачной линьки (только садовые славки), весенней миграции, размножения и послебрачной линьки (только садовые славки). Сроки смены стадий годового цикла у птиц в эксперименте в целом соответствовали природным и экспериментальным данным (Gwinner, 1996).

У садовой славки обнаружены статистически значимые годовые циклы «базовой» и «стрессовой» концентраций кортикостерона в плазме крови (linear mixed-effect models: $F_{(5,100)} = 3.3$, $p = 0.008$ и $F_{(5,93)} = 2.8$, $p = 0.02$ соответственно). Оба параметра уменьшались от осенней миграции к зимовке, затем постепенно увеличивались в предбрачную линьку, весеннюю миграцию, достигали наивысших значений во

время размножения и снова снижались в послебрачную линьку. Изменение концентраций кортикостерона в эксперименте соответствует динамике изменений секреции этого гормона в природе и является первой регистрацией эндогенного ритма активности ГГНС для диких воробьиных птиц. При этом «базовая» концентрация кортикостерона достоверно не различалась между осенней и весенней миграцией (осень, 11.0 ± 1.1 нг/мл; весна, 11.0 ± 1.2 нг/мл, Turkey post-hoc test: t ratio = 0.1, $p > 0.05$). «Стрессовая» концентрация весной (40.0 ± 1.3 нг/мл) была на грани статистической значимости выше, чем осенью (34.5 ± 1.2 нг/мл, t ratio = -2.74 , $p = 0.08$). Отсутствие достоверного увеличения концентрации кортикостерона в весеннюю миграцию по сравнению с осенью, возможно, является артефактом клеточного содержания, т.к. известно, что активность ГГНС уменьшается при длительном содержании птиц в экспериментальных условиях. Тем не менее годовой цикл концентрации кортикостерона в плазме крови у садовой славки в постоянных экспериментальных условиях доказывает наличие у этого вида сильного эндогенного цикла активности ГГНС, который может вызывать сезонные различия в концентрации кортикостерона, наблюдаемые в природе.

У зорянки как «базовая», так и «стрессовая» концентрации кортикостерона достоверно уменьшались на протяжении эксперимента (linear mixed-effect models: $F_{(4.53)} = 18.1$, $p < 0.0001$ и $F_{(3.48)} = 7.54$, $p = 0.0003$, соответственно). В результате весной оба параметра были ниже, чем осенью («базовая» концентрация: весна $- 3.1 \pm 1.1$ нг/мл, осень $- 5.7 \pm 1.2$ нг/мл, Turkey post-hoc test: t ratio = 2.8, $p < 0.05$; «стрессовая» концентрация: весна $- 18.3 \pm 1.2$ нг/мл, осень $- 29.7 \pm 1.2$ нг/мл, t ratio = 2.7, $p < 0.05$). Это противоречит данным, полученным в природе, и с большой вероятностью отражает высокую степень снижения активности ГГНС у этого вида в экспериментальных условиях.

Различия между видами могут быть обусловлены особенностями их миграционных стратегий (Соколов, Цвей, 2016). Садовая славка – мигрант на дальние расстояния, у которого поведение в значительной мере контролируется эндогенными ритмами и в меньшей степени – внешними условиями. У зорянки, мигрирующей на короткие расстояния, наоборот, поведение больше зависит от внешних условий. Результаты эксперимента убедительно показывают, что для нормальной активности ГГНС и секреции кортикостерона необходим весь спектр внешних условий, встречаемых птицами на разных стадиях годового цикла. Таким образом, увеличение «базовой» и «стрессовой» концентраций кортикостерона в весеннюю миграцию (по сравнению с осенней в при-

роде) вызвано как эндогенным ритмом активности ГГНС и секреции кортикостерона, так и действием внешних факторов.

Помимо этого, на примере европейской зарянки мы протестировали гипотезу, что кортикостерон является физиологическим показателем, отражающим готовность птицы к началу, либо продолжению миграции (Eikenaar et al., 2017; Ramenofsky et al., 2012). В соответствии с этой гипотезой «базовая» концентрация кортикостерона должна увеличиваться: 1) с увеличением массы тела, т.к. птицы накапливают энергетические резервы перед миграционным броском, 2) с прогрессом миграционного сезона, т.к. в конце сезона птицы более мотивированы к быстрой миграции, 3) у птиц, отловленных в период вечерних сумерек, т.к. большинство таких особей представляет собой птиц, готовящихся к ночному старту. В результате мы обнаружили отрицательную зависимость между «базовой» концентрацией кортикостерона и массой тела (linear mixed-effect models: $t = 7.3, p < 0.0001$), что противоречит тестируемой гипотезе. Осенью наблюдалась положительная зависимость с прогрессом сезона ($t = 4.0, p < 0.0001$), т.е. у поздно мигрирующих зарянок «базовая» концентрация кортикостерона действительно была повышена. Тем не менее весной тренд был отрицательным ($t = -1.4, p = 0.17$). Наконец, мы не обнаружили связи «базовой» концентрации кортикостерона со временем отлова в течение суток ($t = -0.8, p = 0.42$). На основании полученных результатов можно заключить, что у европейской зарянки «базовая» концентрация кортикостерона не может служить физиологическим показателем готовности к продолжению миграции.

Таким образом, исследования, проводимые на Куршской косе, позволили ответить на ряд вопросов, активно изучаемых в мире, но данные по которым до сих пор противоречивы. Это стало возможным благодаря комплексным исследованиям в одном месте на нескольких модельных видах птиц в течение нескольких лет подряд. Моделирование миграционных процессов в лаборатории позволило исключить действие внешних факторов и исследовать эндогенные изменения концентрации этого гормона в течение жизненного цикла.

Литература

- Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.
- Лощагина Ю.А., Цвей А.Л., Найденоко С.В. Концентрация кортикостерона в крови у зарянок во время весенней и осенней миграции // Доклады Академии наук. 2017. Т. 473. С. 383–385.
- Соколов Л.В., Цвей А.Л. Механизмы контроля сроков весенней миграции у птиц // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. С. 1362–1376.

- Astheimer L.B., Buttemer W.A., Wingfield J.C.* Interactions of corticosterone with feeding, activity and metabolism in passerine birds // *Ornis Scandinavica*. 1992. Vol. 23. C. 355–365.
- Berthold P.* Migration: control and metabolic physiology // Farner D.S., King J.R. (Eds.). *Avian Biology*. New York: Academic Press, 1975. S. 77–128.
- Dolnik V.R., Blyumental T.I.* Autumnal premigratory and migratory periods in the chaffinch (*Fringilla coelebs coelebs*) and some other temperate zone passerine birds // *Condor*. 1967. Vol. 69. S. 435–468.
- Eikenaar C., Müller F., Leutgeb C., Hessler S., Lebus K., Taylor P.D., Schmaljohann H.* Corticosterone and timing of migratory departure in a songbird // *Proceedings of the Royal Society B*. 2017. Vol. 284. S. 1–6.
- Gwinner E.* Circannual clocks in avian reproduction and migration // *Ibis*. 1996. Vol. 138. S. 47–63.
- Hahn S., Bauer S., Liechti F.* The natural link between Europe and Africa – 2.1 billion birds on migration // *Oikos*. 2009. Vol. 118. S. 624–626.
- Moreau R.E.* The Palaearctic-African Bird Migration Systems. London: Academic Press, 1972. 423 pp.
- Norris D.O., Carr J.A.* Vertebrate Endocrinology. London: Academic Press, 2013. 599 pp.
- Ramenofsky M.* Fat storage and fat metabolism in relation to migration // Gwinner E. (Ed.). *Bird Migration*. Berlin: Springer, 1990. S. 214–231.
- Ramenofsky M., Cornelius J.M., Helm B.* Physiological and behavioral responses of migrants to environmental cues // *Journal of Ornithology*. 2012. Vol. 153. S. 181–191.
- Romero L.M., Wingfield J.C.* Tempests, poxes, predators, and people: stress in wild animals and how they cope. Oxford: Oxford University Press, 2016. 614 pp.
- Sapolsky R.M., Romero L.M., Munck A.U.* How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory and preparative actions // *Endocrine reviews*. 2000. Vol. 21. S. 55–89.

