

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
(МИНОБРНАУКИ РОССИИ)

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

ОТЧЁТНАЯ  
НАУЧНАЯ СЕССИЯ  
ПО ИТОГАМ РАБОТ 2022 г.

*ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ*

*18–20 апреля 2023 г.*

Санкт-Петербург  
2023



## МОДИФИКАЦИИ НАДКРЫЛИЙ И КРЫЛЬЕВ У ТАРАКАНОВ (BLATTODEA)

Л.Н. Анисюткин

Различные варианты укорочения (вплоть до полного исчезновения) надкрылий и крыльев, скорее, обычны для тараканов. Редуцированные органы полета встречаются во всех семействах, легко возникая параллельно и независимо. Во многих (если не в большинстве) случаях редукция является реверсией к личиночному состоянию (ретардационный педоморфоз) и сопровождается сохранением у имаго других личиночных признаков.

Можно предположить, что, будучи очень широко распространенным у тараканов, ретардационный педоморфоз позволяет многократно «сбрасывать» комплекс имагинальных морфологических признаков, возвращая насекомое к менее специализированной личиночной форме. Таким образом, может «обнуляться» груз адаптаций к конкретным условиям обитания, вид деспециализируется и получает шанс для развития другого комплекса адаптаций и освоения среды в отличном от предкового вида направлении.

В качестве наиболее типичного случая смены комплексов адаптаций можно рассматривать смену местообитаний и переход от геофильного (верхний рыхлый слой лесной подстилки) к фитофильному образу жизни.

Таким образом, степень развития органов полета имеет важное биологическое значение и может маркировать различные направления специализации таксонов. Тем удивительнее то, что до настоящего времени в литературе о тараканах не была разработана строгая номенклатура модификаций надкрылий и крыльев.

Мной предложена следующая номенклатура состояний органов полета у тараканов.

*По степени укорочения:*

forma macroptera – полнокрылая форма (= euptera): надкрылья и крылья полностью развитые, лётные, по длине превышают брюшко, их задние края перекрываются;

forma brachyptera – короткокрылая форма: надкрылья или крылья укорочены, равны по длине брюшку или короче его, перекрываются или соприкасаются по заднему краю;

forma microptera – микроптерная форма: надкрылья или крылья сильно укорочены, значительно короче брюшка, не соприкасаются по

заднему краю, обычно сильно склеротизованы, в значительной степени утрачивают жилкование;

forma aptera – бескрылая форма: надкрылья или крылья отсутствуют.

*По степени склеротизации надкрылий:*

мембранозные надкрылья – крыловая пластинка тонкая и прозрачная, жилкование не уплотненное, редко встречающийся вариант, известен у *Cardacopsis* и *Nocticola* (Nocticolidae);

кожистые надкрылья (tegmina) – крыловая пластинка утолщенная, умеренно склеротизованная, почти непрозрачная; жилкование обычно уплотненное, наиболее часто встречающийся вариант «тараканьих» надкрылий;

элитры (elytra) – крыловая пластинка жесткая и непрозрачная, жилкование обычно не различимо при осмотре сверху, спорадически встречающийся в разных таксонах вариант.

Исследование выполнено в рамках государственного задания «Систематика, морфология, экофизиология и эволюция насекомых» № 122031100272-3.

## ПОИСК СЛЕДОВ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ И ИНТРОГРЕССИИ У СКАЛЬНЫХ ПОЛЕВОК ПОДРОДА *ASCHIZOMYS*

С.Ю. Бодров, И.А. Двояшов, Н.И. Абрамсон

Скальные полевки рода *Alticola* Blanford, 1881 – грызуны из семейства хомякообразных, подсемейство полевочьих (Arvicolinae), населяющие каменистые ландшафты большинства азиатских горных систем. Подрод *Aschizomys* Miller, 1889, представлен двумя видами *A. macrotis* Radde, 1862 и *A. lemminus* Miller, 1898. Недавние молекулярные исследования показали монофилию обсуждаемых видов по ядерным маркерам. В то же время данные филогенетических реконструкций на основе митохондриальных маркеров показывали парафилию некоторых популяций *A. lemminus* относительно клады *A. macrotis*. Причинами такого рода несоответствий могут быть как сохранившийся предковый полиморфизм, так и гибридизация между представителями изучаемых видов в прошлом.

Для проверки гипотезы гибридизации нами был проанализирован набор данных quaddRAD секвенирования, полученный от пятнадцати образцов представителей подрода *Aschizomys*: большеухая полевка

(*A. macrotis*), лемминговидная полевка (*A. lemminus*) с митогеномом, близким к митогеному *A. macrotis*, и образцы лемминговидной полевки из разных изолированных участков ареала, митогеномы которых составляют отдельную кладу. В качестве внешней группы проанализированы данные полевок, относящихся к номинативному подроду *Alticola*.

Проведена филогенетическая реконструкция исследуемых популяций скальных полевок на основе однонуклеотидных замен по данным quaddRADseq. Тестирование гипотезы интрогрессии части ядерного генома от *A. macrotis* к *A. lemminus* провели с использованием ABBA-BABA теста (D тест Паттерсона) на полученном наборе SNP.

Результаты филогенетического анализа подтвердили монофилию сестринских видов *A. macrotis* и *A. lemminus*. Образцы из разных регионов в пределах обширного ареала *A. lemminus* группируются в две клады, которые условно можно обозначить как южную и северную. В первую попадают образцы с Буреинского хребта и Южной Якутии, во вторую – Северной Якутии и Чукотки.

D тест Паттерсона показал, что все исследованные образцы из западной популяции *A. lemminus* (несущей митогеном, близкий к большешухой полевке *A. macrotis*), также имеют примесь генетического материала от *A. macrotis* и в ядерном геноме. Таким образом, результаты свидетельствуют в пользу гипотезы интрогрессии вследствие гибридизации между видами, приведшей к несоответствию деревьев, построенных по митохондриальным и ядерным маркерам. Использованный в работе Patterson's D test сам по себе не дает информации о направлении интрогрессии, но в данном случае анализ митохондриальных геномов (топология дерева) четко указывает на направление интрогрессии от *A. macrotis* к *A. lemminus*.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ № 19-74-20110.

## **КРИПТИЧЕСКИЕ ВИДЫ У ЖИВОТНЫХ: ИХ КАТЕГОРИИ И ПУТИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ**

**Л.Я. Боркин**

Под криптическими понимают «морфологически сходные или идентичные, но репродуктивно изолированные природные популяции» (Майр, 1968: 42). В рамках синтетической теории эволюции проблема «видов-двойников» стала одной из важных в борьбе с так называемой

*морфологической концепцией вида.* Однако на существование морфологически сходных, но различающихся по образу жизни видов обращали внимание уже в XVIII веке (Бюффон, 1775) и более детально во второй половине XIX века. В России известный зоолог-энтомолог Н.А. Холодковский (1894, 1910: 766) применил понятие «биологического вида» к систематике хермесов, тлей-вредителей хвойных пород, которые различались особенностями циклов развития «<...> при малых морфологических отличиях или даже при отсутствии последних». Увы, его взгляды, заметно опередившие своё время, были подвергнуты серьёзной критике (Семенов-Тянь-Шанский, 1910). Для морфологически похожих видов предлагались различные названия. Автором не очень удачного русского термина «виды-двойники» стал В.Г. Гептнер (1947): так он заменил “sibling species” Э. Майра («Систематика и происхождение видов»). Термин “cryptic species” был введён Ф.Г. Добржанским (Dobzhansky, 1951).

Для выявления криптических видов используют самые разные неморфологические методы (биоакустика, кариология, размер генома, лабораторная гибридизация, поведенческие признаки и т.д.). Использование молекулярных подходов и концепции эволюционного вида вызвало взрывной характер обнаружения таких видов, известных во всех классах позвоночных и многих группах беспозвоночных, особенно среди насекомых. Существуют разные схемы делимитации криптических видов (Лухтанов, 2019).

По степени сходства можно различать два варианта криптических видов. К первому относятся виды, которых нельзя диагностировать по обычным, принятым в систематике морфологическим признакам (*собственно криптические виды*). Вторая группа включает виды, различия между которыми имеют лишь сугубо статистический характер. В таких случаях можно с некоторой степенью надёжности проводить видовую идентификацию лишь на уровне выборок, но, как правило, не отдельных особей. Такие виды я предлагаю называть *паракриптическими*.

На основе родственных отношений ранее нами были выделены три категории морфологически сходных видов: *близнецы*, *двойники* и *предок-потомок*. Отмечено существование сим-, пара- и аллопатрических криптических видов (Боркин и др., 2004). Недавно была предложена концепция *суперкриптических видов*, которые не различаются не только морфологически, но и по митохондриальной ДНК (Dufresnes et al., 2019: 17, super-cryptic species conception), которая широко используется в современной систематике.

Орнитолог Л.С. Степанян (1972, 1983) полагал, что формирование криптических видов происходит путём *возвратного изоморфизма*, т.е. фенотипического сближения аллопатрически дивергировавших видов при возврате к былой специализации (особый случай конвергенции). Эта несколько сложная концепция, имеющая два варианта, теоретически может быть применима к видам-двойникам, но не близнецам. На мой взгляд, более вероятно криптическое видообразование, при котором генетическая дивергенция не затрагивает морфологические признаки, т.е. происходит *морфологический стазис*. Такой путь может реализовываться для всех категорий криптических видов.

В последнее десятилетие активно развивается *симбиотическая* концепция о влиянии микроорганизмов на криптическое видообразование у эукариот. В её рамках можно различать три варианта. Согласно одному из них (Zilber-Rosenberg, Rosenberg, 2008; Brucker, Bordenstein, 2011, 2013), симбиотические бактерии (например, кишечный микробиом) могут влиять на репродуктивную изоляцию и приводить к появлению новых видов (Wang et al., 2015). Авторы вводят понятия *голобионт* (holobiont: хозяин + микроорганизмы) и *гологеном* (hologenome, геномы хозяина + бактерии), восстанавливают старую концепцию суперорганизма, но считают свою гипотезу расширением концепции биологического вида и географического видообразования (критику см. Chandler, Turelli, 2014). Другой вариант связан с *внутриклеточным паразитизмом*. Он хорошо известен на примере бактерий *Wolbachia*, наличие которых сказывается на способности к спариванию у дрозофил и других насекомых (Jaenike et al., 2006; Miller et al., 2010; Schneider et al., 2019). Эти и другие бактерии могут приводить также к возникновению партеногенеза. Наконец, третий вариант был описан петербургскими зоологами (Maltseva et al., 2022). Они полагают, что криптическое видообразование у моллюсков *Littorina* связано с белком LOSP в семенниках самцов, а соответствующий новый молодой ген LOSP был инкорпорирован от симбиотической бактерии через горизонтальный перенос генов. Влияние LOSP через качество спермы на презиготический механизм репродуктивной изоляции привёл к интенсивному симпатрическому видообразованию среди атлантических моллюсков.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 122031100282-2.

# О РЕПРОДУКТИВНЫХ КРИТЕРИЯХ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ И ИСХОДНЫХ СПОСОБАХ РЕПРОДУКЦИИ

И.А. Гаврилов-Зимин

Предлагаются и обсуждаются репродуктивные критерии многоклеточности. В этой связи саму многоклеточность предлагается разделять на три варианта: 1) протонемный, наиболее примитивный, характерный для многоклеточных прокариот, большинства групп многоклеточных водорослей и гаметофитов некоторых высших растений; 2) сифонокладный, распространённый среди многоклеточных грибов, нескольких групп зелёных и жёлто-зелёных водорослей; 3) эмбриогенный, наиболее совершенный, присущий всем животным (Metazoa), всем спорофитам и некоторым гаметофитам высших растений, харовым водорослям, оогамным родам зелёных и бурых водорослей. Анализируются причины, по которым среди множества попыток перехода от колониальности к многоклеточности дальнейшее эволюционное усложнение оказывается возможным только на базе эмбриогенной многоклеточности, связанной с облигатной оогамией и палинтомическим/синтомическим дроблением зиготы.

Помимо общеизвестного деления способов размножения на бесполое и половое, предлагается разделять репродукцию многоклеточных организмов на моноцитную (возникновение нового организма из одной клетки половым или бесполом путём) и полицитную (почкование/фрагментация на основе многих клеток тела материнского организма), поскольку два этих способа имеют разное эволюционное и онтогенетическое происхождение.

Демонстрируется, что исходным способом оплодотворения яйцеклетки животных (Metazoa), растений-эмбриофитов (Embryophyta), ряда групп оогамных водорослей и псевдооогамных грибов было внутреннее (в широком смысле) оплодотворение в(на) теле материнского организма. Соответственно этому при половом процессе исходным способом формирования дочернего многоклеточного организма у животных было живорождение, а у растений-эмбриофитов и большинства групп оогамных многоклеточных водорослей – прорастание зиготы на теле материнского организма.



## РОЛЬ КОМАРОВ В ЦИРКУЛЯЦИИ МОНОКСЕННЫХ ТРИПАНОСОМАТИД В УМЕРЕННОМ КЛИМАТЕ

А.И. Ганюкова, М.Н. Малышева, А.В. Разыграев,  
А.О. Фролов, Д.Ю. Драчко, В.В. Агасой, А.Ю. Костыгов

Моноксенные, или однохозяйные трипаносоматиды являются всеветными паразитами насекомых, отличаются высоким разнообразием и многочисленностью в природе. В настоящее время эта группа находится на эволюционном подъёме и привлекает внимание многих исследователей, однако большинство работ, посвящённых изучению моноксенных трипаносоматид, сконцентрировано на таксономии этих организмов. В то же время, многие вопросы распространения и биологии трипаносоматид остаются неизученными. Ранее исследования фауны этих паразитов были связаны преимущественно с регионами с экваториальным или тропическим климатом, в которых не наблюдается высоких годовых амплитуд температур, характерных для внутриконтинентального климата умеренных широт. Таким образом, до сих пор не поднимались вопросы о механизмах циркуляции моноксенных трипаносоматид в течение года в умеренном климате и особенностях их биологии в зимний период.

Для выяснения циркуляции моноксенных трипаносоматид с участием комаров – насекомых комплекса гнуса и потенциальных векторов инфекционных заболеваний – мы провели комплексное исследование имаго и личинок в осенний, зимний и весенний периоды. Мы сочетали изучение естественно и экспериментально зараженных насекомых с помощью световой и электронной микроскопии и молекулярной идентификации паразитов.

Зимующие имаго (самки) были собраны на стенах пещер Жемчужная и Санта-Мария комплекса «Саблинские пещеры» (Госненский район, Ленинградская область) в январе, марте и апреле 2022 г. Обследование 3 видов комаров (*Culex p. pipens*, *Culex torrentium*, *Culiseta annulata*) из пещеры Санта-Мария (74 шт.) не выявило трипаносоматидной инфекции, в то время как среди комаров из пещеры Жемчужная мы отмечали суммарно 9 заражённых насекомых из 243. Анализ последовательностей гена 18S рРНК из заражённых образцов показал, что паразиты принадлежали к пяти видам трипаносоматид. Жгутиконосы *Crithidia dobrovolskii* были обнаружены у 4 насекомых всех 3 исследованных видов, *C. brevicula* – у 2 имаго *C. p. pipens* и

*C. torrentium*. Нам также удалось подтвердить, что трипаносоматиды этих видов в ходе экспериментальных заражений имаго *Aedes communis* формируют длительную стабильную инфекцию в задней кишке насекомых. Таким образом, мы полагаем, что *C. dobrovolskii* и *C. brevicula* – это виды с широкой гостальной специфичностью, в сезонной циркуляции которых большую роль играют комары.

Последовательности 3 образцов трипаносоматид были уникальными: нам удалось обнаружить *Strigomonas* cf. *oncopelti* и *Paratrypanosoma* cf. *confusum* в кишечнике двух *C. pipiens* и представителя новой, ранее не встречавшейся линии трипаносоматид в кишечнике *C. torrentium*. Редкие находки этих видов свидетельствуют об их узкой гостальной специфичности и, следовательно, облигатном статусе хозяина в таких отношениях.

Комплексное исследование среди личинок *Aedes riparius*, *A. punctor*, *A. communis* (апрель–май 2022 г.), *Culex p. pipiens* и *Cx. torrentium* (июль–август), собранных в Ленинградской, Новгородской и Псковской областях, не выявило случаев заражения трипаносоматидами среди этих образцов (всего было вскрыто 371 насекомое). Однако вскрытие личинок *Culiseta morsitans* из двух популяций Ленинградской области (Невский лесопарк, Всеволожский р-н и СНТ Бабино-2, Тосненский р-н), собранных в октябре–ноябре 2022 г., выявило интенсивное заражение в задней кишке личинок (всего 98 вскрыто, 83 заражено). Анализ последовательностей гена 18S рРНК из заражённых образцов показал принадлежность трипаносоматид к новому, ранее не отмечавшемуся ни в имаго, ни в личинках, виду *Paratrypanosoma* sp. Экспериментально продемонстрирована успешная горизонтальная трансмиссия между личинками *C. morsitans*, однако опыты по горизонтальной передаче инфекции личинкам *Cx. p. molestus* не дали достоверных результатов. По всей видимости, обнаруженный нами *Paratrypanosoma* sp. является видом с узкой гостальной специфичностью, биология которого тесно связана с личиночной стадией развития *C. morsitans*.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ № 21-14-00191.

# СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МОЛЕКУЛЯРНО-ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ КЛОПОВ НАДСЕМЕЙСТВА LYGAEOIDEA (HETEROPTERA: PENTATOMOMORPHA)

Н.В. Голуб, В.Г. Кузнецова

Надсемейство Lygaeoidea включает более 4660 видов (790 родов, 16 семейств) и является одним из наиболее крупных надсемейств Heteroptera (полужесткокрылые или клопы). В настоящее время базовые цитогенетические характеристики (число хромосом, механизм определения пола и особенности мейоза) известны для 440 видов Lygaeoidea. Большинство изученных видов принадлежит к семействам Rhyparochromidae (175 видов), Lygaeidae (128) и Blissidae (41); для других семейств данные единичны (от одного до 18 видов) или отсутствуют (Meschiidae, Ninidae и Cryptorhmpidae). Хромосомы Lygaeoidea, как у всех клопов, голокинетические, в них отсутствуют центромеры. Хромосомные числа варьируют от 10 до 46, чаще встречаются числа 14 и 16. Хромосомные системы определения пола разнообразны, от простых XX/X(0) и XX/XY до множественных XnXn/XnY и XX/XYn, но преобладает XX/XY. Особенностью Lygaeoidea, как и инфраотряда Pentatomomorpha в целом, является наличие в их кариотипах пары микрохромосом (m-хромосомы), которые, однако, отсутствуют (вторично) у отдельных видов в некоторых семействах, а также у всех изученных видов крупного подсемейства Lygaeinae (Lygaeidae). Наиболее распространенный кариотип Lygaeoidea включает  $2n=16(12A+2m+XY)$ . Еще одной характерной особенностью Lygaeoidea, разделяемой ими с абсолютным большинством Heteroptera, является инвертированная последовательность делений половых хромосом («пост-редукция»), которые делятся эквационно в первом и редукционно во втором раундах сперматоцитного мейоза.

Мы проанализировали кариотипы 10 видов из 8 родов в семействах Blissidae, Cymidae, Heterogastridae, Lygaeidae и Rhyparochromidae. В целом цитогенетические характеристики изученных видов соответствовали ожидаемым. Хромосомные числа у них варьируют от 10 до 28 с преобладанием 14 и 16; почти в каждом кариотипе имеется пара m-хромосом, которая впервые выявлена нами в подсемействе Lygaeinae; самцы во всех случаях имеют систему XX/XY и «пост-редукцию» половых хромосом в мейозе. Отсутствие в голокинетических хромосомах центромер как морфологического маркера затрудняет идентификацию

индивидуальных хромосом в кариотипе и ограничивает возможности сравнительного анализа кариотипов и механизмов их преобразований в эволюции группы.

Чтобы выявить альтернативные хромосомные маркеры у изученных видов, мы использовали метод FISH (флюоресцентная гибридизация ДНК *in situ*) с зондами, комплементарными последовательности 18S рибосомной ДНК и последовательности TTAGG, которая характерна для теломерных районов хромосом насекомых (“insect-type” telomere motif). Полученные данные показывают, что кластеры рибосомных генов у Lygaeoidea могут находиться как в аутосомах (преобладающий паттерн), так и в половых хромосомах (выявлено впервые), и разные виды отличаются по локализации 18S rDNA внутри хромосом (терминальная или интерстициальная позиция). Мы впервые показали, что виды Lygaeoidea не имеют “insect-type” мотива, который рассматривается как анцестральный мотив теломер у Arthropoda (Vítková et al., 2005), в том числе у насекомых (Frydrychová et al., 2004; Kuznetsova et al., 2021). Результаты настоящей работы дополняют и корректируют существующие представления о цитогенетических характеристиках Lygaeoidea и Pentatomomorpha в целом (Golub et al., 2023). В частности, они поддерживают гипотезу, что теломерный мотив (TTAGG)<sub>n</sub> присутствовал у общего предка филогенетической ветви Pentatomomorpha+Cimicomorpha, но в дальнейшей эволюции он был утерян всеми семействами, за исключением базального для Cimicomorpha семейства Reduviidae (Pita et al., 2016; Grozeva et al., 2019; Gapon et al., 2021).

Работа выполнена в рамках государственного задания № 122031100272-3.

## **ВЛИЯНИЕ КОЛЕБАНИЙ КЛИМАТА И ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НА ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКЦИЮ ПЛАНКТОНА**

**М.С. Голубков**

Фотосинтезирующие организмы создают органическое вещество – первичную продукцию, которая является источником питания для организмов последующих звеньев трофической цепи. С другой стороны, поступление большого количества органического вещества в экосистему из-за увеличения скорости первичной продукции может

вызывать такое негативное явление, как эвтрофикация. Эвтрофирование вод оказывает существенное влияние на водные пищевые сети и на изменения биоразнообразия экосистем водоемов. При массовом развитии водорослей может происходить истощение запасов кислорода в придонных слоях воды за счет активного окисления этого органического вещества бактериями. В результате возникает эффект вторичного загрязнения вод, что может привести к гибели придонной и донной фауны.

На основе статистического анализа долгосрочных данных по первичной продукции (ПП) и концентрации хлорофилла *a* (Хл) в эстуарии р. Нева, полученных в период с 2003 по 2020 гг., продемонстрировано влияние климатических факторов на процесс эвтрофирования вод северо-восточных эстуариев Балтики. Анализ метеорологических данных показал, что в течение 2000-х гг. в районе данных акваторий не наблюдалось увеличения средней температуры воздуха, однако был резко выражен положительный тренд увеличения количества осадков и дождливых дней в средне-летний период. Показано, что дождливые и холодные летние погодные условия в последние годы привели, с одной стороны, к массовому развитию водорослей за счет увеличения выноса биогенных элементов с водосборной площади, в первую очередь фосфора, а с другой стороны, за счет низкой температуры воды снизилась скорость минерализация органических веществ в столбе воды. В результате в планктоне создавалось больше органических веществ, чем могло минерализоваться в столбе воды, т.е. наблюдалось развитие процесса эвтрофирования вод.

На основе многолетних данных по ПП и концентрации Хл были получены уравнения множественной регрессии между этими показателями и значениями ряда климатических паттернов, от которых зависят погодные условия в регионе. По ним были рассчитаны значения ПП и Хл в эстуарии р. Нева за 1951–2020 гг. Сравнение модельных результатов с результатами полевых наблюдений показало, что прогнозирование уровня первичной продукции возможно на основе данных по величине глобальных климатических индексов.

Одновременно с колебаниями погодных условий на уровень первичной продукции в эстуарии р. Нева большое влияние оказывала хозяйственная деятельность. Например, интенсивное строительство портовой инфраструктуры в 2000-х гг. приводило к значительному увеличению минеральной взвеси и снижению прозрачности воды. При этом концентрации фосфора, лимитирующего ПП в эстуа-

рии, многократно возрастала. Однако оказалось, что значительное увеличение питательных веществ имело меньшее значение для развития фитопланктона, чем ожидалось. Дисперсионный анализ и пошаговый регрессионный анализ показали, что основным предиктором первичной продукции планктона в эстуарии р. Нева в периоды строительства была прозрачность воды.

Проведенная работа показала, что для построения современных прогностических моделей уровня первичной продукции и разработки мер по борьбе с эвтрофикацией водоемов необходимо учитывать сочетание колебаний климатических факторов с уровнем и типом антропогенной нагрузки.

## **СЛЕДУЕТ ЛИ ТРОПИЧЕСКИХ АКТИНИЙ ALICIIDAE СЧИТАТЬ УЯЗВИМОЙ ЖЕРТВОЙ ИЛИ АКТИВНЫМ ХИЩНИКОМ?**

**(По результатам российско-вьетнамских экспедиций)**

**С.Д. Гребельный**

Актинии небольшого, распространенного в тропиках и субтропиках семейства Aliciidae Duerden, 1895 представляют интерес как одна из анатомически наиболее сложно устроенных групп коралловых полипов. Самой примечательной особенностью их организации следует признать сильное развитие стрекательных органов. Помимо обычных щупалец, окружающих ротовое отверстие у большинства актиний, представители этого семейства обладают еще и хорошо развитыми, так называемыми, *псевдощупальцами*, одевающими наружную поверхность их тела. В отличие от щупалец, свойственных актиниям других семейств, псевдощупальца представляют собой полые выпячивания не ротового диска, а колюмна – основной цилиндрической части тела. Они не служат для захвата пищи, но благодаря многочисленным стрекательным капсулам поражают или раздражают любых подвижных животных, прикасающихся к этим актиниям.

Строение алициид хорошо описано в старых работах (Kwietniewski, 1897, 1898; Andres, 1884; Duerden, Shekilton, 1889). Несмотря на это самые замечательные представители семейства

редко попадали в руки исследователей, поскольку найти их на дне моря даже подготовленному исследователю совсем не легко. Только высокая и стройная *Alicia Johnson*, 1861, украшенная гроздьями жгучих пузырьков, красуется на фотографиях в научных сводках и путеводителях, издаваемых для любителей подводного плавания (Schmidt, 1972; Laboute, de Forges, 2004 и др.). Другого мелкого представителя алициид *Triactis producta* Klunzinger, 1877, достигающего лишь нескольких миллиметров, гораздо труднее обнаружить среди мелковетвистых склерактиниевых кораллов, и он стал известен вследствие необлигатного симбиоза с маленьким беззащитным крабиком *Lybia* Milne Edwards, 1834, который держит в своих клешнях двух полипов *Triactis*, отпугивая или поражая своих врагов. Третий представитель семейства *Phyllodiscus semoni* Kwietniewski, 1897 в последнее время обратил на себя внимание благодаря публикациям в медицинских и токсикологических изданиях (Nagai et al., 2002; Mizuno et al., 2007; Frazao et al., 2012), где вследствие неверного определения появился сначала под чужим именем *Actinodendron plumosum* Haddon, 1898 (Actinodendridae, Hansen, Halstead, 1971).

*Phyllodiscus semoni* – один из самых странных, редко собираемых видов; последнее, несомненно, связано с тем, что в нем трудно распознать актинию. Благодаря наличию псевдощупалец его полипы по внешнему виду искусно подражают склерактиниевым кораллам и другим обычным обитателям рифа, малопривлекательным для большинства хищников (Crowther, 2013). Вместе с тем *Phyllodiscus semoni* должен быть отнесен к числу самых ядовитых видов. Яду, содержащемуся в его теле, посвящено много работ (Uechi et al., 2005, 2010, 2011; Frazao et al., 2012; Ashwood et al., 2021). По сообщению Эрхарда и Кнопа (Erhardt, Кноп, 2005) из-за контакта с ним был зарегистрирован случай смерти человека, филиппинского рыбака. Опасность, которую представляет эта актиния, настолько велика, что в случае появления большого числа особей власти прибрежных районов южной Японии вынуждены объявлять запрет на посещение пляжей. По нашим наблюдениям, полипы *Phyllodis-*

*cis* всегда встречаются открыто на вершинах крупных камней или на отмерших ветвистых кораллах. Хотя эту особенность полипов Кроутвортер (Crowther, 2013) относит на счет мимикрии, способности уязвимых видов подражать внешности ядовитых или опасных животных, нападать на которых хищники избегают, на наш взгляд, полипов *Phyllodiscus* едва ли следует считать беззащитными. Нематоцисты, вооружающие их псевдощупальца, надежно защищают от нападения, а нематоцисты настоящих щупалец, которые по имеющимся наблюдениям полип расправляет ночью, еще крупнее, поэтому можно предполагать, что во взаимоотношениях с обитателями рифа неприметный и хорошо вооруженный *Phyllodiscus*, скорее, играет роль подстерегающего хищника, чем жертвы. Впрочем, прямых наблюдениях, касающихся питания этого вида, до сих пор нет.

## ОПОРТУНИСТИЧЕСКИЕ МАКРОВОДОРОСЛИ КАК КОМПОНЕНТ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Ю.И. Губелит<sup>1</sup>, Т.Д. Шигаева<sup>2</sup>, Н.А. Березина<sup>1</sup>

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

<sup>2</sup>Научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН

За последние несколько десятилетий эвтрофирование прибрежной зоны с сопутствующим массовым развитием быстрорастущих (оппортунистических) макроводорослей стало общемировой проблемой. Массовое развитие таких видов, как *Cladophora* spp., *Ulva* spp. и *Spirogyra* spp., привело к необходимости совершенствования существующих методов экологической оценки и разработки новых.

Существует много работ о макроводорослях как индикаторах загрязнения. Способность водорослей аккумулировать тяжелые металлы хорошо известна, но до сих пор неясно, какое содержание металлов в талломах можно считать показательным, поскольку на способность водорослей поглощать металлы влияет слишком много факторов. Фактор биоконцентрации (BCF) широко используются вместе с корреляционным анализом, однако отсутствие стандартов делает их использование недостаточным. Некоторые авторы изучали способность различных видов макроводорослей поглощать тяжелые



металлы и обнаружили, что разные виды водорослей обладают различной биосорбционной способностью, которая зависит от сродства металлов к их клеточным стенкам. На процессы биосорбции также влияли такие факторы, как pH и концентрации ионов Ca, Mg, K и Na в окружающей среде (Rajfur, 2013).

Недавно новые показатели, основанные на макроводорослях, были разработаны для нескольких районов Балтийского моря. Этот подход включает комбинированное использование фактора концентрации (или фактора биоконцентрации) и официальных стандартов качества морских вод (Zalewska and Danowska, 2017). Подход не требует использования исторических данных о фоновых концентрациях целевых элементов, которые могут быть недоступны, и может быть применен ко многим регионам с использованием национальных директив по стандартам воды. Этот подход к оценке качества окружающей среды мы применяем в данном исследовании. Настоящее исследование было частью международного проекта HAZLESS и проводилось в восточной части Финского залива.

Основной целью нашего исследования было использование концентрации металлов в макроводорослях в качестве инструмента для оценки качества окружающей среды. Для достижения этой цели мы рассчитали пороговые концентрации металлов в макроводорослях (*Cladophora glomerata*) и сравнили полученные значения с фактическими концентрациями. Применение расчетного стандарта качества окружающей среды ( $EQS_{MPC}$ ) для макроводорослей показало умеренное загрязнение Cu и Pb прибрежной зоны в восточной части Финского залива. Это было подтверждено оценкой, основанной на сравнении концентрации металлов в воде с экологическим нормативом качества воды. Однако разница в коэффициенте биоаккумуляции и  $EQS_{MPC}$  между маем и июлем показала, что для получения адекватного результата при многолетнем мониторинге необходимо сравнивать пробы, отобранные в один и тот же период каждого года. Учитывая чувствительность аккумулятивных процессов к окружающей среде, считаем, что в случае местообитаний с разнообразными условиями даже для одного и того же вида водорослей пороговые значения нужно рассчитывать и использовать индивидуально для каждого местообитания.

Наши результаты показали, что данный подход может быть широко использован для оценки качества окружающей среды по концентрации металлов в оппортунистических макроводорослях и может быть рекомендован для дальнейшего применения.

## ИСТОРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАННИХ КЛАССИФИКАЦИЙ ЧЕРЕПАХ (1758–1870)

И.Г. Данилов

Классификация черепах Линнея (Linnaeus, 1758) включала 1 род (*Testudo*) и 11 видов. Среди названий высшего таксона черепах “*Testudines* Linnaeus, 1758” – ненаучное, “*Testudinata* Klein, 1751” (Klein in Behn, 1760) и “*Testudines* Batsch, 1788” предложены как семейства, “*Chéloniens* Brongniart, 1800” (латинизировано как *Chelonii* Latreille, 1800 и *Chelonia* Ross et Macartney in Cuvier, 1802) и “*Testudinata* Oppel, 1811” – как отряды. В постлиннеевских классификациях XVIII века постепенно росло количество видов единственного рода *Testudo*, достигнув 54–55 (Schoepff, 1792–1801; см. Adler, 2007). Броньяр (Brongniart, 1800a, b; 1805) увеличил количество родов до трех – *Chelone* [*Chelonia*] (морские), *Emydes* [*Emys*] (пресноводные) и *Testudo* (наземные); Дюмериль (Duméril, 1805) добавил род *Chelus* (плевродиры), а Жоффруа Сент-Илер (Geoffroy Saint-Hilaire, 1809) – род *Trionyx* (трионикисы). В последующих классификациях количество родов постепенно увеличивалось, достигнув 102 для 233 видов у Грэя (Gray, 1870).