МАГНИТНАЯ НАВИГАЦИЯ МИГРИРУЮЩИХ ПТИЦ

Н.С. Чернецов^{1,2,3}, Д.А. Кишкинёв¹, А.Ф. Пахомов^{1,3}, А.Д. Анашина^{1,3}

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

²Санкт-Петербургский государственный университет

³ИЭФБ им. И.М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург

Мигрирующие птицы ежегодно совершают перемещения на сотни и тысячи километров, что позволяет им эффективно эксплуатировать ресурсы в разных климатических зонах. В первые же годы после начала научного изучения миграций птиц стало понятно, что птицы проявляют верность местам предыдущего размножения, т.е. обладают способно-

стью вернуться на следующий год в район радиусом несколько километров после зимы, проведённой в сотнях и тысячах километров от этого района (Соколов, 1991). Учитывая расстояния, на которые совершаются миграционные перемещения, очевидно, что регистрация десятков процентов птиц в местах предыдущего размножения после перемещений за тысячи километров не может быть случайностью. Если бы птицы после зимовки лишь случайно возвращались в непосредственный район рождения или предыдущего размножения, регистрации помеченных в предыдущие годы особей были редким исключением: их были бы единицы за всю более чем столетнюю историю кольцевания.

В середине XX в. была предложена концепция «карты и компаса», согласно которой мигрирующая (или совершающая хоминг) птица должна сперва определить, где она находится по отношению к цели (или, что то же самое, где находится цель по отношению к ней; этап карты), а затем выбрать направление на цель и поддерживать его (этап компаса; Kramer, 1953, 1957, 1961). Способность пользоваться «компасом», т.е. выбирать и поддерживать определённое компасное направление, называется *ориентацией*; способность пользоваться «картой», т.е. определять положение цели перемещений без прямого сенсорного контакта, – *навигацией*. Эта концепция продолжает оставаться важнейшей теоретической основой исследований дальней ориентации и навигации животных (Wiltshko R., Wiltshko W., 2015). Она не привязана к конкретным механизмам ориентации и навигации: компасная система и навигационная система (карта) в принципе могут быть основаны на разных физических принципах и разных сенсорных модальностях.

Физическая основа навигационной карты мигрирующих птиц является предметом оживлённой дискуссии среди специалистов по навигации животных. В настоящее время наиболее обоснованной является гипотеза магнитной навигационной карты. Следует подчеркнуть, что несмотря на то, что данная концепция неоднократно обсуждалась разными авторами (Гоулд, 1989; Freake et al., 2006; Kishkinev, 2015), до самого недавнего времени она была именно гипотезой. Убедительные доказательства были получены нами в последние годы в результате экспериментов с «виртуальным магнитным смещением», когда птиц помещали в искусственное магнитное поле, соответствующее параметрам естественного поля в удалённых районах, и получали предсказуемый ориентационный ответ в круговых аренах – в частности, ориентацию, направленную на компенсацию виртуального смещения (Kishkinev et al., 2015). Магнитное поле было единственным изменённым параметром, все остальные теоретически возможные источники навигационной информации (запахи,

фотопериод, доступ к астроориентирам и т.д.) оставались неизменными. Деориентация птиц в результате магнитного смещения, ранее наблюдавшаяся в некоторых экспериментах (Fischer et al., 2003; Deutschlander et al., 2012), является неспецифическим ответом и не может считаться строгим доказательством использования магнитной карты.

Нами было показано, что тростниковые камышевки (*Acrocephalus scirpaceus*) реагируют на виртуальное магнитное смещение с трассы весенней миграции в Прибалтике (Куршская коса) точно так же, как и на реальное физическое смещение в Московскую область (Звенигородская биостанция МГУ), на 1000 км к востоку (Chernetsov et al., 2008; Kishkinev et al., 2015). Как реально, так и виртуально смещённые птицы значительно изменяли направление ориентации в круговых аренах (конусах Эмлена) с северо-восточного, характерного для весенней миграции в Балтийском регионе, на северо-западное. Северо-западное направление активности соответствует ре-ориентации на цель весенней миграции, т.е. на районы размножения тростниковых камышевок в Эстонии, южной Финляндии и на северо-западе России.

Нами также было показано, что тростниковые камышевки могут воспринимать и использовать в качестве компонента магнитной карты не только общую интенсивность геомагнитного поля и его наклонение (эти параметры позволяют ориентироваться вдоль оси север – юг), но и магнитное склонение (угол между направлениями на магнитный и на географический север). Этот параметр во многих регионах Земли позволяет ориентироваться по оси запад – восток, т.е. позволяет решить т.н. проблему географической долготы (Chernetsov et al., 2017). Проведённые нами исследования позволили также установить теоретически максимально возможное пространственное разрешение геомагнитной карты (Komolkin et al., 2017).

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 17-14-01147.

Литература

- Гоулд Д.Л. Существуют ли у животных магнитные карты? // Биогенный магнетит и магниторецепция. Новое о биомагнетизме. Т. 1. М.: Мир, 1989. С. 334–349.
- Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия птиц. Л., 1991. 233 с. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 230).
- Chernetsov N., Kishkinev D., Mouritsen H. A long-distance avian migrant compensates for longitudinal displacement during spring migration // Current Biology. 2008. Vol. 18, No. 3. P. 188–190.

- Chernetsov N., Pakhomov A., Kobylkov D., Kishkinev D., Holland R.A., Mouritsen H.* Migratory Eurasian reed warblers can use magnetic declination to solve the longitude problem. *Current Biology*. 2017. Vol. 27: in press. doi: 10.1016/j.cub.2017.07.024
- Deutschlander M.E., Phillips J.B., Munro U.* Age-dependent orientation to magnetically-simulated magnetic displacements in migratory Australian silvereyes (*Zosterops l. lateralis*) // *Wilson Journal of Ornithology*. 2012. Vol. 124, No. 3. P. 467–477.
- Fischer J.H., Munro U., Phillips J.B.* Magnetic navigation by an avian migrant? // *Avian migration*. Berlin – Heidelberg: Springer, 2003. P. 423–432.
- Freake M.J., Muheim R., Phillips J.B.* Magnetic maps in animals: a theory comes of age? // *Quarterly Review of Biology*. 2006. Vol. 81, No. 4. P. 327–347.
- Kishkinev D.* Sensory mechanisms of long-distance navigation in birds: a recent advance in the context of previous studies // *Journal of Ornithology*. 2015. Vol. 156. Suppl. 1. P. 154–161.
- Kishkinev D., Chernetsov N., Pakhomov A., Heyers D., Mouritsen H.* Eurasian reed warblers compensate for virtual magnetic displacement // *Current Biology*. 2015. Vol. 25, No. 19. P. R822–R824.
- Komolkin A.V., Kupriyanov P., Chudin A., Bojarinova J., Kavokin K., Chernetsov N.* Theoretically possible spatial accuracy of geomagnetic maps used by migrating animals // *Journal of Royal Society Interface*. 2017. Vol. 14, No. 128. P. 20161002.
- Kramer G.* Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet? // *Journal of Ornithology*. 1953. Bd. 94, Hf. 3/4. S. 201–219.
- Kramer G.* Experiments in bird orientation and their interpretation // *Ibis*. 1957. Vol. 99, No. 2. P. 196–227.
- Kramer G.* Long-distance orientation // *Biology and Comparative Physiology of Birds*. New York, London: Academic Press, 1961. P. 341–371.
- Wiltschko R., Wiltschko W.* Avian navigation: a combination of innate and learned mechanisms // *Advances in the Study of Behavior*. 2015. Vol. 47. P. 229–310.

ИХТИОФАУНА АРКТИКИ В УСЛОВИЯХ МЕНЯЮЩЕГОСЯ КЛИМАТА

Н.В. Чернова

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

В Арктике происходят изменения, обусловленные потеплением климата. Воздействия на морскую ихтиофауну многообразны и в различных регионах Арктики протекают по-разному. Изменения в краевых районах Северного Ледовитого океана (приатлантическом и притихоокеанском) исследуются наиболее интенсивно. В границах РФ

наилучшим образом исследовано Баренцево море. Имеющиеся данные далеко не достаточны для понимания происходящих процессов и достоверных экстраполяций.

Наиболее очевиден эффект бореализации краевых районов Арктики. Процесс затрагивает все элементы экосистемы, включая ихтиофауну. Многочисленны сообщения о поимках теплолюбивых рыб в высоких широтах: обычно это факты расширения на север нагульных миграций или случаи выноса мелких рыб и молоди течениями. Натурализация их на севере будет зависеть от успеха размножения в новых местообитаниях, от способности икры и личинок развиваться в экстремальных условиях, а также от возможности переживать длительный и темный зимний период.

В Баренцевом море, вслед за смещением полярного фронта на северо-восток, районы нагула сравнительно теплолюбивых рыб промыслового комплекса (треска, пикша, сайда, окуни, камбалы) расширяются; в то же время сокращаются районы обитания и численность рыб арктического комплекса (сайка и ряд непромысловых видов) (Чернова, 2014; Chernova et al., 2014). Предполагаются существенные изменения в кормовой базе рыб (как в планктоне, так и в бентосе), может обостриться пищевая конкуренция. Возможно, репродуктивные зоны некоторых теплолюбивых рыб будут расширяться вдоль Мурмана в восточном направлении (мойва, треска, пикша).

В Печорском районе при потеплении климата численность холодолюбивых рыб (сайки, наваги, арктического гольца, нельмы) может сократиться. Изменяются условия развития икры и личинок рыб. Печорское нерестилище сайки (одно из двух в Баренцевом море) может в значительной степени утратить эффективность или исчезнет.

В Белом море появятся не характерные для фауны виды, как это наблюдалось в прежние периоды потеплений. Численность баренцевоморских рыб, мигрирующих в Белое море для нагула, увеличится (атлантическая треска, пикша, сайда, морские окуни, морская камбала, горбуша). Пострадают локальные эндемичные формы беломорских рыб (местные сельди, беломорская треска, беломорская зубатка, локальные стада сиговых): из-за ограниченного распространения и сравнительно невысокой численности они особенно уязвимы к быстрым изменениям условий среды.

Изменения ихтиофауны в зонах полярных фронтов, квазистационарных полыней и ледовых полей в условиях потепления практически не исследованы так же, как и процессы, происходящие в центральной Арктике. Недостаток сведений о фоновом состоянии ихтиофауны мо-

рей Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского затрудняет регистрацию изменений, обусловленных климатическими факторами. Ключевым видом экосистем Арктики остается сайка – массовый вид, временами образующий большие скопления (Мельников, Чернова, 2013), кормовой объект морских птиц и млекопитающих. На огромной акватории мелководных арктических шельфов при отрицательных или низких положительных (до 3.5 °С) температурах воды основу фауны составляют керчаковые (*Gymnocanthus*, *Myoxocephalus*, *Artediellus*, *Triglops*), бельдюговые (*Lycodes*), липаровые (*Liparis*, *Careproctus*) рыбы (Chernova, 2014; Чернова, 2015).

В Карском море бореализация будет выражена в пограничных с Баренцевым морем районах (у новоземельских проливов, в Байдарацкой губе, в трогах Св. Анны и Воронина). На открытых акваториях моря летний прогрев вод в первую очередь скажется на фауне поверхностной толщи, лежащей выше термоклина, мощность которой при потеплении климата, очевидно, несколько возрастет, однако лежащие ниже термоклина охлажденные воды и холодноводная донная ихтиофауна арктического характера будут сохраняться.

В прибрежных районах при увеличении пресного стока кормовая база сиговых рыб и площади их нагула могут увеличиться. К уязвимым зонам относится Обь-Тазовский участок, где находится район зимовки и выживания в заморный период сиговых и осетровых рыб всего Обь-Тазовского бассейна. Потепление климата в сочетании с опасным усиливающимся воздействием антропогенных факторов (строительство морского порта, углубление фарватера на севере Обской губы, многократное возрастание судоходства и нефтеперевозок, браконьерство) может привести к катастрофическим последствиям.

При потеплении климата прогнозируют увеличение мощности потока трансформированных атлантических вод, проходящих вдоль кромки склона Ледовитого океана. Численность сопряженных с этой водной массой рыб, включая черного палтуса и полярную акулу (Чернова и др., 2015; Чернова, 2017) может возрастать, при условии достаточной обеспеченности кормовыми ресурсами. На северном склоне морей Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского могут появиться не отмеченные ранее мезопелагические и мезобентальные виды рыб приатлантической фауны.

В Восточно-Сибирском море бореализация фауны со стороны северной Пацифики, учитывая направление течений, видимо, будет незначительна. В прибрежных районах можно ожидать некоторое увеличение численности тихоокеанских лососей.

Бореализация Чукотского моря со стороны Пацифики будет происходить преимущественно в районе Аляски, куда направлен основной поток теплых вод от Берингова пролива. Не характерные для местной ихтиофауны северотихоокеанские виды могут появиться и вдоль азиатских берегов, особенно летом. Натурализоваться смогут рыбы, способные пережить продолжительный зимний период, икра и молодь которых сможет успешно развиваться и выживать в экстремальных условиях. Будет возрасти численность берингоморских рыб, заходящих для сезонного нагула (тихоокеанские лососи, минтай, тихоокеанская треска, тихоокеанская навага и камбалы – желтобрюхая и северная палтусовидная). Численность сайки, видимо, сократится. В Анадырском заливе Берингова моря при потеплении климата состав и характер распределения фауны сохранится до тех пор, пока существует анадырское пятно холодных вод.

Следует отметить, что в условиях потепления климата качественный состав промысловой группы рыб в Арктическом регионе не изменится (т.е. новые виды рыб, пригодные для промысла, не появятся).

Работа выполнена в рамках гостемы АААА-А17-117030310197-7 и подержана грантом РФФИ № 15-04-02081.

Литература

- Мельников И.А., Чернова Н.В. Характеристика подледных скоплений сайки *Boreogadus saida* (Gadidae) в Центральном Арктическом бассейне // Вопросы ихтиологии. 2013. Т. 53. № 1. С. 22–30.
- Чернова Н.В. Состав и структура ихтиофауны высокоарктического шельфа на примере акватории архипелага Земля Франца-Иосифа // Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа: Материалы международной научной конференции (Мурманск, 6–8 ноября 2014 г.). Вып. 12. М.: ГЕОС, 2014. С. 322–328.
- Чернова Н.В. Ихтиофауна морских вод Новосибирских островов (охранная зона заповедника «Усть-Ленский») // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». 2015. Т. 30, № 1. С. 271–276.
- Чернова Н.В. О поимках черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Pleuronectidae) на кромке шельфа морей Лаптевых и Восточно-Сибирского // Вопросы ихтиологии. 2017. Т. 57, № 2. С. 144–153.
- Чернова Н.В., Смирнова Е.В., Расхожева Е.В. О первом нахождении гренландской полярной акулы *Somniosus microcephalus* (Somniosidae) в сибирской Арктике с замечаниями о её распространении и биологии // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55, № 6. С. 665–674.
- Chernova N.V. New Species of the Genus *Careproctus* (Liparidae) from the Kara Sea and Identification Key for Congeners of the North Atlantic and Arctic // Journal of Ichthyology. 2014. Vol. 54, No. 10. P. 757–780.

ВЛИЯНИЕ ГАЛЛОВОГО КЛЕЩА *FRAGARIOCOPTES SETIGER* (ERIORPHYOIDEA) НА ГИСТОГЕНЕЗ И ЭКСПРЕССИЮ ГЕНОВ В ТКАНЯХ ЛИСТА *FRAGARIA VIRIDIS* (ROSACEAE) В ХОДЕ ГАЛЛОГЕНЕЗА

**Ф.Е. Четвериков¹, И.Е. Додуева², С.С. Папонова²,
А.А. Паутов², С.И. Сухарева²**

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,

²Санкт-Петербургский государственный университет

Нормальное развитие живых систем основано на способности клеток к регулируемому росту и дифференцировке. Манипулирование этими процессами – один из способов взаимодействия кобионтов, ярко представленный в паразитарных системах (Poulin 1994). Под влиянием паразитов могут запускаться атипичные морфогенетические программы, ведущие к формированию патологических образований в организме хозяина. Клещи надсемейства Egiophyoidea Nalepa 1898 живут внутри галлов – новообразований, возникающих из клеток нормальных растительных тканей в ответ на инъекцию слюны клещей (Petanović, Kielkiewicz 2010). На примере модельной системы «земляника *Fragaria viridis* Weston, 1771 – галловые клещи *Fragariocoptes setiger* (Nalepa, 1894)» нами были рассмотрены изменения, происходящие в тканях листа в ходе образования галлов. Для этого было проведено сравнительно-гистологическое исследование неинфицированных листьев земляники и галлов, вызываемых клещами, и проведен анализ изменения экспрессии ряда генов земляники – потенциальных кандидатов на роль регуляторов галлогенеза.