В рассматриваемый период (1758–1870) черепахи делились на 2–5 основных подразделений: 1) морские и остальные (Oppel, 1811: *Chelonii*, *Amydae*; Merrem, 1820: *Pinnata*, *Digitata*); 2) морские, наземные и остальные (Rafinesque, 1814: *Chlonopteria*, *Testudia*, *Chelonia*; Ritgen, 1828: *Eretmochelones*, *Podochelones*, *Phyllopodochelones*; Wagler, 1830: *Testudines oicapodes*, *T. tylopodes*, *T. steganopodes*; Fitzinger, 1835, 1843: *Oicapoda*, *Tylopoda*, *Steganopoda*; Mayer, 1849: *Pterodactyli*, *Baenodactyli*, *Erresodactyli*); 3) морские+наземные и остальные (Rafinesque, 1815: *Testudia*, *Chelonidia*); 4) морские+трионикисы+плевродиры+ часть пресноводных и остальные (Latreille, 1825: *Gymnopodi*, *Cryptopodi*); 5) морские+трионикисы и остальные (Gray, 1825: *Gymnopodi*, *Cryptopodi*); 6) морские, трионикисы и остальные (Bonaparte, 1832, 1836: *Cheloniidae*, *Trionicidae*, *Testudinidae* [*Testudinina*, *Chelina*]; Strauch, 1862: *Cheloniida*, *Trionychida*, *Testudinida* [*Chersemyda*, *Chelyda*]); 7) морские, трионикисы, наземные и остальные (Duméril, Bibron, 1835: *Thalassites*, *Potamites*, *Chersites*, *Elodites* [*Cryptoderes*, *Pleuroderes*]); 8) морские, трионикисы, наземные, пресноводные и плевродиры (Fitzinger, 1826: *Carettoidea*, *Trionyochoidea*, *Testudinoidea*, *Emydoidea*, *Chelydoidea*; Gray, 1831: *Cheloniadae*, *Trionycidae*, *Testudinidae*, *Emydae*, *Chelydae*; Gray, 1844: *Cheloniadae*, *Trionycidae*, *Testudinidae*, *Emyidae*, *Chelydidae*);

Wiegmann, Ruthe, 1832: Cheloniae, Chilotae, Chersinae, Emydae, Chelydae; Gray, 1870: Oicapodes, Trionychoidea, Tylopoda, Steganopodes, Pleuroderes); 9) морские, триониксы, наземные, часть пресноводных и остальные (Swainson, 1839: Chelonidae, Trioncidae, Testudinidae, Emydae, Chelydridae).

Все указанные классификации понимались как отражения плана творения или гармонии природы, строились на основе признаков внешней морфологии, связанных с приспособлениями черепах к среде обитания, и состояли из современных таксонов, выделяемых только на основании сходств и различий. Основные подразделения этих классификаций можно визуализировать как части среза филогенетического древа черепах на рецентном уровне, где входящие в их состав группы условно представляются кругами разного диаметра в зависимости от их объема и распределяются в пространстве двух осей, одна из которых отражает среду обитания (морскую, пресноводную, наземную) и связанные с ней морфологические особенности, а другая – дополнительные морфологические параметры (например, степень развития панциря). Наибольшим приближением к современной классификации черепах, основными подразделениями которой являются Pleurodira и Cryptodira, впервые выявленные как две части Eudites (7), являются классификации, поместившие в состав криптодир (Testudinina или Chersemyda) наземных черепах (6). Следующий шаг был сделан Копом (Cope, 1871), который отнес к криптодирам также часть морских черепах и триониксов, но отделил другую часть морских в качестве наиболее примитивных черепах (Athecae), основываясь на эволюционных представлениях, палеонтологических данных и более широком круге признаков.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 122031100282-2.

## **ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ ФАУН НЕКОТОРЫХ ГРУПП ЭПИБЕНТОСНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В МОРЯХ РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ**

**С.Г. Денисенко, А.В. Михайлова, Н.В. Денисенко**

На основе метаданных коллекций ЗИН РАН и опубликованных материалов проведена инвентаризация фаун Bryozoa, Asteroidea и Tunicata, проанализированы их таксономическая структура и общность

видового состава в пределах евразийского сектора Арктики. Количественный анализ таксонов разного ранга, обитающих в разных водоемах, показал, что их число убывает с запада на восток, а степень недоизученности, вычисленная с помощью экспоненциальных регрессий для фрактальных последовательностей разных рангов, напротив, возрастает в восточном направлении. Наибольшая скорость убыли видового состава в восточном направлении характерна для Bryozoa, а наименьшая – для Asteroidea. Наибольшие отклонения от общего тренда имеют место в Баренцевом, Восточно-Сибирском и Чукотском морях, где расположены известные биогеографические границы, в пределах которых наблюдается наложение краев видовых ареалов.

Кластеризационные построения, выполненные с помощью общепринятых мер сходства, позволяют рассматривать полученные результаты как адекватно отражающие географическое положение водоемов и близость видовых составов их фаун, но не дают отчетливых представлений о современной направленности формирования последних. Вместе с тем итоги «сетевых» моделирования допускают преимущественное влияние северо-восточной Атлантики на формирование местных фаун исследуемых групп, вплоть до Чукотского моря. Данная гипотеза подтверждается результатами выявления параметров множественной регрессии, которые показывают, что фактические и теоретически предельные количества видов в фаунах рассматриваемых групп в арктических морях России зависят от протяженности западной границы водоемов (или от усредненного значения протяженностей западной и восточной границ), а также от общего объема воды в них. При этом статистически достоверным является воздействие переноса водных масс только в восточном (но не в противоположном) направлении, наиболее интенсивно проявляющееся в Баренцевом море и заметно слабее – в сибирских морях. В Чукотском море фауны рассмотренных групп находятся под преимущественным влиянием тихоокеанских вод Берингова моря, но в северных районах на них воздействуют еще и трансформированные воды Атлантики, слабые потоки которых продвигаются на восток вдоль материкового склона Северного Ледовитого океана.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 1021051402797-9.

# **ЦЕНА БОРЬБЫ С МАЛЯРИЕЙ – ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ИНФИЦИРОВАНИЯ ПТИЦ КРОВЕПАРАЗИТАМИ РАЗНЫХ РЕГИОНОВ ПРОИСХОЖДЕНИЯ**

**М.М. Ерохина, Е.В. Платонова, А.В. Бушуев,  
А.А. Давыдов, В.М. Хайтов, В. Палинаускас, А.Л. Мухин**

Высокая мобильность вкупе с плодовитостью, большое количество паразитов как в местах зимовки и размножения, так и на путях миграций делают птиц важной составляющей в переносе патогенов по всему миру. Особое место среди опасных инфекций, способных причинить серьезный ущерб жизни, здоровью и благополучию людей и животных, занимают трансмиссивные заболевания, передающиеся через укусы насекомых. Проникая в организм хозяина, все энергетические затраты своего развития паразит возлагает на энергетические ресурсы хозяина (Chen et al., 2001). Выбор стратегии в ответ на вторжение паразитического агента в значительной степени определяет дальнейшую судьбу особи. Активный иммунный ответ (резистентность), призванный максимально нивелировать воздействие паразита, вплоть до его полного уничтожения, существенно дорог, если оценивать в энергетических единицах. Помимо этого, израсходованная энергия не используется для осуществления других важных функций организма, таких как воспроизводство и миграция, что приводит к уменьшению выживаемости и снижению успеха размножения, существенно влияя на приспособленность особи.

Другая возможная стратегия у позвоночного (толерантность), призвана лишь уменьшить вред от паразита, не уничтожая его полностью, и не позволить собственному иммунному ответу усугубить и так значительную нагрузку. Наблюдая примеры таких паразит–хозяинных взаимодействий, иногда складывается впечатление, что паразит не наносит практически никакого ущерба своему хозяину (Schneider, Ayres, 2008; Medzhitov et al., 2012; Sorci, 2013). Но “безвредные” паразиты – это всего лишь результат долгой совместной коэволюции паразита и хозяина, когда отказ от “эволюционной гонки вооружений” приводит к установлению равновесия, при котором хозяину энергетически выгодней мириться с паразитом, а паразит не наносит непоправимого вреда последнему (Anderson, May, 1982). Быстрые глобальные изменения климата, регистрируемые последние десятилетия, приводят к тому,

что зимы в северо-западной части Палеарктики становятся более мягкими, лета – жаркими и влажными. Эти изменения позволяют переносчикам-векторам проникать в северные широты, которые ранее были для них как термозависимых организмов недоступны. Появление переносчиков значительно повышает вероятность проникновения ранее не отмеченных видов малярии в те регионы, где оседлые виды птиц никогда не сталкивались с ними и не имели опыта выживания при инфицировании такими опасными для себя заболеваниями.

В нашем проекте мы изучали течение заболевания у птиц, инфицированных двумя видами малярии птиц, имеющих разное региональное происхождение и с разной степенью вирулентности для позвоночных хозяев. Мы оценили тяжесть течения заболевания не только по количеству пораженных эритроцитов, но и в энергетических единицах через оценку уровня метаболизма покоя у птиц контрольной и экспериментальных групп. Степень вовлеченности иммунной системы в борьбу с паразитом оценивалась по уровню одного из провоспалительных цитокинов, интерлейкина 6, важнейшего медиатора острой фазы воспаления.

Так как мы использовали дизайн эксперимента со многими повторными измерениями, включающий в себя множественные факторы и ковариаты, для анализа собранного материала нами были использованы генерализованные аддитивные смешанные модели (GAMM).

Исследование поддержано грантом РФФ № 20-14-00049 (рук. А.Л. Мухин).

## **К ВОПРОСУ О БИОГЕОГРАФИЧЕСКОМ СОСТАВЕ ФАУНЫ CNIDARIA КАРСКОГО МОРЯ**

**Н.Е. Журавлева**

Климатические изменения, затронувшие Арктику, приводят к проникновению бореальных видов в высокоширотные области. Сбор данных о видовом составе фауны северных акваторий, изучение путей проникновения видов-вселенцев и условий, при которых они встраиваются в новые для себя экологические ниши, а также анализ уровней адаптации к новым условиям обитания позволят в будущем получить представление о происходящих изменениях в исследуемых акваториях. Накопление данных в разных группах животных происходит не одинаково. Hydrozoa – наиболее многочисленная по числу

видов группа среди Cnidaria в Арктике, но они чаще всего не формируют значимых показателей биомассы, а их представители столь малы, что в большей части исследований данные по видовому составу остаются без внимания исследователей. Anthozoa же наоборот, группа, которая включает небольшое число видов, но часть ее представителей (в силу своих размеров) является весомой частью донных биоценозов.

Представленное сообщение – небольшой фрагмент цепочки исследований, направленных на изучение биологического разнообразия морей Арктики в современных условиях климатических изменений и усиливающегося антропогенного воздействия на морские экосистемы, основано на материалах трех экспедиций, маршруты которых проходили через акваторию Карского моря: на НИС «Фритюф Нансен» в 2012 г. (ПИНРО), на НИС «Профессор Мультиановский» в 2019 г. («Трансарктика-2019», Росгидромет) и на НЭС «Академик Трешников» в 2021 г. («Арктика-2021» в рамках проекта Arctic Century, ААНИИ, швейцарский Полярный фонд, швейцарский Полярный институт, ГЕО-МАР). Представители Cnidaria в материале вышеупомянутых экспедиций встречены на 32 станциях.

Говорить о распределении представителей рассматриваемых групп в Карском море пока не приходится по причине неравномерности покрытия акватории точками сбора материала, однако можно отметить биогеографический характер фауны Cnidaria в различных частях Карского моря.

На севере моря, у островов Визе и Грэм-Белл, отмечено наибольшее число видов. Из группы Cnidaria по числу видов там преобладают представители Hydrozoa в связи с грунтами, в состав которых входят валуны, камни и крупная галька. У о. Грэм-Белл вместе с широко- и высокобореальными видами, составляющими основу фауны Cnidaria всего Карского моря, встречается и представитель арктической фауны. Далее арктические виды встречаются у архипелага Северная земля (в проливах), в южной части на мелководьях, а также в Новоземельском желобе. В последнем, по всей вероятности, арктические Scyphozoa формируют массовые скопления на всем протяжении желоба, куда проникли, очевидно, из желоба Святой Анны. У о. Визе, располагающегося несколько юго-восточнее от о. Грэм-Белл, мы отмечаем атлантический широко распространенный бореально-арктический вид. Бореальные же элементы фауны Cnidaria наблюдаются на мелководьях в центральной части Карского моря и на восточной стороне желоба Воронина.

Эти данные иллюстрируют проникновение атлантических водных масс на небольших глубинах через северную оконечность архипелага Новая Земля до центральной части Карского моря, а также наличие небольшой ветви атлантических вод, касающейся дна в районе восточной стороны желоба Воронина. Об этом также свидетельствуют некоторые гидрологические показатели. В восточной части Карского моря отмечены элементы тихоокеанского происхождения, что, вероятно, связано с переносом планктонных стадий жизненного цикла гидроидных полипов с балластными водами судов.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 122031100275-4.

## **ВЛИЯНИЕ КАМЧАТСКОГО КРАБА И КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО НА СООБЩЕСТВА МЕГАБЕНТОСА БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

**Д.В. Захаров<sup>1</sup>, И.Е. Манушин<sup>2</sup>, Л.Л. Йоргенсен<sup>3</sup>,  
Н.Е. Журавлева<sup>1</sup>, О.Л. Зимина<sup>1</sup>, Н.А. Стрелкова<sup>2</sup>**

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

<sup>2</sup>Полярный филиал ВНИРО (ПИНРО им. Н.М. Книповича), г. Мурманск,

<sup>3</sup>Институт морских исследований, г. Тромсё, Норвегия

Появление новых видов в пределах баренцевоморского шельфа в последнее время – довольно частое явление. Как правило, это – единичные находки, и влияние этих вселенцев на нативные сообщества носит преимущественно локальный и ограниченный характер. Исключения составляют камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) и краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788). В силу своих размеров они могут быть отнесены к категории мегабентоса, поэтому исследование их приловов в составе тралового бентоса представляет огромный интерес как в рамках изучения процесса их акклиматизации, так и связанной с ним динамикой бентосных сообществ в Баренцевом море.

Исследование основано на результатах количественно-таксономического анализа прилова беспозвоночных в 6010 тралениях стандартным учетным тралом «Campelen-1800», выполненных на акватории Баренцева моря в 2006–2020 гг. в ходе проведения совместной российско-норвежской экосистемной съемки на судах Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» и Института морских исследований (Норвегия).



Расширение ареала и увеличение плотности камчатского краба с начала 90-х годов прошлого века привело к его расселению на обширной акватории южной части Баренцева моря. В течение 2006–2010 гг. камчатский краб доминировал в сообществах мегабентоса Мурманской и Канинской банок. К 2016–2020 гг. его доминирование расширилось на север и восток – до о. Колгуев и южного склона Гусиной банки.

Рост численности краба-стригуна опилио привел к заселению им огромной акватории на востоке Баренцева моря, от Печорского моря до Земли Франца-Иосифа и от архипелага Новая Земля до Шпицбергена. В 2006–2010 гг. численность краба-стригуна опилио начала расти у архипелага Новая Земля, где он выступал в качестве субдоминанта в сообществах мягких грунтов Гусиной банки. В течение 2011–2015 гг. краб-стригун стал доминировать в сообществах Гусиной банки и Новоземельской банки, северной части Центральной возвышенности, в то же время продолжая увеличивать свою роль как вид-субдоминант практически во всех сообществах у архипелага Новая Земля. Позднее, в 2016–2020 гг. краб-стригун опилио доминировал в бентосных сообществах на границе с Карским морем между архипелагом Новая Земля и Землей Франца-Иосифа, на склонах Новоземельской банки, у Центральной банки и в Южно-Новоземельском желобе. Ареал краба-стригуна опилио увеличился и в итоге охватил территорию от архипелагов Земля Франца-Иосифа и Новая Земля до возвышенности Персея на западе и до Печорского моря на юге.

Полученные результаты показывают, что камчатский краб будет и дальше входить в состав сообществ юго-восточной части Баренцева моря. Краб-стригун опилио продолжит миграцию с востока в западную часть Баренцева моря вплоть до архипелага Шпицберген, где существуют сходные сообщества бентоса; в случае похолодания миграция пойдет более быстрыми темпами. Возможным сценарием может быть то, что мелководье архипелага Шпицберген станет новым центром воспроизводства популяции краба-стригуна в Баренцевом море вместе с нынешним центром у архипелага Новая Земля. Взаимная конкуренция между вселенцами, скорее всего, будет минимальной и наблюдаться лишь на стыке ареалов. При климатических флуктуациях ареалы крабов будут изменять в противофазе; при потеплении ареал камчатского краба будет расширяться, а краба-стригуна уменьшаться и наоборот.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ЗИН РАН № 122031100275-4.

# ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ВОСПРОИЗВОДСТВО ПОПУЛЯЦИИ МОЛЛЮСКОВ *LITTORINA SAXATILIS* (GASTROPODA: LITTORINIDAE)

Е.В. Козминский

Выявление факторов, определяющих динамику численности популяций, необходимо для планирования мероприятий по охране и менеджменту окружающей среды. Важным компонентом литоральных экосистем являются моллюски рода *Littorina*, однако факторы, определяющие динамику их численности, и соответствующие им механизмы слабо изучены. В этой работе представлены данные, полученные в ходе мониторинговых наблюдений за популяционной динамикой моллюсков *Littorina saxatilis* (Olivì, 1792) на западной косе Южной губы о. Ряжков (Кандалакшский государственный природный заповедник, 67°00' N, 32°34' E) в период с 2001 по 2020 гг.

В период проведения исследований происходило постепенное снижение плотности популяции *L. saxatilis*, на фоне которого наблюдались квазициклические флуктуации численности. Изменения плотности популяции на 81% ( $R_s=0.90$ ,  $\alpha=0.001$ ) были обусловлены флуктуациями численности сеголеток. Множественный регрессионный анализ показал, что изменения численности сеголеток ( $P_{0+}$ ) на 80% были обусловлены тремя факторами – изменениями биомасс двух видов литторин – *L. saxatilis* ( $W_{LS}$ ) и *L. obtusata* ( $W_{LO}$ ) – и количеством осадков (за год –  $H_{год}$  – и в июне –  $H_{vi}$ ) ( $F[4, 15] = 14.93$ ,  $\alpha \ll 0.001$ ):

$$P_{0+} = 35.197 * W_{LS} - 8.782 * W_{LO} - (2.407 * H_{год} + 8.341 * H_{vi}) + 2215.938$$

Биомасса *L. saxatilis*, в свою очередь, была прямо пропорциональна плотности участвующих в размножении особей (самок с эмбрионами в выводковой камере и самцов с нормально развитым пенисом) и размеру размножающихся самок. Второй компонент уравнения ( $W_{LO}$ ) указывает на важную роль межвидовых взаимодействий в регуляции уровня воспроизводства популяции *L. saxatilis*. Корреляция между плотностью сеголеток этого вида и биомассой *L. obtusata* высоко достоверна ( $\alpha=0.012$ ) и объясняет 30% ее изменчивости ( $R = -0.551$ ). Ранее нами было показано (Козминский, 2013, 2020) наличие внутривидовой конкуренции между половозрелыми особями и сеголетками *L. obtusata* за ресурс, в качестве которого выступают бурые водоросли *Fucus vesiculosus*, которые являются источником пищи, субстратом для обитания и откладки яиц для этого вида моллюсков.

Численность сеголеток *L. obtusata* находится в отношениях, близких к противофазным, с плотностью половозрелых особей. Так как часть сеголеток *L. saxatilis* держится на фукусах, увеличение плотности половозрелых *L. obtusata* также может приводить к снижению их численности.

Обратная зависимость плотности сеголеток *L. saxatilis* от количества осадков обусловлена высокой чувствительностью молодежи литторин к опреснению. По данным метеостанции «Кандалакша» в 2001–2020 гг. происходило постепенное изменение климата в районе исследований – он стал более теплым и влажным. Количество осадков за год возросло примерно на четверть, с 450 мм/год до 600 мм/год. Увеличение количества осадков действует, по-видимому, двояко. Во-первых, выпадение большего количества осадков в летний период, когда происходит размножение *L. saxatilis*, непосредственно приводит к гибели большего числа молодежи. Во-вторых, происходит накопление большего количества воды (в том числе талой) в резервуарах каскада Нивских ГЭС, что приводит к более частому сбросу ее излишков и более частым случаям распреснения поверхностного слоя морской воды в куту Кандалакшского залива.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 122031100283-9 и на разных этапах поддержана грантом РФФИ № 05-04-48056, и программами фундаментальных исследований РАН «Биологическое разнообразие» и «Биологические ресурсы России».

**УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОКРОВА КЛЕТКИ  
И ИДЕНТИФИКАЦИЯ ВИДОВ АМЕБ РОДА  
*COCHLIPODIUM* HERTWIG ET LESSER, 1874  
(АМОЕВОЗОА, НИМАТИСМЕНИДА)**

**М.С. Кренделев, А.А. Кудрявцев**

Род *Cochliopodium* Hertwig et Lesser, 1874 включает амёб линзовидной формы, покрытых гибким слоем сложноорганизованных полисахаридных чешуек (тектумом), расположенным только на дорсальной поверхности клетки. В настоящее время известно около 20 видов амёб этого рода. В 1973 г. было предложено считать детали ультраструктуры чешуек *Cochliopodium* наиболее надежным признаком, позволяющим чётко дифференцировать морфологические виды. С применением методов молекулярной филогении появилась

возможность установить соответствие между «молекулярными» и «морфологическими» видами в роде *Cochliopodium*. Самым лучшим генетическим маркером для дифференцирования молекулярных видов у *Cochliopodium* является митохондриальный ген первой субъединицы цитохромоксидазы (*Cox1*). Внутривидовая дивергенция у разных видов *Cochliopodium* находится в пределах от 0 до 0.9%, в то время, как межвидовая дивергенция всегда больше 2.0%. Таким образом имеется чёткая граница между внутривидовой и межвидовой дивергенцией в промежутке от 0.9 до 2.0%, что позволяет однозначно дифференцировать молекулярные виды. Анализ последовательностей *Cox1* показывает, что молекулярные виды *Cochliopodium* в основном хорошо согласуются с морфологическими видами, за исключением *C. minus* и *C. pentatrifurcatum*, которые идентичны молекулярными последовательностями, однако имеют явные различия в ультраструктуре чешуек.

В докладе представлены новые данные для оценки соответствия между морфологическими и молекулярными видами в пределах рода *Cochliopodium*. Мы изучили два штамма – OR14.SI9.1 и WS13.10F, которые оказались идентичны морфологическим видам *C. actinophorum* и *C. minutoidum* соответственно, однако отличались от них последовательностями *Cox1* и не группировались с ними в клады. Штаммы *Cochliopodium* OR-14.SI9.1 и *Cochliopodium* 10F являются, таким образом, новыми молекулярными видами-двойниками.

Новый для науки вид, представленный штаммом *Cochliopodium* sp. MX-1, продемонстрировал необычную особенность морфологии тектума: оказалось, что разные клетки могут иметь тектум, состоящий из чешуек совершенно разной морфологии. Иногда даже на тектуме одной клетки можно одновременно наблюдать чешуйки из разных морфологических групп. Такое варьирование структуры чешуек может быть связано с изменением условий культивирования и/или разными стадиями жизненного цикла амёб. Возможно, показанные ранее различия в строении чешуек генетически идентичных *C. minus* и *C. pentatrifurcatum* объясняются именно таким внутривидовым варьированием.

Штамм *Nimatismenida* VF.S.13.9.3 по светооптической морфологии оказался очень похож на представителей рода *Cochliopodium*, однако изучение его ультраструктуры выявило, что покровы клетки этих амёб представлены волокнистым материалом, лишенным чешуек. Такой покров совершенно не характерен для рода *Cochliopodium*, тем

не менее на основе анализа последовательностей генов *Coх1* и актина этот штамм надежно попадает в кладу *Cochliopodium*. Полученные данные свидетельствуют о значительно более высоком уровне морфологического и таксономического разнообразия в пределах рода *Cochliopodium*, чем считалось ранее.

Исследование выполнено в рамках государственного задания № 122031100281-5 с использованием оборудования центра коллективного пользования «Таксон».

## **СУБЪЕДИНИЦА 1 ЦИТОХРОМОКСИДАЗЫ (СОХ1) КАК ДНК-МЕТАБАРКОД АМОЕВОЗОА: ПОПЫТКА АДАПТАЦИИ ДЛЯ ПРИМЕНЕНИЯ**

**А.А. Кудрявцев<sup>1</sup>, Е.Н. Волкова<sup>1</sup>, М.С. Кренделев<sup>1</sup>, М.М. Трибун<sup>1</sup>,  
Ф.П. Войтинский<sup>1,2</sup>, М. Палатайкова<sup>1,3</sup>, Д.А. Мишагин<sup>1,2</sup>**

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

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный университет,

<sup>3</sup>Университет ИТМО, Санкт-Петербург

ДНК-баркодинг (ДНК-штрихкодирование) – метод идентификации живых организмов с использованием коротких фрагментов ДНК (ДНК-штрихкодов). Для разных групп живых организмов в качестве ДНК-штрихкодов предложены разные локусы. Для протистов, в силу высокого уровня их генетического разнообразия, предложена двухуровневая система ДНК-штрихкодирования, в рамках которой используется «универсальный» для всех эукариот штрихкод первого уровня (гипервариабельный участок V4 18S рРНК) и штрихкод второго уровня, в качестве которого используются специфические маркеры для разных таксонов. ДНК-метабаркодингом называется подход к детекции тех или иных видов живых организмов в сообществах или реконструкции состава сообществ в целом, основанный на амплификации, секвенировании и анализе разнообразия последовательностей ампликона определенного стандартного локуса (метабаркода) из тотальной ДНК, выделенной из сообщества.

В подавляющем большинстве исследований в качестве метабаркода используется универсальный маркер 18S рРНК. По мере накопления опыта его использования становится понятно, что он подходит не для всех групп живых организмов. В частности, Амоево-

зоа, одна из крупных ветвей амeboидных протистов, часто выпадает из метабаркодинговых исследований, проводимых с использованием 18S рРНК. Вероятно, это связано с трудностями амплификации этого маркера из ДНК амeб с использованием стандартных праймеров. Кроме того, наиболее перспективным ДНК-баркодом Amoebozoa в настоящее время считается участок митохондриального гена субъединицы 1 цитохромоксидазы (Cox1). Это определяет интерес к использованию этого маркера и в качестве метабаркода амeб.

В нашем сообщении мы проанализируем имеющиеся трудности использования Cox1 в качестве ДНК-метабаркода и возможные пути их преодоления. Анализ накопленных на данный момент данных позволяет сделать следующие выводы:

1. Доступные сейчас универсальные праймеры для гена Cox1 позволяют эффективно амплифицировать как участок этого маркера, пригодный для секвенирования по Сэнгеру, так и участок, пригодный для секвенирования следующего поколения, однако для некоторых групп необходим дизайн специфических праймеров.

2. Анализ коротких последовательностей Cox1 Amoebozoa существенно затруднен тем, что в выравниваниях этого маркера филогенетический сигнал теряется уже на уровне рода. Поэтому определение положения в дереве новых последовательностей, в том числе из природных сообществ, весьма затруднено. Для решения этой проблемы мы предлагаем определять положение метабаркодов Cox1 на референсном дереве, построенном на основе длинного двухгенного выравнивания 18S рРНК и Cox1.

3. Необходима доработка референсной базы данных последовательностей Cox1. Использование в качестве таковой базы данных NCBI/GenBank затруднено тем, что почти четверть последовательностей Amoebozoa в этой базе имеют статус “Unverified” в силу возможного распространения посттранскрипционного редактирования этого маркера у амeб. Это исключает их из автоматического поиска и анализа с использованием стандартных инструментов.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФ № 20-14-00181 с использованием оборудования центра коллективного пользования «Таксон».

# НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ИЗУЧЕНИЮ ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ РОДА *DAREVSKIA* ARRIBAS, 1999

А.В. Лищук<sup>1</sup>, И.В. Доронин<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет,

<sup>2</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Изучение посткраниального скелета ящериц – важная составляющая в исследованиях систематики лацертидных ящериц (*Lacertini*) (Arnold et al., 2007; Arribas et al., 2013, 2022). Оно может дать информацию не только по внутри- и межвидовой изменчивости, но и быть успешно применено для решения вопросов филогении (Conrad, 2008; Gauthier et al., 2012). Так, для обоснования самостоятельного родового статуса скальных ящериц, включаемых ранее в подрод *Archaeolacerta* Mertens, 1921, был использован набор из 70 признаков, 28 из которых относились к характеристике скелета, а основным диагностическим признаком было указано число позвонков (27–28 у самцов и 28–29 у самок) (Arribas, 1997, 1999).

К настоящему времени недостаточно изучены половой диморфизм и возрастная изменчивость многих признаков скелета скальных ящериц. Для ряда таксонов рода анатомо-морфологическая характеристика скелета отсутствует вовсе.

Применение рентгенографии позволило нам в короткие сроки обработать 537 особей из коллекции Зоологического института РАН, принадлежащих 7 видам комплексов *Darevskia (caucasica)* и *Darevskia (saxicola)*. Их систематика в последнее десятилетие подвергается значительным изменениям (Доронин и др., 2021; Kukushkin et al., 2021). Данный метод был использован для изучения количественных (число пресакральных позвонков, количество последних пресакральных позвонков с короткими ребрами) и качественных (тип формы отростков хвостовых позвонков, реберная формула, наличие окостеневающих ребер при третьем позвонке, форма ребер шестого позвонка) характеристик. Важно отметить, что в работе были использованы типовые экземпляры (голотипы, паратипы, лектотип, неотип), топотипы и сборы, сделанные максимально близко к типовым местонахождениям всех таксонов обозначенных комплексов. В результате на больших сериях были получены репрезентативные данные для каждого вида, а также выявлены редко встречаемые аномалии (в реберной формуле,

крепление грудины и ребер). Особое внимание уделено характеристике посткраниального скелета предположительно гибридной популяции *Darevskia caucasica* × *D. saxicola* и вида – *D. alpina*.

Работа выполнена в ЦКП «Таксон» с использованием коллекций ЗИН РАН и при поддержке гранта РФФИ № 22-24-00079.

## **ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТОМОГРАФА NEOSCAN N80 (ЦКП «ТАКСОН» ЗИН РАН) ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ЗООЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ**

**Д.А. Мельников**

В период с июля 2022 г. по март 2023 г. мною было проведено более 30 сеансов работы на томографе Neoscan N80 общей продолжительностью около 155 часов. Всего было отсканировано свыше 100 различных зоологических объектов и их частей в рамках совместных проектов с сотрудниками ЗИН РАН и других учреждений. Предмет изучения – строение черепа агамовых ящериц рода *Pseudotrapelus* Fitzinger, 1843 и систематика рода (собственные исследования); автотомия и регенерация хвоста и развитие остеодерм ящериц семейств Agamidae, Anguillidae, Leiosauridae, Liolaemidae, Opluridae, Phrynosomatidae и Scincidae (Н.Б. Ананьева – ЗИН РАН; Г.О. Черепанов – СПбГУ; Д.А. Гордеев – Волгоградский государственный университет (ВолГУ); бицефалы *Testudo graeca* (Linnaeus, 1758) (Н.Б. Ананьева – ЗИН РАН; Д.А. Гордеев – ВолГУ); аномалии развития осевого скелета и внутривидовая изменчивость количества позвонков тритонов рода *Lissotriton* Bell, 1839 (Salamandridae) (Д.В. Скоринов, С.Н. Литвинчук – ЦИН РАН); аномалии развития скелета лягушек рода *Pelophylax* Fitzinger, 1843 (Ranidae) (Д.А. Гордеев – ВолГУ); строение субэлитральной полости жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) рода *Blaps* Fabricius, 1775 (И.А. Чиграй – ЗИН РАН); строение черепов, блоков костей черепа и отдельных костей палеогеновых морских черепах Cheloniidae indet., *Argillochelys* sp., *Eochelone* sp., *Itilochelys rasstrigin* Danilov et al., 2010, *Puppigerus camperi* (Gray, 1831), черепах-трионихид Trionychidae indet. и “*Trionyx*” *ikoviensis* Danilov et al., 2011 (И.Г. Данилов – ЗИН РАН, Е.А. Звонков – Луганск); строение черепа и морфология отдельных костей базальной среднеюрской черепахи *Heckerochelys romani* Sukhanov, 2006 (Heckerochelyidae) (И.Г. Данилов, Е.М. Образцова – ЗИН РАН).



По итогам томографирования и обработки полученных изображений были получены следующие результаты: 1) выявлены диагностические признаки строения черепа (форма лобной и теменной костей, длина и форма ретроартикулярных отростков челюстной кости), отличающие новый вид *Pseudotrapelus* из центральной Аравии от всех остальных видов этого рода (готовится описание нового вида с использованием данных томографии в журнал Diversity: Special Issue “Herpetofauna of Euraisa”); 2) изучены особенности развития остеодерм и связь этого процесса с процессом регенерации хвоста у сцинковых ящериц, впервые показано принципиальное сходство морфологии и микроструктуры оригинальных и регенерированных остеодерм, прослежен процесс развития комплексных остеодерм в ходе регенерации хвоста щиткового сцинка *Eurylepis taeniolata* Blyth, 1854 после автотомии (рукопись подана в Journal of Developmental Biology); 3) установлены особенности строения субэлитральной полости у *Blaps*, она имеет значительный объем и сопоставима с объемом брюшной полости (данные вошли в кандидатскую диссертацию И.А. Чиграя); 4) выявлены особенности строения скелета аномальной озерной лягушки с «культёй» передней конечности и костным выростом в области грудины (готовится описание комплексной аномалии в Russian Journal of Herpetology); 5) получены данные о строении скелета аномального экземпляра (бицефалия) *T. graeca* из герпетологической коллекции ЗИН РАН, они сопоставлены с выявленным ранее случаем бицефалии у того же вида из Дагестана (готовится описание для публикации в Russian Journal of Herpetology); 6) обнаружены аномальные экземпляры тритонов из Абхазии (*Lissotriton lantzi*) и Турции (*L. schmidtleri*), характеризующиеся наличием «шейных ребер»; 7) получены данные о строении внутренней части черепа вымерших трионихид и морских черепах; 8) установлена форма зуба крупного позвоночного, застрявшего в пластинке панциря вымершей морской черепахи. Томографические данные хорошо дополняют уже имеющиеся рентгенологические (*Lissotriton*) и гистологические (*Scincidae*), а также дают самостоятельные результаты по внутреннему строению зоологических (*Pseudotrapelus*, *Pelophylax*, *Blaps*) и палеонтологических объектов.