Установлено, что галлогенез, индуцируемый клещом *F. setiger*, сопровождается изменением структуры мезофилла листа земляники с дорсовентрального на изоморфно-губчатый тип; дифференциацией клеток нижней эпидермы в питательную ткань; инверсией ряда признаков эпидермы. Гистологический анализ показывает, что в области образования галла происходит своего рода «абаксиализация» листа, выражающаяся в том, что в дорзальной части листовой пластинки формируются ткани вентрального типа (трансформированные эпидерма

и мезофилл). Ультраструктурные особенности клеток стенки галла свидетельствуют о возможности разного снабжения питательной ткани пластическими веществами: а) за счет собственной ассимиляционной системы галла или б) за счет ассимиляционной системы окружающих галл интактных участков листовой пластинки. Потенциально наличие разных источников поступления пластических веществ в питательную ткань галла может снижать конкуренцию за ассимиляты как между самими галлами, так и между галлами и органами растений.

Анализ изменения экспрессии регуляторных генов был проведен для 22 генов *Fragaria viridis* (FvKNOX1, FvKNOX2, FvKNOX5, FvWOX1, FvWOX3, FvWOX4, FvWOX9, FvPHB, FvREV, FvAS2, FvKAN1, FvYAB1, FvYAB2, FvCUC1, FvCLE10, FvCLE45, FvCLE41, FvRR5, FvIAA1, FvCycD3, FvCycB1, FvAct1), относящихся к пяти функциональным группам: 1) гены, кодирующие меристем-специфичные транскрипционные факторы (ТФ); 2) гены, кодирующие ТФ, которые определяют адаксиально-абаксиальную симметрию листовой пластинки и регулируют развитие тканей листа; 3) гены, кодирующие CLE-пептиды – группу пептидных фитогормонов, регулирующих развитие меристем и экспрессию ряда регуляторных генов; 4) гены, регулирующие клеточный ответ на цитокинины и ауксины; 5) гены, участвующие в контроле клеточного цикла.

Выявлена выраженная активация экспрессии отдельных генов *Fragaria viridis*, кодирующих ТФ семейств WOX, KNOX, HD-ZIPPIII, YABBY, а также гена FvWOX4. Активация экспрессии этого гена, вероятно, связана с интенсивным ростом элементов проводящей системы в стенках галлов. Среди генов KNOX активация экспрессии была выявлена для гена FvKNOX5. Предположительно он принимает участие в закладке и развитии участка аномальной меристематической активности в ходе образования галла; не исключено, что эта его функция связана с регуляцией цитокининового биосинтеза.

Выявлено повышение относительного уровня экспрессии гена первичного ответа на цитокинины FvRR5. В то же время анализ экспрессии других фитогормональных генов (ген первичного ответа на ауксин и гены, кодирующие CLE пептиды) не выявил значимых изменений уровней их экспрессии по сравнению с интактным листом. Эти данные указывают на ведущую роль цитокининов как фитогормональных индукторов галлообразования. Повышение уровней экспрессии гена FvRR5 при развитии галла может быть следствием активации собственных путей биосинтеза цитокининов в листьях земляники под влиянием клещей, либо результатом ранее выявленной цитокинин-подобной ак-

тивности слюны клещей (de Lillo and Monfreda, 2004), численность которых постоянно увеличивается по ходу роста галла.

Анализ экспрессии генов, отвечающих за адаксиально-абаксиальную полярность, выявил резкое повышение экспрессии генов FvYAB2 и FvREV. Данные по изменению экспрессии этих генов могут объяснять выявленную в ходе цито-гистологического исследования «абаксиализацию» участка листовой пластинки, где идет образование галла.

Таким образом, галловые клещи искажают нормальный морфогенез, запуская уже имеющиеся в геноме хозяина программы развития, и тем самым манипулируют процессами роста и дифференцировки в растительных тканях. В ходе гистогенеза ряда тканей пластинки листа *F. viridis* при галлообразовании реализуются элементы программ развития других ее тканей (появление устьиц и густого опушения в верхней эпидерме вместо нижней, губчатой ткани вместо столбчатой под верхней эпидермой в дорзовентральном мезофилле, «абаксиализация»). Влияние паразитических клещей на развитие листа осуществляется через изменение уровней экспрессии генов, необходимых для нормального развития этого органа. Данные по анализу экспрессии генов земляники в ходе галлогенеза указывают на ведущую роль цитокининов в этом процессе, а также ряда генов-регуляторов развития меристем (FvWOX4, FvKNOX5) и адаксиально-абаксиальной полярности (FvYAB2, FvREV).

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-04-01292А) и РНФ (проект № 16-16-10011).

Литература

- de Lillo E., Monfreda R.* ‘Salivary secretions’ of eriophyoids (Acari: Eriophyoidea): first results of an experimental model // *Experimental and Applied Acarology*. 2004. Vol. 34, No. 4, S. 291–306.
- Petanović R., Kielkiewicz M.* Plant–eriphyoid mite interactions: cellular biochemistry and metabolic responses induced in mite-injured plants. Part I // *Experimental and Applied Acarology*. 2010. Vol. 51, nos. 1–3. S. 61–80.
- Poulin R.* The evolution of parasite manipulation of host behaviour: a theoretical analysis. *Parasitology*. 1994. Vol. 109. S.109–118.

КОКСАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ У PARASITENGONA (ACARIFORMES), ИХ УЛЬТРАСТРУКТУРА, ФУНКЦИИ И ЭВОЛЮЦИЯ

А.Б. Шатров

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Высшие акариформные клещи группировки *Parasitengona* объединяют почвообитающих (наземных) и пресноводных клещей, гетероморфные личинки которых паразитируют как на позвоночных животных, так и на членистоногих, тогда как активные постларвальные стадии – свободноживущие хищники. Для этих клещей характерен сложный жизненный цикл с чередованием активных и покоящихся возрастов (стадий).

Коксальные (трубчатые) железы у *Arachnida* и, в частности, у *Acariformes*, именуемые *нефридиями* (Koch et al., 2015), осуществляют, как считается, функцию осморегуляции и поддержания водно-солевого баланса организма клещей (Alberti, Coons, 1999). Изначально они состоят из проксимального фильтрующего саккулуса предположительно мезодермального происхождения (Evans, 1992), и извитой дистальной трубочки, снабженной апикальными микроворсинками и базальным лабиринтом с митохондриями. У клещей-паразитенгон коксальные железы в ходе эволюции объединились с просомальными альвеолярными слюнными железами, формируя, таким образом, подоцефалическую систему, а также утратили проксимальный фильтрующий саккулус (Witte, 1991), что является одной из их апоморфий.

Несмотря на имеющуюся литературу по светооптической организации коксальных желез у акариформных клещей (см. обзор Alberti, Coons, 1999), их электронно-микроскопическая организация у многих групп (и, в частности, у *Parasitengona*) чрезвычайно слабо изучена, особенно у их личинок. Подобные исследования как раз смогли бы помочь понять, во-первых, структурную основу экофизиологических потребностей организмов, живущих в естественной среде, а, во-вторых, эволюционный тренд этой филетической линии акариформных клещей.

В ходе настоящего исследования коксальные железы как личинок, так и свободноживущих взрослых клещей наземных и пресноводных видов *Parasitengona* были изучены светооптическими и электронно-микроскопическими (ТЕМ) методами.

Коксальные железы представлены парой длинных часто изогнутых трубочек, идущих от области ротового аппарата по бокам мозга назад

до фронтальной стенки средней кишки, и образованы призматическими клетками, ориентированными вокруг срединного канала. В отличие от сухопутных клещей коксальные железы водяных клещей обнаруживают терминальный мешок – наиболее проксимальную часть экскреторного выводного протока, выстланного кутикулой.

В соответствии с клеточной организацией коксальные железы паразитенгон могут быть подразделены на следующие три основных трубчатых отдела, различно представленных у разных групп. Это – проксимальная трубочка, имеющая апикальные микроворсинки и закрученная вокруг промежуточной и дистальной трубочек; промежуточная трубочка, лишенная как микроворсинок, так и базального лабиринта, и дистальная трубочка, обнаруживающая базальный лабиринт и заканчивающаяся эктодермальным экскреторным протоком (подоцефалическом каналом) с терминальным мешком у водяных клещей.

Клетки проксимальной трубочки, помимо плотно упакованных апикальных микроворсинок, могут также содержать комплексы Гольджи, мультивезикулярные и остаточные тельца, а также гранулы гликогена, различно представленные у разных групп. В проксимальной области железы проксимальная и промежуточная трубочки сильно переплетены. Клетки одной и той же трубочки контактируют между собой посредством извитых плотных контактов и септированных десмосом.

У личинок микроtromбидид (сем. *Microtrombidiidae*) просвет канала железы может содержать аморфную электронноплотную субстанцию, секретлируемую клетками за счет активности комплексов Гольджи. В целом проток железы может быть либо замкнут, либо, наоборот, расширен и не имеет содержимого. У взрослых клещей-микроtromбидид в наиболее проксимальной, значительно расширенной области железы базальные области клеток, обращенные к полости тела, могут обнаруживать базальные инвагинации, а также заполнены крупными митохондриями и гликогеном.

Зона контакта между разноименными трубочками в проксимальной области железы может быть ровной либо, наоборот, волнистой с обоюдными впячиваниями. При этом ни межклеточное пространство, ни специализированные контакты не выявляются.

У личинок водяных клещей *Hydryphantes ruber* (de Geer) (*Hydryphantidae*) выражена только проксимальная трубочка, имеющая правильные круглые очертания и формирующая всю длину железы. Клетки этой трубочки обладают апикальными микроворсинками, но полностью лишены базальных инвагинаций.

В отличие от проксимальной трубочки дистальная трубочка, выраженная у сухопутных клещей, достаточно прямая и округлая на поперечных срезах. Она образована четырьмя клетками на срезе в своей проксимальной области и тремя клетками – в дистальной. Срединный канал в основном замкнут. Клетки имеют выраженный базальный лабиринт и содержат многочисленные микротрубочки в апикальной зоне.

Клетки дистальной трубочки контактируют друг с другом посредством длинных извилистых апикальных контактов типа септированных десмосом и базальных плотных контактов. Базальная мембрана остается ровной. У краснетелок (сем. Trombiculidae) в ходе онтогенеза клетки накапливают остаточные вещества в виде остаточных тел.

У личинок-микротромбидид клетки дистальной трубочки формируют характерную фигуру розетки из четырех клеток на поперечных срезах. Клетки могут также содержать небольшие комплексы Гольджи. Срединный канал лишен содержимого. В дистальной области, как и у краснетелок, трубочка состоит из трех клеток, причем их извилистые апикальные контакты сопровождаются рыхлым электронноплотным материалом со стороны цитоплазмы, что в целом характерно для коксальных желез акариформных клещей. У взрослых микротромбидид дистальная трубочка коксальной железы обнаруживает те же характеристики, что и у личинок. Апикальная поверхность клеток, обращенная в просвет срединного канала, может нести короткие редкие микроворсинки.

Концевой отдел железы выражен только у личинок водяного клеща *H. ruber* и образован светлыми клетками, лишенными базального лабиринта. Кроме того, водяные клещи обнаруживают обширный терминальный мешок, высланный кутикулой в основании протока. Сам проток одинаков у всех клещей и формируется плотными эктодермальными клетками в основании протока. Кутикула протока откладывается у вершин коротких микроворсинок апикальной поверхности этих клеток. Никаких клапанов в основании протока не выявлено.

В соответствии с современными представлениями (Koch et al., 2015) не существует очевидной гомологии между целомом и нефридиями у пан-артропод. С другой стороны, настоящие нефридии должны иметь эктодермальное происхождение (Беклемишев, 1964), что не подтверждается для коксальных желез, особенно с позиций электронной микроскопии. Это очевидно, поскольку только проток железы имеет кутикулу, заменяемую в ходе линек (Шатров, 2000). Ранее было пока-

зано, что собственно нефридии у артропод отсутствуют, а коксальные железы у хелицерат представлены экскреторными целомодуктами (Беклемишев, 1964), что, однако, также не имеет прямых доказательств для всей железы и нуждается в эмбриологических данных, поэтому, происхождение всей железы остается не вполне ясным. Считается, что слюнные железы происходят из латеральных выростов пищеварительно-го тракта. Нельзя исключить, что коксальные железы могли изначально принадлежать комплексу слюнных желез и, соответственно, иметь такое же энтодермальное происхождение, тогда как проксимальный саккулус, предположительно действительно мезодермального происхождения, прогрессивно редуцировался (Koch et al., 2015).

У высших тромбидоформных клещей, а именно – у *Parasitengona*, в отличие от других акариформных клещей вхождение коксальных желез в комплекс слюнных желез должно функционально коррелировать с замыканием средней кишки и трансформацией задней кишки в специализированный экскреторный орган. Это эволюционное приобретение привело, во-первых, к исчезновению мальпигиевых сосудов с переносом функции экскреции экскреторному органу, а, во-вторых, к необходимости удаления избытка воды, полученной во время питания, а у водяных клещей (вне зависимости от питания) не через кишку. Подобная морфологическая адаптация привела к развитию крупных коксальных желез, осуществляющих в основном осморегуляцию и поддерживающих водно-солевой баланс в организме клеща.

Согласно морфологическим данным коксальные железы у арахнид обеспечивают водно-солевой баланс и осморегуляцию (Buxton, 1913; Беклемишев, 1964; ElShoura, Roshdy, 1985; Alberti, Coons, 1999), что реализуется посредством транспортного эпителия с хорошо развитым базальным лабиринтом и апикальными микроворсинками, но, в отличие от многих *Acariformes* (Woodring, 1973; Alberti, Coons, 1999) и *Parasitiformes* (ElShoura, Roshdy, 1985), паразитенгоны лишены проксимального фильтрующего саккулуса с очевидным переносом этой функции на другие отделы железы. Выявленные различия в организации коксальных желез у сухопутных и водяных клещей могут найти выражение в различном функционировании как всей железы, так и ее отделов в соответствии в конкретными экологическими условиями. Сухопутные клещи в основном нуждаются в сохранении воды и выведении избытка электролитов из организма для поддержания внутренней среды на уровне, пригодном для осуществления физиологических процессов. Наоборот, пресноводным видам необходимо выведение избытка воды из организма и сохранение требуемой концентрации электролитов. Эти

экологические различия отражаются в различном развитии отделов железы у пресноводных и сухопутных клещей.

С цитологической точки зрения сильно развитая проксимальная трубочка с множеством микроворсинок, но лишенная базального лабиринта, обеспечивает транспорт воды и ионов через стенку железы от окружающих тканей в ее просвет. Этот транспорт может быть как пассивным по осмотическому градиенту (фильтрация, диффузия), так и активным за счет расхода энергии для транспортировки отдельных молекул. Обратная реабсорбция воды и электролитов из просвета железы также может, вероятно, происходить в этом отделе. Дистальная трубочка, вероятнее всего, обеспечивает реабсорбцию ионов и воды и развита значительно сильнее у сухопутных клещей и практически отсутствует у личинок водяного клеща *H. ruber*.

Выявленная секреторная активность у коксальных желез может быть объяснена продукцией неких субстанций, играющих роль в окончательной композиции слюнного секрета, играющих свою роль в тканях жертв/хозяев клещей.

В заключение необходимо подчеркнуть, что коксальные железы у клещей-паразитенгон играют главную роль в обеспечении и поддержании их водно-солевого баланса. В основном они функционируют по сохранению воды у сухопутных клещей в дополнение к их поведенческим реакциям, предотвращающим высыхание, а, с другой стороны, в высвобождении избытка воды у водяных клещей. Эти процессы осуществляются посредством транспортного эпителия коксальных желез, который действует как полупроницаемый барьер для различных субстанций в различных условиях среды у различных групп клещей. Коксальные железы, конечно, не нефридии, но их происхождение от экскреторных целомодультов требует дальнейшего тщательного изучения и анализа.

Настоящее исследование осуществлено при поддержке РФФИ по проекту № 15-04-01203-а и осуществлено на базе ЦКП «Таксон» при Зоологическом институте РАН.

Литература

- Беклемиев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Органология. М.: Наука, 1964. 444 с.
- Шатров А.Б.* Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2000. 276 с.
- Alberti G., Coons L.B.* Acari: Mites // Harrison F.W., Foelix R.F. (eds). *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 8C. New York: Wiley-Liss, 1999. P. 515–1217.