В докладе также будут освещены технические вопросы работы на томографе Neoscan N80: загруженность и ресурс прибора; максимальные размеры образца; сложности сканирования некоторых образцов; подготовка образцов к сканированию; «пробивная способность» томографа; максимальное увеличение; неисправность (?) томографа;

контейнеры для сканирования (ПЭТ бутылки, трубочки из ПЭТ бутылок, дентальный воск, кинетический пластилин); оригинальный и неоригинальный софт для реконструирования и визуализации данных томографа; проблема параллельного запуска нескольких процессов в оригинальном софте Neoscan; проблема хранения и дальнейшей обработки данных.

Работа выполнена в ЦКП «Таксон» с использованием коллекций ЗИН РАН в рамках государственного задания № 122031100282-2.

## **ФИЛОГЕНИЯ И ВРЕМЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА CYLAPINAE (INSECTA: HETEROPTERA: MIRIDAE)**

**А.А. Намятова, В.Д. Тыц**

Подсемейство Cylapinae – группа клопов-слепняков (Miridae), обитающая в основном в субтропиках и тропиках. Ее представители по большей части живут в подстилке или под корой деревьев. Многие виды Cylapinae редки в коллекциях, и часто представлены небольшими сериями или одиночными экземплярами. Подсемейство на данный момент включает пять триб: Bothriomirini, Cylapini, Fulviini, Rhinomirini и Vaniini. В его состав иногда также помещают подсемейство Psallopinae в виде трибы. Все эти группы морфологически очень разные, и есть обоснованные сомнения в том, что Cylapinae представляет собой монофилетическую группу. На данный момент не существует ни одной работы по филогении этого подсемейства. Еще одна особенность Cylapinae заключается в том, что существует относительно много ископаемых представителей этой группы, и их можно использовать для датировки ветвей филогении. Ранее было показано, что слепняки произошли в конце юрского периода или начале мелового периода, однако достоверные анализы с датировками внутри Miridae отсутствуют. Таким образом, цель нашего исследования – провести филогенетический анализ Cylapinae с помощью морфологических и молекулярных данных, а также датировать получившуюся молекулярную филогению с помощью ископаемых.

Сначала был проведен анализ молекулярных данных (COI, 16s rRNA, 18s rRNA, 28s rRNA) с помощью RAxML и MrBayes. В анализ вошли представители всех триб Cylapinae, а также представители

других подсемейств Miridae. Мы создали два выравнивания. Первое включало 78 представителей и все доступные последовательности, включая оригинальные данные и данные из Генбанка. Для второго выравнивания мы исключили представителей, у которых было много отсутствующих данных в выравнивании, поскольку большое количество пропусков может влиять на топологию и поддержки. Туда вошли 65 представителей клопов-слепняков. Далее мы датировали полученные филогении с помощью 10 ископаемых в Beast. Мы подробно изучили морфологию группы, создали матрицу с признаками и провели филогенетический анализ на основе морфологических данных в Winclada и TNT. В этот анализ мы включили дополнительно 21 вид Cydarinae, для этих таксонов молекулярные данные отсутствуют, и, наконец, мы совместили молекулярные и морфологические данные и провели комбинированный анализ с помощью MrBayes.

Результаты анализов свидетельствуют о том, что подсемейство Cydarinae и две его самые большие трибы, Cydarini и Fulviini, немонофилетичны: некоторые представители Cydarinae ближе к Vanniini, а другие – к Bothriomirini. Триба Fulviini разбивается, по крайней мере, на две несестринские клады. Результаты молекулярного анализа с 65 таксонами, морфологического анализа и комбинированного анализа показывают, что Bothriomirini, Cydarini, Rhinomini и Vanniini формируют кладу с представителями других подсемейств Miridae. Датированная филогения показывает, что большие клады уровня триб и выше, распространенные на разных материках, произошли в меловом периоде или палеогене (41–127 Mya). Более мелкие азиатские группы произошли также на границе мезозоя и кайнозоя (25–95 Mya). Австралийские группы видов произошли в кайнозое (15–62 Mya). Результаты также показывают, что два космополитических рода, *Peritropis* и *Psallops*, довольно древние и, возможно, произошли еще до того, как части Гондваны полностью разошлись (22–72 Mya).

Работа поддержана грантом РФФИ № 20–04–01040 А.

# СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ БЕЛОМОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ *PERINGIA ULVAE* И *ECROBIA VENTROSA* (HYDROBIDAE) ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД: МНОГОЛЕТНЕЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

К.Е. Николаев, Д.А. Аристов, И.А. Левакин, К.В. Галактионов

Моллюски *Peringia ulvae* (Pennant, 1777) и *Ecrobia ventrosa* (Montagu, 1803) являются важным компонентом литоральных экосистем умеренных и субарктических морей Европы, зачастую играя ключевую роль в поддержании структуры литоральной экосистемы. Для *P. ulvae* and *E. ventrosa* характерна высокая нестабильность структуры популяции, вызванная быстрым откликом на изменения факторов внешней среды как абиотических, так и биотических, в том числе на паразитарный пресс. Кроме того, эти моллюски обладают богатой фауной дигеней, насчитывающей около 50 видов. Исследования зараженности гидробиид дигеней (Trematoda, Digenea) весьма многочисленны, в том числе в разных морях прослежена сезонная динамика их заражения партенитами различных видов трематод. Однако продолжительность наблюдений, на которых базируются все эти исследования, не превышала 1–3 лет. В результате показано, что сезонные изменения зараженности гидробиид партенитами трематод испытывают существенные межгодовые вариации, вследствие чего сложно построить обобщенные тренды сезонной динамики зараженности моллюсков.

В настоящем исследовании нами проанализированы сезонные изменения зараженности гидробиид *P. ulvae* и *E. ventrosa* группировками партенит трематод с различными типами жизненных циклов (триксенным, диксенным и моноксенным) в условиях литорали субарктического Белого моря. Материалом послужили данные 20-летнего мониторинга зараженности популяций этих моллюсков с использованием обобщенных аддитивных моделей (GAM), которые с успехом применяются для описания и анализа долговременных и сложных трендов. В результате для вовлеченных в анализ видов дигеней удалось построить обобщенные тренды сезонной динамики зараженности моллюсков и сезонных изменений зрелости группировок партенит в моллюсках-хозяевах, и были вычленены некоторые общие и специфические черты в сезонной динамике зараженности гидробиид группировками партенит разных видов дигеней. В целом подтвердилась ранее отмеченная многими авторами приуроченность созревания трансмиссивных стадий паразитов

(церкарий и метацеркарий) к теплomu сезону. Это особенно значимо для исследованного субарктического региона, где возможность для трансмиссии (окно трансмиссии) ограничена 3–4 месяцами в году, но основные события, связанные с заражением второго промежуточного хозяина церкариями, реализуются на протяжении примерно одного летнего месяца. При этом группировки партенит присутствуют в составе заражения моллюсков круглый год. Продолжительность жизни моллюска-хозяина – еще один важный фактор, влияющий на ход сезонной динамики зараженности популяции моллюсков. У живущих не более 2 лет *E. ventrosa*, имеющих фактически один теплый сезон для заражения дигенейми, сезонные изменения зараженности протекают иначе, чем у живущих более 3 лет *P. ulvae*.

Резюмируя можно заключить, что хорошо известное общее положение о росте зараженности дигенейми первых промежуточных хозяев в теплый сезон в регионах с выраженной сезонностью климата нуждается в конкретизации применительно к разным видам этих паразитов с разными типами жизненных циклов и разными взаимоотношениями в формируемых ими с моллюском-хозяином паразит-хозяинных системах. Это следует принимать в расчет при оценке влияния на трансмиссию дигеней экосистемных трансформаций, в том числе и ассоциированных с происходящим изменением климата, которое наиболее сильно выражено в высоких широтах.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ № 18-14-00170 и в рамках государственных заданий № 122031100260-0 и № 122031100283-9.

## **ПРОСТАЯ И НЕДОРОГАЯ МЕТОДИКА ФЛУОРЕСЦЕНТНОЙ ОКРАСКИ МЫШЦ И ДРУГИХ АНАТОМИЧЕСКИХ СТРУКТУР**

**А.А. Петров, Е.В. Солдатенко**

Флуоресцентная окраска мышц и других анатомических структур на тотальных препаратах кутикулярных животных (особенно, членистоногих) обычно затруднена из-за слабой проницаемости кутикулы, которая препятствует проникновению флуоресцентных красителей внутрь тканей. Еще одним существенным фактором, ослабляющим флуоресцентный сигнал и затрудняющим окраску, является сильная пигментация, часто характерная для тканей кутикулярных животных.

Разработанная нами методика окраски позволяет в значительной степени преодолеть эти проблемы и получить трехмерные изображения мускулатуры и некоторых других тканей с использованием эпифлуоресцентной или конфокальной микроскопии, не применяя дорогие флуоресцентные красители.

Методика основана на способности гвоздичного масла избирательно связываться с определенными тканями и клеточными органеллами и давать стабильную флуоресценцию при облучении лазером при длине волны 488 нм. Протокол окраски очень прост и не требует дорогостоящих реактивов. Животных фиксируют в 70% спирте или 4% формальдегиде, затем обезвоживают в серии спиртов и заключают в гвоздичное масло под покровное стекло. Для дополнительного просветления тканей сильно пигментированных животных используется 30% пероксид водорода, в котором животных выдерживают в течение 1–6 дней (в зависимости от размера и степени пигментированности животных).

Методика показала прекрасные результаты на всех основных группах членистоногих, а также на некоторых моллюсках и кольчатых червях. Помимо мускулатуры, которая хорошо окрашивалась у всех животных, достаточно яркая флуоресценция у различных животных наблюдалась также в клеточных ядрах (особенно у ракообразных), гонадах, железах и в органах пищеварительной и нервной систем. На других группах беспозвоночных (кишечнополостные, плоские черви, немуртины, коловратки, нематоды и тихоходки) аналогичных результатов добиться не удалось, так как гвоздичное масло равномерно красило все ткани, не позволяя получать четкие изображения отдельных анатомических структур.

Метод флуоресцентной окраски гвоздичным маслом имеет целый ряд преимуществ по сравнению с окраской мышц флуоресцентными красителями, такими как фаллоидин. Гвоздичное масло обладает высокой проникающей способностью, прекрасно просветляет непрозрачные ткани и малочувствительно к выгоранию под действием лазерного излучения. Дополнительным преимуществом методики является возможность, по крайней мере, в некоторых случаях использовать для окраски длительно хранящиеся в спирте музейные экземпляры.

Работа выполнена в рамках государственных заданий № 122031100275-4 и № 122031100281-5.

## ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ РОЗЕТКОВИДНЫХ И БОЧЕНКОВИДНЫХ ГЛОТОК RHABDOCOELA (PLATHELMINTHES)

О.И. Райкова, Е.А. Котикова

В традиционной классификации турбеллярий строение глотки считалось определяющим признаком отрядов и подотрядов. Выделяли три основных типа глоток: простая, складчатая и массивная. В рамках последнего типа описаны несколько подтипов: а) изменчивая глотка, встречающаяся у *Lecithoepitheliata* и *Prolecithophora Separata*; б) розетковидная глотка, характерная для *Rhabdocoela Typhloplanida* и некоторых *Neodermata*; в) боченковидная глотка, характерная для *Rhabdocoela Dalyellida* и большинства *Neodermata*.

Такая классификация глоток оставалась неизменной более полувека, но не так давно прояснилась внутренняя филогения *Plathelminthes* (Laumer et al., 2015) и детальная филогения *Rhabdocoela* (Van Steenkiste et al., 2013), где гомологизация глоток напрямую связана с проблемой происхождения паразитических плоских червей. В классической системе Элерса (Ehlers, 1985) боченковидные глотки считались синапоморфией *Rhabdocoela Dalyellida* и *Neodermata*, но молекулярная филогения развела эти группы по разным ветвям древа. Соответственно, наша главная задача – проверка гомологии разных типов глоток с последующим их переопределением.

Мы начали с вопроса, гомологичны ли розетковидные глотки даже в пределах *Rhabdocoela*? С помощью иммуногистохимии, окрашивания фаллоидином и конфокальной микроскопии мы сравнили мускулатуру и иннервацию глоток у представителей двух сестринских групп *Rhabdocoela*: *Dalytyphloplanida* (*Castrada hofmanni*) и *Kalyptorhynchia* (*Gyratrix hermaphroditus*). Оказалось, что у этих подотрядов глотки имеют характерный набор общих признаков (наличие сфинктера с набором радиальных мышц; двухслойный состав как внутренней, так и наружной стенки глотки из внутреннего кольцевого и наружного слоя продольных мышц; наличие радиальных мышц, соединяющих внутреннюю и наружную стенки глотки, наличие мышц-ретракторов, иннервация глотки внутренним и наружным слоями FMRF-амид иммунореактивных нервных волокон, ассоциированных с 1–2 парами нейронов глотки). Мы заключаем, что розетковидные глотки действительно гомологичны в пределах *Rhabdocoela*.

Чтобы проследить пути перехода от розетковидных глоток к боченковидным, мы исследовали боченковидные глотки трех представителей *Dalotyphloplanida* (*Gieysztoria expedita*, *Castrella truncata* и *Microdalyellia picta*). Подтвердилась их гомология и происхождение от розетковидных глоток в пределах этой группы. Переход к боченковидной форме осуществлялся за счет следующих морфологических преобразований: а) расширения внутреннего канала глотки; б) усиления кольцевых мышц канала глотки; в) усиления радиальных (септальных) мышц глотки и увеличения их количества. Именно они создают основную мышечную массу боченковидной глотки.

В дальнейшем необходимо сравнение боченковидных глоток в более отдаленных группах, особенно глоток *Rhabdocoela*, *Prolecithophora* и *Neodermata*.

## СТВОЛОВЫЕ НЕМАТОДЫ РОССИИ И БЕЛАРУСИ: ФАУНА, ФИЛОГЕНИЯ, ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ, ПАТОГЕННОСТЬ

А.Ю. Рысс<sup>1</sup>, С.А. Субботин<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН,

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН,

<sup>3</sup>*Plant Pest Diagnostic Centre, California Department of Food and Agriculture,  
Sacramento, USA*

Паразитические нематоды, обитающие в древесине и коре – возбудители вилта и суховершинности хвойных и лиственных деревьев. В 2014–2022 гг. в ходе нематологического мониторинга, проведенного в различных регионах России и Беларуси, взрослые особи и ювенильные особи нематод были собраны с древесины, коры и жуков-переносчиков. Используя интегративный подход (традиционные морфологические таксономические признаки в сочетании с молекулярными критериями), мы идентифицировали в исследованных образцах более 20 видов нематод, включающих виды фитопатогенных родов, а также энтомопаразитов, которые могут быть использованы для технологий биоконтроля насекомых – переносчиков трансмиссивных очаговых эпифитотий. Для видов со сложным циклом идентифицированы энтомохорные трансмиссивные стадии (дауеры). Приведены морфологические описания и молекулярная характеристика *Bursaphelenchus zvyagintsevi* sp. n., относящегося к



группе *Abietinus*, и *B. michalskii*, относящегося к группе Eggersi. Находки *Aphelenchoides heidelbergi*, *Bursaphelenchus eremus*, *B. michalskii*, *Deladenus posteroporus*, *Diplogasteroides nix* и *Laimaphelenchus hircanus* являются новыми для России. Филогенетические отношения изученных видов были реконструированы с использованием сегментов расширения D2–D3 анализа последовательности гена 28S рРНК. Дан обзор предыдущих находок столовых нематод России. Полученные данные важны для картирования очагов патогенных паразитов растений и поиске нематод – агентов биоконтроля насекомых-переносчиков фитопатогенных инфекций.

Исследование поддержано грантом РФФИ № 20-04-00569 и выполнено в рамках государственного задания № 122031100260-0. Материалы (живые культуры и постоянные коллекционные препараты) депонированы в УФК ЗИН РАН.