- Buxton B.H. Coxal glands of the Arachnids // Zoologische Jahrbücher. Supplement. 1913. Bd. 14. S. 231–282.
- ElShoura S.M., Roshdy M.A. The subgenus *Persicargas* (Ixodoidea: Argasidae: *Argas*). 42. Ultrastructure of the coxal organ in *A. (P.) arboreus* // Journal of Medical Entomology. 1985. Vol. 22. P. 675–682.
- Evans G.O. Principles of Acarology. Wallingford (UK): C.A.B. International, 1992. 563 pp.
- Koch M., Quast B., Bartolomaeus T. Coeloms and nephridia in annelids and arthropods // Wägele W., Bartolomaeus T. (eds). Deep Metazoan Phylogeny: The Backbone of the Tree of Life. Amsterdam: De Gruyter, 2015. P. 173–284.
- Witte H. The phylogenetic relationships within the Parasitengona // Dusbabek., Bukva V. (eds). Modern Acarology. Vol. 2. Prague: Academia, The Hague: SPB Academic Publishing by, 1991. P. 171–182.
- Woodring J.P., Cook E.F. The internal anatomy, reproductive physiology and molting process of *Ceratozetes cisalpinus* (Acarina: Oribatei) // Annals of the Entomological Society of America. 1962. Vol. 55. P. 164–181.

МОНО- ИЛИ ПОЛИФИЛЕТИЧНАЯ ГРУППА ЛОФОФОРАТ?

К.В. Шунькина, О.В. Зайцева

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Проблема филогении лофофорат – одна из интереснейших и по-прежнему неразрешенных вопросов современной зоологии беспозвоночных. Традиционно к лофофоратам относят три класса беспозвоночных – мшанок (Bryozoa), форонид (Phoronida) и плеченогих (Brachiopoda) (Нуман, 1959). Несмотря на существенные морфологические отличия и различный образ жизни, все эти классы объединяют в одну группу за счет наличия специфического пищедобывающего аппарата – лофофора, однако и его строение сильно варьирует у представителей разных классов. Кроме того, существование лофофора у мшанок, брахиопод и форонид может быть объяснимо с точки зрения не только их генетического родства, но и принципа структурно-функционального параллелизма развития многоклеточных, когда у генетически разных групп организмов в ходе эволюции возникают морфологически близкие структуры для выполнения сходных функций (Заварзин, 1986). Сильная гетерогенность группы всегда вызывала вопросы о родственности этих организмов. На данный момент даже молекулярно-генетические данные настолько противоречивы, что среди публикаций можно найти как статьи, подтверждающие монофилию этой группы (Jang, Hwang, 2009; Nesnidal et al., 2013), так и те, в которых авторы утверждают, что этот

таксон представляет собой сборную группу (Hausdorf et al., 2010; Kocot et al., 2017).

Строение нервной системы (НС) является важным таксономическим признаком организмов. Это связано с тем, что НС является основной интегративной системой каждого животного. Она характеризуется высокой пластичностью и устойчивостью (консерватизмом) своей организации. В ходе эволюции НС одна из первых реагирует и перестраивается в ответ на изменения внешней среды и задачи, которые приходится решать организму. С другой стороны, основополагающее свойство нервных клеток – их способность к синтезу определенных регуляторных веществ (нейротрансмитеров и др.) – определяется их происхождением и остается в эволюции почти неизменным (Сахаров, 1974). НС всех организмов образована в целом совокупностью сходных наборов генетически и медиаторно разнородных популяций нейронов. Достаточно консервативными в эволюции являются и связанные с выполнением определенных функций каждой популяции нейронов их рецептивные поля (Сахаров, 1974), поэтому выявление локализации и распределения нейронов с определенной медиаторной специфичностью может позволить проследить эволюционную судьбу отдельных популяций клеток и гомологичность иннервируемых ими отделов тела внутри определенных групп животных.

Проведенные в последние годы сравнительные исследования общей морфологии нервной системы отдельных представителей трех классов лофофорат привели к заключению о возможной гомологии основных отделов их ЦНС и монофилитическом происхождении всей группы (Temereva, 2017a). Е.Н. Темеревой были приведены аргументы в пользу гомологии церебрального ганглия мшанок, дорсального ганглия форонид и главного брахиального нерва брахиопод, а также между циркуморальным нервным кольцом мшанок, внутренним нервным кольцом форонид и дополнительным брахиальным нервом фронтальной стороны лофофора у брахиопод. Второе (внешнее) нервное кольцо, гомологами которого у брахиопод и форонид являются нижний брахиальный нерв абфронтальной стороны лофофора и тентакулярное нервное кольцо соответственно, у мшанок удалось найти лишь в группе *Stenostomata* (Temereva, 2017a). Схема иннервации ветвей лофофора также отличается у представителей разных классов: у брахиопод удается обнаружить 2–3 нерва, у взрослых форонид – 2 нервных кольца, у мшанок разных отрядов количество колец может отличаться. Вероятно, размеры, локализация и количество нервных стволов изменялись в ответ на изменение формы и размера лофофора (Temereva, 2017a, 2017b), однако общая

анатомическая схожесть организации НС лофофоров у ряда представителей лофофорат не может окончательно свидетельствовать в пользу их монофилии. Нельзя не согласиться, что, несмотря на сильные морфологические отличия лофофора (как в его форме, так в количестве рядов щупалец и их расположении) центральным элементом нервной системы является главный брахиальный нерв брахиопод, дорсальный ганглий форонид и церебральный ганглий мшанок. Однако, как уже говорилось выше, для более убедительных выводов необходимо провести сравнение распределения нейронов разной медиаторной специфичности и зон их иннервации у представителей разных групп.

Проведенный нами анализ собственных данных и результатов других исследователей показал, что серотонин-иммунореактивные (5-HT-im) нервные элементы у представителей лофофорат всех классов участвуют в основном в иннервации лофофора (Schwaha et al., 2015; Shunkina et al., 2015; Serova et al., 2016). Это неудивительно, поскольку известна доминирующая функция 5-HT в пищевом поведении у многих исследованных к настоящему времени животных из разных таксономических групп (Дьяконова, 2012). Однако у мшанок 5-HT-im нейроны присутствуют только в нервных стволах и нервах щупалец лофофора. В церебральном же ганглии обнаруживаются только ветвления аксонов указанных нейронов (Shunkina et al., 2015). В то же время у форонид 5-HT-im нейроны присутствуют в ганглии, а у брахиопод – в гомологичном ему главному брахиальном нерве (Temereva, Tsitritin, 2015; Temereva, Kosevich, 2016; Temereva, Kuzmina, 2017; Temereva, 2017b).

Данные по распределению FMRFамида в нервной системе форонид отсутствуют. У брахиопод FMRFамидергические (FMRFамид-im) элементы формируют сплетение в области главного брахиального нерва, но тел нейронов выявить не удастся (Temereva, Tsitritin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017). У мшанок в области церебрального ганглия формируются скопления тел нейронов (их форма оказывается видоспецифичной). Также небольшие группы FMRFамид-im клеток можно обнаружить в основании нескольких ближайших к ротовому отверстию щупалец (Shunkina et al., 2015).

К сожалению, эргичность тех или иных нервов щупалец исследована достаточно мало. У брахиопод удастся обнаружить в щупальцах множество серотонин-положительных нервных волокон (которые входят в состав как фронтальных нервов, так и абфронтальных и латеро-абфронтальных) (Temereva, Tsitritin, 2015; Temereva, Kuzmina, 2017). У форонид серотонин-положительные волокна обнаруживаются в абфронтальных нервах (Temereva, 2017b). У пресноводных мшанок нам не удалось об-

наружить серотонин-положительные нервные волокна в составе нервов щупалец (Shunkina et al., 2015). Интерес представляет также характер иннервации стенки тела: у мшанок удается обнаружить тонкую, малоупорядоченную сеть FMRFамид-им нервных волокон и тел нейронов и отсутствие серотонинергических нейронов (Shunkina et al., 2015). У компетентных личинок форонид (Temereva, Tsitrin, 2014), а также у брахиопод (Е.Н. Темерева, *личный комментарий*) нервная сеть стенки тела представлена серотонин-положительными волокнами.

Малое количество исследованных видов не позволяют сделать окончательных выводов насчет монофилии лофофорат, однако даже опубликованных на данный момент данных достаточно, чтобы утверждать, что далеко не все элементы нервной системы гомологичны – даже при одинаковом положении внутри тела организма и иннервации одних и тех же органов (щупалец или стенки тела, например) оказывается, что эргичность тел нейронов и нервных волокон может быть разной. Таким образом, теория структурно-функционального параллелизма в происхождении лофофора у разных групп организмов не может быть отвергнута, и, возможно, лофофораты все же представляют собой сборную группу. Для получения более убедительных выводов необходимы более детальные сравнительные иммуногистохимические исследования нервной системы лофофорат.

Исследование выполнено в рамках бюджетной темы ЗИН РАН АААА-А17-117030110029-3 и поддержано грантом РФФИ № 15-29-02650.

Литература

- Дьяконова В.Е. Нейротрансмиттерные механизмы контекст-зависимого поведения // Журнал высшей нервной деятельности. 2012. Т. 62. С. 1–17.
- Заварзин А.А. Труды по теории параллелизма и эволюционной динамике тканей: Наука, 1986. 194 с.
- Сахаров Д.А. Генеалогия нейронов: Наука, 1974. 183 с.
- Hausdorf B., Helmkamp M., Nesnidal M.P., Bruchhaus I. Phylogenetic relationships within the lophophorate lineages (Ectoprocta, Brachiopoda and Phoronida) // Mol Phylogenet Evol. 2010. Vol. 55, No. 3. P. 1121–1127.
- Hyman L.H. The lophophorate coelomates – phylum Brachiopoda // Hyman L.H. (ed.). The invertebrates: smaller Coelomate groups: Chaetognatha, Hemichordata, Pognophora, Phoronida, Ectoprocta, Brachipoda, Sipunculida: The Coelomate Bilateria. Vol. 5. New York: McGraw-Hill, 1959. P. 516–609.
- Jang K., Hwang U. Complete mitochondrial genome of Bugula Neritina (Bryozoa, Gymnolaemata, Cheilostomata): phylogenetic position of Bryozoa and phylogeny of lophophorates within the Lophotrochozoa // BMC Genomics. 2009. Vol. 10, No. 1. P. 1–18.

- Kocot K.M., Struck T.H., Merkel J., Waits D.S., Todt C., Brannock P.M., Weese D.A., Cannon J.T., Moroz L.L., Lieb B., Halanych K.M.* Phylogenomics of Lophotrochozoa with consideration of systematic error // *Systematic biology*. 2016. Vol. 66, No. 2. P. 256–282.
- Nesnidal M.P., Helmkampff M., Meyer A., Witek A., Bruchhaus I., Ebersberger I., Hankeln T., Lieb B., Struck T.H., Hausdorf B.* New phylogenomic data support the monophyly of Lophophorata and an Ectoproct-Phoronid clade and indicate that Polyzoa and Kryptotrochozoa are caused by systematic bias // *BMC Evolutionary Biology*. 2013. Vol. 13, No.1. P. 253.
- Serova K.M., Vishnyakov A.E., Zaitseva O.V., Ostrovsky A.N.* Distribution of serotonin and FMRF-amide in the nervous system of different zooidal types of cheilostome Bryozoa: a case study of *Arctonula arctica* // *Doklady Biological Sciences*. 2016. Vol. 471. P. 288–290.
- Schwaha T., Wanninger A.* The serotonin-like nervous system of the Bryozoa (Lophotrochozoa): a general pattern in the Gymnolaemata and implications for lophophore evolution of the phylum. // *BMC Evolutionary Biology*. 2015. Vol. 15, No. 1. P. 223.
- Shunkina, K.V., Zaitseva, O.V., Starunov, V.V., Ostrovsky, A.N.* Comparative morphology of the nervous system in three phylactolaemate bryozoans // *Frontiers in Zoology*. 2015. Vol. 12. P. 28.
- Temereva E.N., Tsitrin E.B.* Modern data on the innervation of the lophophore in *Lingula anatina* (Brachiopoda) support the monophyly of the lophophorates // *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, no. 4.
- Temereva E.N., Kosevich I.A.* The nervous system of the lophophore in the ctenostome *Amathia gracilis* provides insight into the morphology of ancestral ectoprocts and the monophyly of the lophophorates // *BMC Evolutionary Biology*. 2016. Vol. 16. P. 181.
- Temereva E.N.* Morphology evidences the lophophorates monophyly: brief review of studies on the lophophore innervation // *Invertebrate Zoology*. 2017a. Vol. 14. P. 85–91.
- Temereva E.N., Kuzmina T.V.* The first modern data on the innervation of the lophophore in the articulate brachiopod *Hemithiris psittacea*: What is the ground pattern of the lophophore in lophophorates? // *BMC Evolutionary Biology*. 2017b. Vol. 17. P. 172.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>А.Ф. Алимов, Н.Б. Ананьева, М.Б. Дианов, А.Л. Лобанов, О.Н. Пугачев, А.Ю. Рысс, И.С. Смирнов, Р.Г. Халиков.</i> Роль информационных технологий в исследованиях Зоологического института РАН	5
<i>Н.И. Абрамсон, Т.В. Петрова.</i> Генетические исследования фондовых коллекций ЗИН РАН: неожиданные открытия на примере подсемейства полевочных	8
<i>А.О. Аверьянов, И.Г. Данилов, Е.М. Образцова, Дзинь Дзиньхуа (Jin Jianhua).</i> Эценовая фауна позвоночных маоминга (Южный Китай)	10
<i>С.В. Айбулатов.</i> Типовые местности видов мошек (Simuliidae) на территории северо-запада России.	13
<i>Н.В. Аладин, В.И. Гонтарь, Л.В. Жакова, И.С. Плотников, А.О. Смуров.</i> Результаты многолетних исследований Зоологического института РАН на Аральском море	15
<i>В.Р. Алексеев, В.Н. Абрамова, Н.М. Сухих.</i> Фаунистические комплексы континентальных копепод водоемов дельты Лены	18
<i>Н. Анели, К. Шунькина, В. Вайс, М. Плющева.</i> Морфология и ультраструктура элитр билюминесцентного чешуйчатого червя <i>Narctothoe imbricata</i> Linnaeus, 1767 (Polychaeta, Polynoidae)	22
<i>Л.Н. Анисюткин.</i> Тараканы подсемейства Epilamprinae (Dictyoptera, Blattellidae): таксономическое положение и состав	25
<i>С.Н. Баккал.</i> Доктор Антуан Клот-Бей и Зоологический музей Императорской Академии наук	27
<i>Л.Я. Боркин.</i> В поисках южной границы Палеарктики (Западно-Гималайский проект)	30
<i>А.Г. Воронин.</i> Закономерности формирования населения жужилиц (Coleoptera, Carabidae) лесолугового экотона	34
<i>О.С. Воскобойникова, А.А. Баланов, О.Ю. Кудрявцева, М.В. Назаркин, А.М. Орлов, Н.В. Чернова.</i> Актуальные проблемы систематики круглופерых рыб семейства Cyclopteridae	37
<i>И.А. Гаврилов-Зимин.</i> Уникальный пример симбиоза между животным и грибом у нового вида кокцид (Insecta: Homoptera: Coccinea) из Индокитая	40
<i>К.В. Галактионов.</i> Климатические изменения и паразиты: возможный эффект потепления Арктики на трансмиссию гельминтов в экосистемах морского побережья.	43
<i>Е.А. Генельт-Яновский, О.В. Бондарева, Н.И. Абрамсон.</i> Древесная улитка <i>Arianta arbustorum</i> L. в Северной Европе: интродуцент в Северной Европе или аборигенный вид? Популяционно-генетические особенности и моделирование географического распространения методом максимальной энтропии.	47
<i>П.И. Герасев, Ю.В. Стариков, П.Н. Еришов.</i> К фауне моногеней (Monogenea, Plathelminthes) – паразитов рыб Белого моря	50