**ДАРИТЕЛИ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ  
ИМПЕРАТОРСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК ПО РАБОТЕ  
А.А. ШТРАУХА К 50-ЛЕТИЮ МУЗЕЯ (1832–1882 ГГ.)**

**Н.В. Слепкова**

В 2022 г. исполнилось 190 лет Зоологическому институту РАН. Датой его основания (с подачи академика А.А. Штрауха) считается 4 июня 1832 г. История сосчитана от возникновения Зоологического музея Императорской Академии наук на базе зоологических коллекций Кунсткамеры. Формирование коллекций музея и института не раз становилось предметом изучения, однако попытку составления указателя всех сборщиков и дарителей до сих пор никто не предпринимал. Вместе с тем возможности поиска сведений о коллекторах с развитием интернета многократно возросли, что дает надежду получить представление о том, кто они, как менялся их состав, каков был круг их профессиональных интересов и т.п.

В настоящей работе нами была предпринята предварительная попытка проанализировать список лиц и организаций, приведенных Штраухом в работе 1889 г. «Зоологический музей ИАН. 50 лет его существования» в качестве дарителей. Штраух составил его на основании данных протоколов заседаний Физико-математического отделения. Среди дарителей упомянуты государственные органы Российской империи, включая министерство народного просвещения, внутренних дел (меди-

цинский департамент), императорского двора, иностранных дел, Гатчинское дворцовое правление, Царскосельское городское управление, Канцелярию иркутского губернатора. Отмечены также Императорское общество испытателей природы в Москве, Акклиматизационный комитет Московского общества сельского хозяйства, Императорское Русское общество акклиматизации животных и растений, Императорское русское географическое общество и (отдельно) его Сибирское отделение, Императорское вольное экономическое общество. В списке присутствуют торговые компании: Российско-Американская компания и ее правление, Британская Ост-Индская компания, а также музеи: Смитсоновский институт в Вашингтоне, Императорский ботанический сад.

Количество людей, вовлеченных в создание коллекции в 1832–1882 гг. в качестве дарителей, насчитывает более 200 человек. Несмотря на то, что список Штрауха подчас не содержит инициалов дарителей, он часто имеет некоторые подсказки, указывающие на род занятий или чин дарителя, позволяющие с высокой степенью вероятности идентифицировать упомянутое лицо. За немногими исключениями список из Штрауха удастся превратить в список с именами и отчествами (а часто) и с биографическими сведениями, определить, в каком министерстве служил тот или иной даритель, и обобщить эти данные.

## **БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ КАСПИЙСКОГО МОРЯ**

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

Биологическое разнообразие Каспийского моря высокое. По современным данным, здесь обитает порядка 550 видов свободноживущих беспозвоночных и рыб.

В Каспии наибольшее биологическое разнообразие дают рыбы и ракообразные. На их долю приходится 2/3 всех современных видов. Благодаря очень хорошим осморегуляторным способностям, они способны жить в очень широком диапазоне соленостей: от пресной воды до соленой.

Под биологическими ресурсами обычно понимается совокупность организмов, которые могут быть использованы человеком прямо или косвенно для потребления, т.е. вовлечены в хозяйственную деятельность и представляют важную часть сырьевого потенциала

страны. Многие другие виды могут быть связаны с ресурсными видами через межвидовые взаимоотношения и обеспечивают стабильное существование экосистем. Обе категории видов представлены в донных и пелагических сообществах Каспийского моря и вовлечены в хозяйственную деятельность человека. В XX веке вселение человеком промысловых и кормовых водных организмов увеличило биологические ресурсы этого водоема. Из промысловых рыб были вселены 2 вида кефалей, а из кормовых беспозвоночных – полихета *Hediste diversicolor* и моллюск *Abra segmentum*. Биоресурсы Каспия имеют высокую экономическую ценность, и важнейшим из них являются рыбы. Также используются ракообразные и тюлень.

Аборигенная ихтиофауна бассейна Каспийского моря насчитывает 162 вида и подвида и характеризуется высокой эндемичностью. Эндемиками являются 100 видов и подвидов. Полностью эндемичны все сельдевые (*Clupeidae*) – проходные и морские сельди *Alosa*, кильки *Clupeonella*, а также большинство видов бычковых (*Gobiidae*) рыб. Немало эндемиков и среди представителей других семейств.

В недалеком прошлом на Каспии ежегодно добывалось 500–600 тыс. т рыбы, причем основу улова составляли осетровые, белорыбица, проходные и морские сельди, судак, лещ, сазан, вобла, сом, жерех, кутум и др. С 1950-х гг. гидростроительство, внутригодовое перераспределение стока рек, забор воды на орошение и хозяйственные нужды, загрязнение вод привели к ухудшению условий воспроизводства ценных видов рыб, сокращению их запасов и уловов. В 1990-е гг. из-за браконьерства и снижения объемов искусственного воспроизводства снизилась численность всех видов осетровых рыб, каспийского лосося, белорыбицы, храмули, шемаи, усача и рыбца. Они, особенно осетровые и лососевые, находятся под угрозой исчезновения.

Начиная с 1950-х гг., в целях компенсации недолова ценных промысловых рыб, резко активизировался промысел кильки в среднем и южном Каспии. Произошло замещение уловов ценных видов рыб килькой. Сейчас запасы кильки в Каспийском море находятся в критическом состоянии. Многие авторы видят причину снижения уловов кильки в появлении в Каспийском море ее конкурента – случайно занесенного гребневика *Mnemiopsis leidyi*.

Этот новый вид может быть причиной сокращения кормовой базы кильки и поедания ее икры и мальков.

Из обитающих в Каспии беспозвоночных используемым человеком биологическим ресурсом являются раки *Astacus leptodactylus*, *Caspia-*

*stacus pachypus* и галофильный рачок *Artemia*, добыча цист которого ведется на гиперсоленом заливе Кара-Богаз-Гол.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 122031100274-7.

## УЛЬТРАСТРУКТУРА СПЕРМАТОЗОИДОВ ПРЕСНОВОДНЫХ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ

**Е.В. Солдатенко, А.А. Петров**

Цель настоящей работы состояла в исследовании ультраструктуры сперматозоидов для выделения синапоморфий, которые могут характеризовать таксоны разного ранга в пределах группы пресноводных легочных моллюсков (*Hygrophila*). Морфология и ультраструктура сперматозоидов была подробно исследована у 37 видов из 22 родов *Hygrophila*. Для этой группы, как и для большинства остальных *Heterobranchia*, характерны сперматозоиды, включающие четыре отдела: головку, средний отдел, гликогеновый отдел и хвост. Головка сперматозоидов большинства *Heterobranchia* содержит удлиненное ядро и акросому, состоящую из конического пьедестала и апикального пузырька. Средний отдел намного длиннее остальных отделов сперматозоида и содержит митохондриальную производную, внутри которой проходит один или несколько гликогенсодержащих спиральных тяжей (гликогеновых спиралей). Поверхность среднего отдела обычно несет один или несколько спиральных гребней.

Сравнительное исследование ультраструктуры сперматозоидов на сегодняшний день показало, что представители надсемейства *Lymnaeoidea*, включающего подавляющее большинство *Hygrophila*, имеют сперматозоиды с двумя признаками, которые могут являться синапоморфиями этой группы: полым акросомальным пьедесталом и несколькими гликогеновыми спиральями в митохондриальной производной. Единственным исключением в пределах *Lymnaeoidea* является *Acroloxus lacustris* (и, вероятно, всё сем. *Acroloxidae*), который имеет сперматозоиды с неполым (равномерно электронно-плотным) пьедесталом и одной гликогеновой спиралью. Отсутствие центральной полости в акросомальном пьедестале и одна гликогеновая спираль характерны для большинства *Heterobranchia*. Присутствие этих плезиоморфных признаков у *A. lacustris* указывает на то, что акролоксиды отделились от общего ствола раньше других *Lymnaeoidea*, и этот вывод

хорошо согласуется с последними данными молекулярной филогении. Уникальным признаком сперматозоидов акролоксид является также необычайно длинное ядро (около 1/3 длины клетки), существенно превышающее по длине ядра сперматозоидов всех других исследованных Heterobranchia.

Представители Lymnaeioidea с полым пьедесталом делятся на две группы по характеру и морфологии материала, содержащегося в центральном канале пьедестала: у одних видов содержимое канала представлено разрозненными гранулами или неупорядоченными тяжами электронно-плотного материала, у других базальная часть канала заполнена компактной электронно-плотной массой («акросомальной пробкой»). Первый вариант, вероятно, является плезиоморфным или синапоморфным состоянием для всех Lymnaeioidea, тогда как второй, характерный для подсемейств (семейств) Planorbinae и Segmentininae, очевидно представляет собой синапоморфию клады, объединяющей эти две сестринские группы.

Акросомальный комплекс Planorbinae имеет более сложную структуру, чем у Segmentininae; у первого основание пьедестала отделено от апикального кончика ядра электронно-светлой везикулой, которая отсутствует как у Segmentininae, так и у всех остальных исследованных Hygrophila. Сперматозоиды Segmentininae имеют характерные только для них особенности: ядро с широким бочонковидным основанием и тонкой апикальной частью и сближенные параллельные гликогеновые спирали в среднем отделе.

Работа выполнена в рамках государственных заданий № 122031100275-4 и № 122031100281-5.

## ФИЛОГЕНИЯ ДОМОВОГО СЫЧА *ATHENE NOCTUA* (SCOPOLI, 1769): ТРИ В ОДНОМ

И.Ю. Стариков<sup>1,2</sup>, М. Винк<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Институт фармацевтики и молекулярных биотехнологий,  
Гейдельбергский университет, Германия

Домовый сыч *Athene noctua* – небольшая сова, широко распространённая в умеренной зоне Европы и Средиземноморье, в степях, пустынях и горах азиатской Палеарктики, Северной и Восточной Африки. В настоящее время основные таксономические листы признают

13 подвидов этого таксона (Holt et al., 1999; Dickinson, Remsen, 2013; Clements et al., 2019; Gill et al., 2022). Однако систематика домового сыча недостаточно прояснена и противоречива; в специализированных исследованиях некоторые из подвидов иногда предлагаются как самостоятельные виды (Wink, Heidrich, 1999; König, Weick, 2008); валидность отдельных подвидов ставится под сомнение и, наоборот, один из подвидов, сведённый в современных списках в синонимы, рассматривается как валидный (Glutz von Blotzheim, Bauer, 1980; Mebs, Scherzinger, 2000; Приклонский, 2001). Ситуация усложняется благодаря разнице в подходе определения границ конкретных подвидов, расширению ареала вида за последние десятилетия и наличию промежуточных форм.

64 образца от семи ныне признаваемых подвидов из коллекций Института фармацевтики и молекулярных биотехнологий Университета Гейдельберга, Зоологического музея МГУ, Венгерского музея естественной истории, а также собранные авторами, были генотипированы (митохондриальные Cyt b, COI и ядерные RAG-1, LDH маркеры), ещё два подвида добавлены из генетических баз данных. На основе полученных последовательностей построены филогенетические деревья посредством байесова анализа, методов максимального правдоподобия и ближайшего соседа, также проведён популяционно-генетический анализ.

Расхождение различных форм домового сыча началось в плиоцене. Большинство митохондриальных гаплотипов хорошо разделяются географически. Две формы (европейская *vidalii*, занимающая наиболее базальную позицию, и дальневосточная *plumipes*) далеко отстоят от остальных, включая номинативный подвид. Генетические дистанции значительно превосходят таковые, принятые для видового разграничения у сов (Wink et al., 2008) и других птиц. Гаплогруппа исследованных африканских подвидов также отличается от основной клады, но их положение ближе, чем у вышеупомянутых форм. В то же время ближневосточная раса *lilith*, напротив, не имеет значимых отличий от соседних подвидов домового сыча *sensu stricto* и не должна рассматриваться отдельно, как предполагалось прежде. Изучение разнообразия гаплотипов и расчёт тестов нейтральности показали, что современные популяции *A. noctua* распространились в недавнем прошлом, это может быть связано с последними оледенениями. Анализ генетических и ископаемых данных этого комплекса и других представителей рода предполагает роль Средиземноморья как главного рефу-

46

гиума и центра видообразования для *Athene*. Обсуждается современная систематика всех описанных ныне живущих и вымершей (*lunellensis*) форм, предложены новые таксономические изменения.

Работа частично поддержана грантом «Глобальное образование» № 101, 2015 и выполнялась в рамках государственного задания № 122031100282-2.

## **ОСОБЕННОСТИ РЕГЕНЕРАЦИИ АННЕЛИД *PLATYNEREIS DUMERILII* И *PYGOSPIO ELEGANS***

**В.В. Старунов<sup>1</sup>, Е.Л. Новикова<sup>1,2</sup>, З.И. Старунова<sup>1</sup>, К.В. Шунькина<sup>1</sup>**

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

<sup>2</sup>*Санкт-Петербургский государственный университет*

Процессы регенерации аннелид являются объектом активного и всестороннего изучения. Одной из важнейших задач при исследовании регенерации является сопоставление морфологических, цитологических и молекулярных аспектов. Нами проведено исследование восстановительных процессов у двух видов аннелид, имеющих разные восстановительные потенции: *Platynereis dumerilii* (Nereididae) и *Pygospio elegans* (Spionidae).

Чтобы установить конкретные сходства и различия в ходе репаративных процессов у аннелид с различными репаративными возможностями, мы провели морфологическое исследование регенерационных процессов. Гистологический анализ показал значительное сходство общего хода начальных процессов регенерации у обоих видов. Тем не менее конкретные детали регенеративных процессов различаются. С использованием антител к ацетилированному тубулину, серотонину, FMRFамиду, гистамину и гамма-аминомасляной кислоте (ГАМК) мы провели исследование строения и регенерации нервной системы *P. elegans*. Скорость восстановления различных частей нервной системы не одинакова. Предположительно выявленные различия могут соответствовать различиям в динамике развития данных компонентов нервной системы в личиночном развитии.

С помощью экспериментов по включению EdU было показано, что в мезодермальных компартаментах абдоминального и хвостового отделов *P. elegans* расположены клетки, включающие метку и обнаруживаемые в дальнейшем в растущих регенератах. Паттерны экспрессии генов-маркеров недифференцированных клеток (*Pele-vasa*,

*Pele-piwi1*, *Pele-piwi2*) в целом совпадают с распределением делящихся клеток и также обнаруживаются в мезодермальных компартментах сегментов, кроме грудного отдела тела.

Методом TUNEL была показана активация апоптотических процессов в передних и задних сайтах регенерации *P. elegans* и *P. dumerilii*, максимум которой приходится на 1–2 дня после ампутации. К трем дням после операции количество апоптотических клеток сокращается, кроме задних регенератов *P. dumerilii*, где не происходит восстановления головного конца, и апоптотические процессы продолжают.

Проведен подробный анализ генов, кодирующих компоненты Hh-сигналинга у двух исследуемых аннелид. В регенерационных транскриптомах обнаружены практически все компоненты Hh-сигналинга, ранее найденные у позвоночных. Для *P. dumerilii* была показана экспрессия генов *Pdum-Hh*, *Pdum-Ptc*, *Pdum-Smo* и *Pdum-Gli* в личиночной глотке и пальпах, в задней кишке и мезодерме молодых сегментов. В ходе регенерации экспрессия генов выявляется при восстановлении этих областей.

Также мы изучили экспрессию гена *Pele-notum*, который кодирует белок-антагонист белку *wnt1*. Паттерн экспрессии *notum* демонстрирует некоторую комплементарность с паттерном экспрессии *wnt*. В рамках поиска других генов, способных задавать позиционную информацию в теле животных, мы обратили внимание на *paraHox* ген *caudal (cad)* и *Hox* ген *Post2*. В ходе регенерации оба гена активируются в задней части червя и не работают в головном отделе. Также мы клонировали ген *Pele-Hox4*, относящийся к группе срединных *Hox*-генов. В ходе регенерации примерно через сутки после ампутации транскрипт интенсивно маркирует растущие зачатки грудного и хвостового отделов тела.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 21-14-00304 на оборудовании центра коллективного пользования «Таксон» Зоологического института РАН.



# МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНЕТИКА ТИХОХОДОК ПОЗВОЛЯЕТ ПО-НОВОМУ ВЗГЛЯНУТЬ НА ЗНАЧИМОСТЬ РЯДА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДЛЯ ПОСТРОЕНИЯ СИСТЕМЫ EUTARDIGRADA

Д.В. Туманов, А.Ю. Цветкова

Тихоходки – группа сегментированных беспозвоночных животных, в настоящее время выделяемая в ранге самостоятельного типа. Вероятно уже на ранних этапах эволюции тихоходок начала проявляться тенденция к миниатюризации, приведшая к крайней упрощенности морфологии современных форм. Особенно это характерно для класса Eutardigrada, представители которого преимущественно являются обитателями регулярно пересыхающих наземных биотопов, содержащих капельно-жидкую воду, таких как куртины мхов и лишайников. Упрощенность анатомического строения этих животных оставляет очень небольшое число морфологических признаков, доступных для филогенетического анализа и построения системы группы. В ряде случаев признаки различных комплексов анатомических структур противоречат друг другу, что не позволяет сделать однозначный вывод о филогенетическом положении ряда таксонов. Кроме того, в эволюции ключевых для таксономии систем органов тихоходок широко распространено явление параллелизма, что также препятствует выявлению реальных путей эволюции в пределах группы. В этой ситуации молекулярно-генетический анализ позволяет вовлечь в исследование филогении группы новый набор признаков и, в ряде случаев, найти выход из тупика.

Нами было проведено молекулярно-генетическое исследование ряда видов семейства Hupsibiidae. Одновременно изученные виды были исследованы методами высокоразрешающей оптической микроскопии. Проведенный филогенетический анализ позволил построить новое филогенетическое дерево для надсемейства Hupsibioidea в целом и семейства Hupsibiidae в частности. Морфологический анализ продемонстрировал, что ряд признаков, ранее считавшихся типичными для отдельных ветвей в пределах семейства, встречается во всех кладах. Наличие каплевидной аподемы на поверхности рото-глоточной трубки – признака, играющего важную роль в таксономии группы на уровне родов и подсемейств, – вероятно, является примитивной чертой, исходной для Hupsibiidae, а его редукция – результат параллельной эволюции рото-глоточного аппарата. В результате данного исследования

был выделен новый род тихоходок *Arctodiphascon*, а ряд видов рода *Adropion* был перенесен в род *Diphascon*. Кроме этого, была проведена переоценка еще двух признаков рото-глоточного аппарата тихоходок, что привело к синонимизации рода *Meplitumen* с родом *Platicrista* и уточнен диагноз рода *Astatumen*.

Заключительный анализ молекулярно-филогенетических данных и распределения морфологических признаков по эволюционному дереву Hypsibioidea привел нас к необходимости внести ряд изменений в систему группы в целом – выделить ряд подсемейств семейства Hypsibiidae в самостоятельные семейства, а подсемейство Hypsibiinae объединить с подсемейством Diphasconinae в одно семейство Hypsibiidae s.str.

## **НЕОЖИДАННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ: СКОЛЬКО ВИДОВ МОРСКИХ ТИХОХОДОК ОБИТАЕТ В АКВАРИУМАХ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА?**

**Д.В. Туманов, В.Р. Хабибулина**

Тихоходки – это относительно небольшая (около полутора тысяч видов) группа беспозвоночных животных, в настоящее время выделяемая в ранге самостоятельного типа царства животных. Тихоходки исключительно широко распространены в природе, встречаясь практически в любых биотопах содержащих воду: от глубин океанов до капельных микроводоемов в куртинах мхов и лишайников, растущих в высокогорных регионах. Пресноводные и «наземные» тихоходки (обитатели пересыхающих гигроскопичных субстратов) изучены гораздо лучше, чем морские. Это связано с их относительно более крупными размерами, большей численностью в заселяемых местообитаниях и, не в последнюю очередь, с гораздо большей доступностью для исследователей.

Первичноморские тихоходки (отряд Arthrotardigrada класса Heterotardigrada) – это исключительно разнообразная морфологически группа тихоходок, вероятно, сохранившая наибольшее число признаков, примитивных для группы Tardigrada в целом. Этот крупный таксон остается, однако, наименее изученной группой тихоходок. Оновная масса наших знаний об их разнообразии и морфологии происходит из довольно малочисленных мейобентосных сборов, обычно зафиксированных формалином, что практически исключает возможность получения

молекулярно-генетических и ультраструктурных данных. В связи с этим большой интерес представляют случаи спонтанного образования длительно существующих самоподдерживающихся популяций морских тихоходок в донных субстратах аквариумов.

В январе 2023 г., при исследовании полипов коронатных медуз, взятых из морского аквариума ЗИН, В.Р. Хабибулиной были обнаружены многочисленные мелкие тихоходки. Они были определены нами как относящиеся к роду *Styraconyx* и к неопisanному виду, вероятно, близкому к виду *Styraconyx* sp., также обнаруженному несколькими годами ранее в морском аквариуме в Петропавловске-Камчатском (Tchesunov et al., 2017). Нам удалось получить значительное количество экземпляров этого вида, что позволило собрать материал для светооптического, электронно-оптического и молекулярно-генетического исследования.

В ходе исследования других проб субстратов, взятых из морских аквариумов ЗИН, были обнаружены еще три вида морских тихоходок – представители семейств Archechiniscidae (*Archechiniscus* sp.) и Halechiniscidae (*Halechiniscus* sp. 1 и *Halechiniscus* sp. 2). Нам удалось провести прижизненные видео и фотосъемки обнаруженных видов, что позволило получить информацию об особенностях строения и функционирования некоторых органов этих животных, обычно недоступных при исследовании фиксированного материала.

## СОВМЕСТНАЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА И ФИТОПЛАНКТОНА В СУБАРКТИЧЕСКОМ БЕЛОМ МОРЕ

Н.В. Усов<sup>1</sup>, И.Г. Радченко<sup>2</sup>, Д.М. Мартынова<sup>1</sup>,  
В.В. Смирнов<sup>1</sup>, А.А. Сухотин<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Беломорская биостанция ЗИН РАН,

<sup>2</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Фитопланктон является одним из главных источников пищи для планктонных животных, в связи с чем сезонная динамика планктонных водорослей тесно связана с динамикой зоопланктона. В течение года в планктоне наблюдаются изменения не только количественных характеристик, но и таксономического состава. При этом в регионах с ярко выраженной сезонностью в течение вегетативного сезона можно выявить последовательную смену нескольких комплексов видов со свойствами, соответствующими ситуации во внешней среде.

Чтобы проследить связь между такими комплексами в пелагических сообществах, мы отбирали пробы фитопланктона и зоопланктона на стандартной станции наблюдений Д1 (губа Чупа, Белое море) в 2017 г. Сборы зоопланктона проводили в рамках многолетнего мониторинга, ведущегося с 1961 г.; сборы фитопланктона осуществляли с конца марта по конец ноября 2017 г.

В результате выявлены четыре сезонные группировки фитопланктона: март–начало мая, середина мая–начало июня, середина июня–сентябрь, октябрь–ноябрь. Также четыре группы обнаружены в динамике обилия зоопланктона: март–начало мая, середина мая–середина июня, конец июня–середина июля, конец июля–ноябрь. Летняя группировка зоопланктона существовала очень короткое время, поскольку ее основу составили 3-я и 4-я копеподитные стадии крупных планктонных копепоид *Calanus glacialis* и *Pseudocalanus* spp., которые присутствуют в верхнем продуктивном слое (0–25 м) крайне непродолжительное время. До конца года (летне-осенняя группировка) основу планктонного сообщества составляли более мелкие эврибионтные и бореальные виды. Такая же тенденция наблюдалась в сукцессии фитопланктона – доминирование более мелких водорослей во второй половине года.

В целом первые две сезонные группы фито- и зоопланктона соответствуют друг другу, лишь с небольшим смещением. В то же время во второй половине года сезонные группировки значительно не совпадали по срокам. С другой стороны, наблюдались сходные тенденции в динамике размерного состава двух сообществ: во второй половине года как в зоо-, так и в фитопланктоне увеличилась доля мелких бореальных организмов. Как показал анализ влияния внешних факторов на сезонную динамику зоопланктона, наибольшее значение для нее, помимо факторов среды, имеют изменения обилия планктонных водорослей размером 30–50 мкм. Это, во-первых, подтверждает тот факт, что размеры представителей более низкого трофического уровня имеют важное значение для сезонного развития зоопланктона. Во-вторых, это влияние указывает на то, что сезонная сукцессия зоопланктона в значительной степени определяется динамикой биомассы крупных холодноводных копепоид, для которых отмеченный выше размерный класс водорослей является предпочтительной пищей.

Работа выполнена в рамках государственных заданий № 122031100283-9 (ЗИН РАН) и № 121032300135-7 (МГУ им. М.В. Ломоносова, часть 2).

# МИТОГЕНОМИКА ФИТОПАРАЗИТИЧЕСКИХ АРАХНИД: ГЕННЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ В ЭВОЛЮЦИИ МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ГЕНОМОВ ГАЛЛОВЫХ КЛЕЩЕЙ (ACARIFORMES, ERIOPHYOIDEA)

Ф.Е. Четвериков, В.Д. Ганкевич, А.С. Жук

Хелицерные – древняя группа членистоногих, исходно связанных с водной средой. Важным событием в эволюции хелицерат был переход к жизни на суше. Террестеризация хелицерат привела к освоению новых ресурсов и развитию новых форм взаимоотношений со средой, включая возникновение паразитизма на растениях. Все группы хелицерных, перешедших к фитопаразитизму, относятся к одному крупному таксону – Acariformes (акариформные клещи). Среди наиболее опасных вредителей растений – паутиновые (Tetranychidae) и галловые (Eriophyoidea) клещи. Наше исследование сфокусировано на проблеме реконструкции филогенеза и формирования гостальных связей галловых клещей методом сравнительной митогеномики.

В работу были взяты представители различных филогенетических линий галловых клещей, связанных с однодольными, двудольными, папоротниками и голосеменными. Изготовление библиотек было осуществлено на основе экстрактов ДНК клещей (для массовых видов), ампликонов, полученных в ходе long PCR (для более редких видов), а также продуктов полногеномной амплификации (single-cell WGA, для редких экзотических видов). Секвенирование (Illumina) проводили на секвенаторах Novaseq и Hiseq. После проверки качества прочтений, удаления адаптеров, дедупликации и триммирования была проведена сборка de novo (сборщики Spades, Shovill, Genious); полученные контиги были объединены в скаффолды. На заключительном этапе кольцевые митохондриальные скаффолды проаннотировали в программе Ugene, составили генетические карты митогеномов и провели их сравнение.

Установлено, что большинство взятых в анализ представителей галловых клещей семейств Eriophyoidea и Diptilomioridae имеет однотипный порядок генов, близкий к таковому в референсных митогеномах эриофиид из Генбанка (NC\_029209, NC\_029208). У клещей семейства Phytoptidae с цветковых обнаружена инверсия кластера генов 12S-V-16S и его переход на негативную цепь ДНК. У клещей семейства Nalepellidae с хвойных выявлена транслокация гена *cox2* в район, предшествующий гену *nad2*. Уникальный порядок

митохондриальных генов выявлен у представителей подсемейств *Cecidophyinae* (транслокация кластера генов W-nad2-M) и *Nothopodinae* (кластер из пяти генов тРНК C-Y-Q-W-M между генами nad2 и cox1, транслокация гена тРНК N в район перед геном nad5, атипичный контрольный регион, расположенный между генами cox1 и cox2). У нотоподин контрольный регион в 6 раз длиннее, чем у других изученных представителей *Eriophyoidea* (651 bp vs 114 bp), и включает поли(АТ)-повторы. Митогеномы клещей родов *Aceria* и *Aberoptus* существенно различаются по признаку взаимного расположения генов, что противоречит гипотезе ряда авторов о синонимии этих родов. Наиболее измененный митогеном выявлен в одной из базальных линий *Eriophyoidea* – у клещей рода *Pentasetacus* с араукарий.

В целом полученные результаты показывают, что эволюция галловых клещей сопровождается значительной реаранжировкой их митогеномов. При этом в ряде случаев порядок митохондриальных генов маркирует крупные филогенетические линии клещей и может рассматриваться как надежная «молекулярная» синапоморфия, дополняющая классический морфологический диагноз. В дальнейшем запланировано получение новых данных геномного секвенирования, проведение молекулярно-филогенетического анализа последовательностей митохондриальных генов и тестирование гипотез о кофилогенезе галловых клещей и их хозяев.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФ № 23-24-00063).

## **ИНФУЗОРИИ *INFUNDIBULORIUM CAMELI* (LITOSTOMATEA) ИЗ КИШЕЧНИКА ВЕРБЛЮДА *CAMELUS DROMEDARIUS*: МОРФОЛОГИЯ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИЯ**

**Л.В. Чистякова, А.И. Ганюкова, М.Е. Белоконь,  
В.В. Платонов, О.А. Корнилова**

Инфузории *Infundibulorium cameli* были выделены из фекалий двугорбого верблюда *Camelus bactrianus* и описаны Боженко в 1925 г. (Боженко, 1925). Нам удалось обнаружить единственное, помимо первоописания, упоминание о выявлении этих инфузурий у одногорбого верблюда *C. dromedarius* в Индии (Янковский, 2007). В литературе неоднократно обсуждался вопрос о чрезвычайном сходстве *I. cameli*

с инфузориями вида *Buxtonella sulcata*, описанного Джеймисоном в 1926 г. из кишечника коров (Jameson, 1926). Многие авторы указывали на необходимость объединения этих двух видов в составе одного рода, однако формальная таксономическая ревизия так и не была проведена (Dogiel, 1934; Lubinsky, 1957; Grain, 1994; Jankovsky, 2007).

В пробах фекалий однопородного верблюда, собранных в Омани в 2022 г., мы обнаружили инфузорий, по совокупности признаков идентифицированных как *I. cameli*. Инфузории имеют овальную форму, иногда заостренную на оральном полюсе. Ресничный покров равномерный, за исключением бесресничного желобка, который тянется от переднего к заднему концу клетки, закручиваясь по спирали. На оральном полюсе гребни, ограничивающие желобок, образуют петлю, в которой расположен вестибулум. В непосредственной близости от вестибулула, за пределами желобка, располагается цитопрокт. Макронуклеус овальный, его положение в клетке не фиксировано, к макронуклеусу плотно прилегает микронуклеус. С использованием иммунофлуоресцентной микроскопии выявляются пучки микротрубочек, армирующие глотку, а также поперечные микротрубочки, подстилающие бесресничный желобок на всем его протяжении.

Кроме того, хорошо видны немадесмы, наиболее развитые на аборальном полюсе клетки. В пробах мы обнаружили также многочисленные цисты, предположительно *I. cameli*, что подтвердил сравнительный анализ последовательностей гена 18 S РНК. По результатам молекулярно-филогенетического анализа *I. cameli* образует единую кладу с *B. sulcata*. Морфологически эти два вида также очень сходны, за исключением более вытянутой формы клетки *I. cameli*, по сравнению с *B. sulcata* (по данным морфометрии). Необходимо отметить, что различия в последовательностях 18S РНК между *B. sulcata* и *I. cameli* выражены сильнее, чем между различными географическими изолятами в пределах видов *B. sulcata*, *Balantoides coli* и группы *Buxtonella*-like инфузорий, выделенных из фекалий приматов (Pomajbikova et al., 2013, Grim et al., 2015). Это позволяет нам на данном этапе, до проведения дополнительных молекулярно-генетических исследований, рассматривать *I. cameli* и *B. sulcata* как отдельные виды. В пользу этого говорит и тот факт, что, несмотря на всеветное распространение, *B. sulcata* была обнаружена только у крупного рогатого скота. У других видов жвачных, даже в условиях совместного выпаса, этих инфузорий не встречали, что говорит об определенной специфичности взаимоотношений хозяина и

эндобионтов. Таким образом, виды *I. cameli* и *B. sulcata*, безусловно, должны быть объединены в составе одного рода *Infundibulorium*. При этом в настоящее время мы полагаем целесообразным сохранять статус самостоятельных видов для *Infundibulorium cameli* Bozhenko, 1925 и *I. sulcatum* (Jameson, 1926).

Работа выполнена при финансовой поддержке государственных заданий № 122031100260-0 и № 122031100282-2 (Зоологический институт РАН).

## **«ПОВЕЛИТЕЛЬ МУХ»: БАКТЕРИЯ *WOLBACHIA* И ЕЕ РОЛЬ В БИОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ**

**Н.А. Шаповал, В.Г. Кузнецова, Г.Н. Шаповал, А.П. Шаповал**

Бактерии *Wolbachia* – облигатные внутриклеточные симбионты различных групп членистоногих (главным образом, насекомых) и нематод-филярий, передающиеся преимущественно вертикально по материнской линии. Эти бактерии способны тонко регулировать биологию и размножение хозяев, вызывая андроцид, феминизацию, переход от полового размножения к партеногенезу, а также цитоплазматическую несовместимость, которая может приводить к полной репродуктивной изоляции. Одним из важных таксономических следствий заражения вольбахией становятся ошибочные филогенетические реконструкции, особенно если они основаны исключительно на митохондриальных генах: молекулярные филогении в таких случаях зачастую отражают ко-эволюцию хозяина и бактерии, а не реальные филогенетические отношения в группе.

Мы исследовали характер и особенности заражения вольбахией отдельных представителей трех отрядов насекомых: стрекоз (Odonata), чешуекрылых (Lepidoptera) и полужесткокрылых (Hemiptera).

У Odonata проанализированы 30 видов, относящихся к 9 семействам. Установлено, что в этой группе заражение носит дифференциальный характер: выявлены виды 1) с тотальным (100%) заражением; 2) виды, характеризующиеся средней и низкой степенью заражения; 3) виды, у которых вольбахия не обнаружена. Корреляции заражения с полом не выявлено.