П.В. Головин, Т.С. Иванова, М.В. Иванов, Е.В. Рыбкина, Д.Л. Лайус. Изменчивость популяционных характеристик трехиглой колюшки в течение нерестового периода	53
В.И. Гонтарь. Новые виды пресноводных мшанок в фауне России	56
Л.А. Григорьева. Жизненный цикл европейского лесного клеща, <i>Ixodes Ricinus</i> L., 1758 (Acari: Ixodidae) в условиях северо-запада России	58
И.Г. Данилов, Е.А. Звонок. Ревизия черепях из киевских глин (средний эоцен, Украина) и история ископаемых позвоночных А.С. Роговича	62
Н.В. Денисенко. Биоразнообразие мшанок Арктического региона	65
С.Г. Денисенко, Е.А. Стратаненко. Рост арктических офиур <i>Ophiacantha bidentata</i> в море Лаптевых.	69
С.Г. Денисенко, В.В. Петряищев, С.Ю. Гагаев, Б.И. Сиренко. Синэкологические работы по макробентосу в Арктике, выполненные лабораторией морских исследований ЗИН РАН	73
И.В. Доронин, Н.Б. Ананьева, А.В. Барабанов, К.Д. Мильто, И.З. Хайрутдинов. К вопросу о типовых экземплярах амфибий и рептилий из коллекции Эдуарда Эйхвальда	77
Е.В. Дубинина. Функционирования системы «клещ–возбудитель трансмиссивных инфекций» в условиях техногенного загрязнения среды и глобального потепления климата	80
Ю.А. Дунаева. Книги Марии Сибиллы Мериан (1647–1717) в библиотеке ЗИН РАН и их использование для идентификации зоологических экспонатов кунсткамеры в первой половине XVIII века	86
М.Ю. Жуков. Вопросы к систематике рода <i>Zanclorhynchus</i> (Zanclorhynchinae: Congiropodidae).	91
О.В. Зайцева. Петербургская школа по эволюционной морфологии имени академика А.В. Иванова	94
О.В. Зайцева, Е.Е. Воронежская, А.Н. Шумеев, А.А. Петров, В.В. Старунов, М.Б. Дианов, Д.К. Обухов, О.И. Райкова, С.А. Петров, К.В. Шунькина. Создание общедоступной электронной базы данных по эволюционной нейроморфологии: коллекционное наследие	98
А.Г. Кирейчук. Методологические проблемы реконструкций ранних дивергенций отряда Coleoptera	101
В.Г. Кузнецова, В.Е. Гохман. Партеногенез у Hexapoda (Arthropoda): основные типы и таксономические группы, цитологические и экологические особенности.	105
Л.А. Курпянова. Итоги и перспективы хромосомных и молекулярных исследований у модельного евразийского вида живородящая ящерица (внутривидовая структура, биоразнообразие, распространение и охрана).	108
С.А. Леонович, В.Н. Романенко, М.В. Щербаков. Привлечение иксодовых клещей к тропам в урбанизированном биотопе	111
А.Л. Лобанов, А.Г. Кирейчук, И.С. Смирнов, М.Б. Дианов. Сайт Зоологического института РАН «Жуки и колеоптерологи» в колеоптерологических исследованиях	115

В.М. Лоскот, Ё. Мликовский. Систематическое положение береговых ласточек <i>Riparia riparia eilata</i> Shirihai & Colston, 1992 (Aves: Hirundinidae)	118
В.А. Лухтанов, В.Г. Кузнецова, Н.А. Шаповал, Б.А. Анохин. Мейотическая сегрегация хромосом, ведущая к формированию новых кариотипов и гибридогенному видообразованию без изменения уровня пloidности	121
О.Д. Малышева. Материалы к фауне пухоедов перелетных птиц Куршской косы	124
Э.П. Нарчук. Стеблеглазые мухи (Diptera, Cyclorhapha, Diopsidae) Палеарктики	127
А.В. Неелов, Б.И. Сиренко, И.С. Смирнов, С.Ю. Гагаев, А.А. Голиков, М.П. Андреев, М.В. Гаврило. К 60-летию отечественных исследований экосистем Антарктики	130
Е.А. Николаева. Таксономическая ревизия антарктических белокровных рыб рода <i>Channichthys</i> Richardson, 1844 (сем. Channichthyidae)	134
А.Н. Овчинников, А.А. Овчинникова, С.Я. Резник, М.Ю. Долговская, Н.А. Белякова. Фотопериодические и трофические реакции автохтонных и инвазионных популяций азиатской божьей коровки <i>Harmonia axyridis</i>	138
О.Г. Овчинникова, Т.В. Галинская. Мускулатура гениталий самцов Tephritoidea и положение надсемейства в системе акаллитрат (Diptera, Acalyrtratae) с привлечением данных по молекулярной филогении	141
М.В. Орлова. Паразит vs хозяин: параметры позвоночных животных, влияющие на их зараженность эктопаразитами	144
В.А. Паевский. Латинские названия птиц Палеарктики: анализ этимологии и история эпонимов	150
Р.Л. Потапов. Роль коллекционных фондов Зоологического института РАН в изучении птиц центральной Азии.	153
А.А. Пржиборо, И.В. Поздеев. Псаммореофильные двукрылые европейской части России	156
О.И. Райкова, Е.А. Котикова. Нейромускульная система <i>Notentera ivanovi</i> и ее значение для понимания происхождения Neodermata	159
С.Я. Резник, А.Н. Овчинников, К.Г. Самарцев, Н.Д. Войнович. Эпигенетическое наследование в регуляции диапаузы у трихограмм	162
А.Л. Рижинашвили. Профессор В.И. Жадин и начало исследований по проблеме биологической продуктивности водоемов в Зоологическом институте РАН	165
А.Ю. Рысс, С.А. Субботин. Сопряженная эволюция ствольных нематод с их растениями-хозяевами и насекомыми-переносчиками.	168
С.Ю. Синева. Структурирование таксономического разнообразия гелехиоидных чешуекрылых мировой фауны на основе интегративного подхода: итоги и перспективы.	170
Н.В. Слепкова. Научная и просветительская функции Зоологического музея в Санкт-Петербурге в составе Академии наук в XIX веке: проблемы и решения.	173

<i>А.В. Смирнов.</i> К вопросу о происхождении класса голотурий	177
<i>А.В. Смирнов.</i> К 250-летию начала становления Зоологического института Академии наук как центра по изучению зоологии в России	180
<i>Л.В. Соколов, В.Н. Булюк, М.Ю. Марковец, Р.С. Лубковская.</i> Миграционные пути и зимовки европейских и азиатских популяций обыкновенной кукушки (<i>Cuculus canorus</i>)	184
<i>И.В. Телеш, С.О. Скарлато.</i> Биоразнообразии планктона в градиенте солености воды	188
<i>Е.Н. Темерева.</i> Особенности организации лофофора, свидетельствующие о монофилии Lophophorata	191
<i>А.О. Фролов, Л.В. Чистякова, G. Gutiérrez, E. Villalobo, А.Ю. Костыгов.</i> Прокариотные симбионты архамеб (Archamoebae: Amoebozoa): разнообразии и принципы формирования консорциумов	195
<i>В.В. Хлебович.</i> «Древо жизни» – животные – человек – наука	198
<i>В.М. Храбрый.</i> Мониторинг гнездовой численности лесных видов птиц в центральной части Карельского перешейка (Ленинградская область)	201
<i>С.Я. Цалолихин.</i> К тератологии свободноживущих нематод.	206
<i>А.Л. Цвей, Ю.А. Лоцагина.</i> Роль кортикостерона в регуляции миграционного состояния птиц	210
<i>Н.С. Чернецов, Д.А. Кишкинѐв, А.Ф. Пахомов, А.Д. Анашина.</i> Магнитная навигация мигрирующих птиц	214
<i>Н.В. Чернова.</i> Ихтиофауна Арктики в условиях меняющегося климата	217
<i>Ф.Е. Четвериков, И.Е. Додуева, С.С. Папонова, А.А. Паутов, С.И. Сухарева.</i> Влияние галлового клеща <i>Fragariocoptes setiger</i> (Eriophyoidea) на гистогенез и экспрессию генов в тканях листа <i>Fragaria viridis</i> (Rosaceae) в ходе галлогенеза	221
<i>А.Б. Шатров.</i> Коксальные железы у Parasitengona (Acariformes), их ультраструктура, функции и эволюция.	224
<i>К.В. Шунькина, О.В. Зайцева.</i> Моно- или полифилетичная группа лофофорат?	229

**МАТЕРИАЛЫ ЮБИЛЕЙНОЙ ОТЧЕТНОЙ НАУЧНОЙ СЕССИИ,
ПОСВЯЩЕННОЙ 185-ЛЕТИЮ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РАН**

Редактор *Т.А. Асанович*
Компьютерная верстка *Т.В. Дольник*

Подписано в печать 30.10.17. Формат 60×84 ¹/₁₆. Бумага офсетная.
Печать цифровая. Гарнитура «Times New Roman». Печ. л. 13.95
Тираж 300 экз. Заказ

ФГБУН Зоологический институт РАН, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
Отпечатано в типографии издательства СПбГЭТУ «ЛЭТИ»
197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 5