У Hemiptera проведен анализ нескольких близкородственных видов листоблошек (*Cacopsylla*, Psylloidea). Эта группа характеризуется наличием как диплоидных видов (размножающихся половым путём),



так и видов с триплоидным и пентаплоидным набором хромосом (размножающихся партеногенетически). Нашей научной группой также показано, что у триплоидных видов существуют популяции с редкими (диплоидными) самцами и диплоидными самками. В ходе работы была протестирована гипотеза, согласно которой вольбахия может индуцировать у листоблошек переход к партеногенетическому размножению или диверсификацию отдельных популяций на чисто партеногенетические, и популяции с присутствием редких самцов. В целом анализ не выявил существенных различий в степени заражения между партеногенетическими и бисексуальными популяциями. Это позволяет заключить, что дифференциация репродуктивных стратегий в ходе эволюции этой группы не является следствием заражения вольбахией. Тем не менее характер и сложный географический паттерн заражения бактериями рода *Wolbachia* свидетельствует о важной роли этих микроорганизмов в биологии и эволюции Psylloidea.

У Lepidoptera детально изучен характер заражения желтушек рода *Colias*, молекулярная филогения которого противоречит систематике группы, основанной на данных морфологии. Обнаружена четкая связь между выявленными в пределах вида митохондриальными линиями, полом и заражением определенным штаммом вольбахии. Полученные данные свидетельствуют, что вольбахия широко распространена у желтушек и, по-видимому, является основной причиной несоответствия традиционных таксономических представлений молекулярным филогенетическим реконструкциям, полученным на основе анализа митохондриальной ДНК.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 122031100272-3, № 122031100261-7 и при поддержке грантов РФФИ № 22-24-01086 и № 19-14-00202.

## **НОВАЯ ФОРМА ШЕЛКА АРТРОПОД: СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ НА ПРИМЕРЕ *LIMNESIA MACULATA* (O.F. MÜLLER, 1776) (ACARIFORMES, LIMNESIIDAE)**

**А.Б. Шатров, Е.В. Солдатенко, К.А. Бенкен, А.А. Петров**

В последнее десятилетие нами был открыт феномен шелкопрядения у водяных клещей (Hydrachnidia), что расширило спектр членистоногих, способных к синтезу и секреции белковых волокнистых субстанций разнообразного назначения. Для этих целей членистоногие

используют видоизмененные слюнные железы, мальпигиевы сосуды, абдоминальные железы, часто связанные с половой системой, а также так называемые *дермальные железы*, ассоциированные с эпидермисом. У водяных клещей для производства шелка служат особые дермальные железы, отсутствующие у всех прочих паразитенгон, – новоприобретение этой весьма крупной ветви когорты Parasitengonina, возникшее после освоения предками этих клещей пресноводных бассейнов около 235 млн лет назад (Dabert et al., 2016).

В целях настоящего исследования нитчатый секреторный продукт водяного клеща *Limnesia maculata* (O.F. Müller, 1776) был изучен методами TEM, SEM, AFM, CLSM, DIC, а также методами поляризации и фазового контраста на базе ЦКП «Таксон» при Зоологическом институте РАН.

Дермальные железы, продуцирующие шелк, в количестве 14 пар распределены по всему телу клещей и содержат длинные электронноплотные секреторные гранулы в обширной внутриальвеолярной полости (Shatrov, Soldatenko, 2022). На поверхность тела дермальные железы открываются однотипными продолговатыми выводными отверстиями. Номенклатура выводных отверстий дермальных желез водяных клещей, называемых *гландуляриями* и рассматриваемых в отрыве от их внутренней анатомии, довольно сложна и используется в филогенетических построениях (Wiles, 1997).

При фиксации и, возможно, в других стрессовых ситуациях клещи выделяют секрет в виде сильно извитых довольно коротких и толстых трубочек, что, видимо, является следствием определенной деформации белков, образующих данный тип секрета. В естественных же условиях, которые до некоторой степени моделируются в лаборатории, клещи посредством быстрых движений четвертой пары ног вдоль тела как бы расплетают длинную и тонкую нить. Сам процесс шелкопрядения наблюдается в основном в летний период, когда клещи наиболее активны, и продолжается от нескольких часов до нескольких дней. В результате образуется беловатое облачко секреторного продукта, который, наряду с прочими производными, может содержать шелк. Нужно отметить, что взмахивающие «веерные» движения ног есть характерный признак очень многих водяных клещей на протяжении всей жизни взрослой фазы.

Шелковые нити представляют собой тонкие (от 800 нм до 1.5 мкм) бесконечно длинные однородные неветвящиеся трубочки с остаточным содержимым, но чаще без него, располагающиеся в водной

среде совершенно произвольно. Стенки трубок (200–600 нм) состоят из тонковолокнистого материала, тончайшие волокна которого, состоящие, вероятно, из фибриллярных белков, переплетены под разными углами к продольной оси трубочки. Внешняя сторона стенок трубочек более рыхлая, чем внутренняя, может обнаруживать довольно длинные перпендикулярно ориентированные фибриллы и обладает адгезивными (клейкими) свойствами. Стенки трубочек могут состоять из двух-трех фибриллярных слоев, либо сильно истончаться и иметь сквозные отверстия. Шелковые трубочки практически нерастяжимы и, очевидно, имеют высокую прочность на растяжение (tensile strength), как, например, у пауков (Foelix, 1996). Тем не менее, описанная организация является простейшей среди всех известных типов шелка артропод.

Предположительно основной функцией шелка водяных клещей является поимка потенциальной добычи (например, дафний), что значительно повышает жизненный потенциал клещей в их конкурентной борьбе за ресурсы.

## **ИЗУЧЕНИЕ ЧЕРЕПА ИСКОПАЕМОЙ ЧЕРЕПАХИ *KIRGIZEMYS DMITRIEVI* NESSOV ET KHOSATZKY, 1981 (MACROBAENOIDEA) С ПОМОЩЬЮ КОМПЬЮТЕРНОЙ ТОМОГРАФИИ (Предварительные данные)**

**С.Д. Швец, Е.М. Образцова, И.Г. Данилов**

Ископаемая черепаха *Kirgizemys dmitrievi* Nesson et Khosatzky, 1981 (Macrobaenoidea Sukhanov, 1964; = ‘Sinemydidae/Macrobaenidae’ Gaffney, Meylan, 1992; и др.) известна по фрагментам нескольких скелетов из местонахождений муртойской свиты (валанжин – нижний готтерив, нижний мел) Бурятии (список материала см. Данилов и др., 2017; возраст см. Скобло, 2001; Булнаев, 2006). Череп этого вида (экз. ZIN PH, № 7/15) был описан Даниловым с соавторами (Danilov et al., 2006), которые тогда же синонимизировали роды *Kirgizemys* Nesson et Khosatzky, 1973 и *Hangaiemys* Sukhanov et Narmandakh, 1974 на основе простого сравнительно-морфологического исследования.

Находка нового, более полного панциря, *K. dmitrievi* и изучение ранее описанных материалов по этому виду позволили впервые включить данные по нему и другим видам, относимым к *Kirgizemys* и *Hangaiemys*, в три филогенетических анализа на основе работ Жоу и

Раби (Zhou, Rabi, 2016) и Тонг с соавторами (Tong et al., 2021), один из которых подтвердил монофилию рода *Kirgizemys* (incl. *Hangaiemys*) в составе клады Sinemydidae, а два других (с добавлением *Macrobaena mongolica* Tatarinov, 1959) дали противоречивые результаты (Швец, Данилов, 2023). При этом состояние некоторых признаков строения черепа *K. dmitrieivi* в последней работе осталось невыясненными из-за плохой сохранности экземпляра экз. ZIN PH, № 7/15 (деформация и множественные трещины, плохо отличимые от швов).

Чтобы восполнить этот пробел, экз. ZIN PH, № 7/15 был отсканирован на компьютерном микротомографе Neoscan N80 ЦКП «Таксон» ЗИН РАН со стандартными установками, после чего было проведено его 3D моделирование в программе CTvox. На основе предварительного анализа 3D модели ZIN PH, № 7/15 было дополнительно установлено состояние следующих признаков черепа *K. dmitrieivi* (нумерация по Tong et al., 2021): 1(0) – носовые кости имеются; 2(0) – носовые кости контактируют друг с другом медиально по всей длине; 12(1) – контакт теменной и чешуйчатой костей отсутствует; 13(1) – контакт теменной кости с птеригоидом и эпиптеригоидом имеется; 29(0) – квадратная и чешуйчатая кости плотно контактируют; 34(0) – преднебные отверстия имеются; 49(0) – “precolumellar fossa” отсутствует; 81(1) – стапедальная артерия располагается впереди от fenestra ovalis между квадратной и переднеушной костями; 82(0) – стапедальная артерия относительно крупная; 83(0) – foramen stapedio-temporalis расположена на верхней части ушной капсулы и направлена вверх; 84(1) – recessus scalae tympani хорошо развито; 85(0) – foramen jugulare posterius отделено от fenestra postotica; 90(0) – краниальные щитки имеются. Включение новых данных в филогенетический анализ даст возможность проверить достоверность ранее полученных результатов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 19-14-00020-П) и в рамках государственного задания № 122031100282-2.

## СОДЕРЖАНИЕ

<i>Л.Н. Анисюткин.</i> Модификации надкрылий и крыльев у тараканов (Blattodea) . . . . .	3
<i>С.Ю. Бодров, И.А. Дворяшов, Н.И. Абрамсон.</i> Поиск следов межвидовой гибридизации и интрогрессии у скальных полевок подрода <i>Aschizomys</i> . . . . .	4
<i>Л.Я. Боркин.</i> Криптические виды у животных: их категории и пути возникновения . . . . .	5
<i>И.А. Гаврилов-Зимин.</i> О репродуктивных критериях многоклеточности и исходных способах репродукции . . . . .	8
<i>А.И. Ганюкова, М.Н. Малышева, А.В. Разыграев, А.О. Фролов, Д.Ю. Драчко, В.В. Агасой, А.Ю. Костыгов.</i> Роль комаров в циркуляции моноксенных трипаносоматид в умеренном климате . . . . .	9
<i>Н.В. Голуб, В.Г. Кузнецова.</i> Сравнительный молекулярно-цитогенетический анализ клопов надсемейства Lygaeoidea (Heteroptera: Pentatomomorpha) . . . . .	11
<i>М.С. Голубков.</i> Влияние колебаний климата и хозяйственной деятельности на первичную продукцию планктона . . . . .	12
<i>С.Д. Гребельный.</i> Следует ли тропических актиний Aliciidae считать уязвимой жертвой или активным хищником? (По результатам российско-вьетнамских экспедиций) . . . . .	14
<i>Ю.И. Губелит, Т.Д. Шигаева, Н.А. Березина.</i> Оппортунистические макроводоросли как компонент оценки состояния прибрежных экосистем . . . . .	16
<i>И.Г. Данилов.</i> Исторический анализ ранних классификаций черепах (1758–1870) . . . . .	18
<i>С.Г. Денисенко, А.В. Михайлова, Н.В. Денисенко.</i> Таксономические спектры фаун некоторых групп эпибентосных беспозвоночных в морях Российской Арктики . . . . .	19
<i>М.М. Ерохина, Е.В. Платонова, А.В. Бушуев, А.А. Давыдов, В.М. Хайтов, В. Палинаускас, А.Л. Мухин.</i> Цена борьбы с малярией – физиологические последствия инфицирования птиц кровепаразитами разных регионов происхождения . . . . .	21
<i>Н.Е. Журавлева.</i> К вопросу о биогеографическом составе фауны Cnidaria Карского моря . . . . .	22
<i>Д.В. Захаров, И.Е. Манушин, Л.Л. Йоргенсен, Н.Е. Журавлева, О.Л. Зимица, Н.А. Стрелкова.</i> Влияние камчатского краба и краба-стригуна опилию на сообщества мегабентоса Баренцева моря . . . . .	24
<i>Е.В. Козминский.</i> Факторы, влияющие на воспроизводство популяции моллюсков <i>Littorina saxatilis</i> (Gastropoda: Littorinidae) . . . . .	26
<i>М.С. Кренделев, А.А. Кудрявцев.</i> Ультраструктура покрова клетки и идентификация видов амёб рода <i>Cochliopodium</i> Hertwig et Lesser, 1874 (Amoebozoa, Himatismenida) . . . . .	27
<i>А.А. Кудрявцев, Е.Н. Волкова, М.С. Кренделев, М.М. Трибун, Ф.П. Войтинский, М. Палатайкова, Д.А. Мишагин.</i> Субъединица 1 цитохромоксидазы (СОХ1) как ДНК-метабаркод Amoebozoa: попытка адаптации для применения . . . . .	29
<i>А.В. Лищук, И.В. Доронин.</i> Новые данные по изучению посткраниального скелета скальных ящериц рода <i>Darevskia</i> Arribas, 1999. . . . .	31
<i>Д.А. Мельников.</i> Опыт использования томографа Neoscan N80 (ЦКП «Таксон» ЗИН РАН) для исследования зоологических объектов . . . . .	32

А.А. Намятова, В.Д. Тыц. Филогения и время происхождения представителей подсемейства <i>Cyrtarinae</i> (Insecta: Heteroptera: Miridae) . . . . .	34
К.Е. Николаев, Д.А. Аристов, И.А. Левакин, К.В. Галактионов. Сезонная динамика зараженности беломорских моллюсков <i>Peringia ulvae</i> и <i>Esrobia ventrosa</i> (Hydrobiidae) партенитами трематод: многолетнее исследование . . . . .	36
А.А. Петров, Е.В. Солдатенко. Простая и недорогая методика флуоресцентной окраски мышц и других анатомических структур . . . . .	37
О.И. Райкова, Е.А. Котикова. Эволюционные преобразования розетковидных и боченковидных глоток Rhabdocoela (Plathelminthes) . . . . .	39
А.Ю. Рысс, С.А. Субботин. Стволовые нематоды России и Беларуси: фауна, филогения, жизненные циклы, патогенность . . . . .	40
Н.В. Слепкова. Дарители Зоологического музея Императорской Академии наук по работе А.А. Штрауха к 50-летию музея (1832–1882 гг.) . . . . .	41
А.О. Смуров, И.С. Плотников, Л.В. Жакова, В.И. Гонтарь, Н.В. Аладин. Биологическое разнообразие и биологические ресурсы Каспийского моря . . . . .	42
Е.В. Солдатенко, А.А. Петров. Ультраструктура сперматозоидов пресноводных легочных моллюсков. . . . .	44
И.Ю. Стариков, М. Винк. Филогения домового сыча <i>Athene noctua</i> (Scopoli, 1769): три в одном . . . . .	45
В.В. Старунов, Е.Л. Новикова, З.И. Старунова, К.В. Шунькина. Особенности регенерации аннелид <i>Platynereis dumerilii</i> и <i>Rygospio elegans</i> . . . . .	47
Д.В. Туманов, А.Ю. Цветкова. Молекулярная филогенетика тихоходок позволяет по-новому взглянуть на значимость ряда морфологических признаков для построения системы Eutardigrada . . . . .	49
Д.В. Туманов, В.Р. Хабибулина. Неожиданное разнообразие: сколько видов морских тихоходок обитает в аквариумах Зоологического института? . . . . .	50
Н.В. Усов, И.Г. Радченко, Д.М. Мартынова, В.В. Смирнов, А.А. Сухотин. Совместная динамика зоопланктона и фитопланктона в субарктическом Белом море . . . . .	51
Ф.Е. Четвериков, В.Д. Ганкевич, А.С. Жук. Митогеномика фитопаразитических арахнид: генные перестройки в эволюции митохондриальных геномов галловых клещей (Acariformes, Eriophyoidea) . . . . .	53
Л.В. Чистякова, А.И. Ганюкова, М.Е. Белоконь, В.В. Платонов, О.А. Корнилова. Инфузории <i>Infundibulorium cameli</i> (Litosomatea) из кишечника верблюда <i>Camelus dromedarius</i> : морфология и молекулярная филогения . . . . .	54
Н.А. Шаповал, В.Г. Кузнецова, Г.Н. Шаповал, А.П. Шаповал. «Повелитель мух»: бактерия <i>Wolbachia</i> и ее роль в биологии и эволюции насекомых . . . . .	56
А.Б. Шатров, Е.В. Солдатенко, К.А. Бенкен, А.А. Петров. Новая форма шелка аргропод: структурный анализ на примере <i>Limnesia maculata</i> (O.F. Müller, 1776) (Acariformes, Limnesiidae) . . . . .	57
С.Д. Швец, Е.М. Образцова, И.Г. Данилов. Изучение черепа ископаемой черепахи <i>Kirgizemys dmitrievi</i> Nessel et Khosatzky, 1981 (Macrobaenoidea) с помощью компьютерной томографии (предварительные данные) . . . . .	59

Составитель *С.Ю. Синев*  
Редактор *Т.А. Асанович*  
Компьютерная верстка *Т.В. Дольник*

---

Подписано в печать 29.03.23. Формат 60×84<sup>1/16</sup>.  
Объем 3.25 п. л. Тираж 100 экз.

---

**Для заметок**