

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени А.И.ГЕРЦЕНА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ

Научные труды кафедры зоологии

Выпуск 6

Санкт-Петербург
2006

Печатается по решению кафедры зоологии
Российского государственного педагогического
университета имени А.И.Герцена

Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ им. А.И.Герцена. Выпуск 6 // СПб: ТЕССА, 2006. – 150 с.

ISBN 5-94086-027-3

Настоящее издание представляет продолжение публикаций результатов научных исследований, выполненных на кафедре зоологии РГПУ им. А.И.Герцена. Статьи преподавателей, аспирантов и соискателей кафедры, включенные в настоящее издание, содержат ряд новых данных и посвящены биологии, экологии, систематике и жизненным циклам животных разных систематических групп.

Сборник рассчитан на широкий круг биологов, преподавателей дисциплин биологического цикла, аспирантов и студентов биологических факультетов.

Редакционная коллегия:

М.А.Гвоздев, П.С.Горбунов, Д.О.Елисеев, В.Ф.Шуйский

ISBN 5-94086-027-3

© Авторы, 2006

В.Ф. Шуйский, Т.В. Максимова

Влияние первичной продукции планктона на скорость роста личинок хирономид (*Chironomidae: Diptera*) с фильтрационным типом питания (на примере *Glyptotendipes glaucus* Mg.)

Изучено влияние чистой первичной продукции планктона на рост личинок хирономид-фильтраторов *Glyptotendipes glaucus* Mg. в малых удобряемых озерах. Внесение минеральных соединений азота и фосфора однократно за сезон вегетации вызывало преобладание колониальных водорослей и цианобактерий в фитопланктоне. При этом фитопланктон оказывался практически недоступным для хирономид-фильтраторов. Соответственно, первичная продукция в этом случае не оказывала достоверного влияния на рост личинок. Внесение минеральных соединений азота и фосфора многократно за сезон малыми порциями вызывало стабильное доминирование в фитопланктоне мелких водорослей, благодаря чему доступность его для хирономид-фильтраторов многократно увеличивалась. Соответственно, в данном случае первичная продукция отражала реальную трофическую обеспеченность личинок-фильтраторов и влияла на рост личинок прямо и достоверно. Пищевое лимитирование личинок *Glyptotendipes glaucus* Mg. практически прекращается, если чистая первичная продукция планктона, состоящего преимущественно из мелких одноклеточных водорослей, превышает $20 \text{ кДж} \times \text{м}^{-3} \times \text{сут}^{-1}$. В этом случае потенциальные значения скорости роста личинок реализуются не менее чем на 90%.

Введение

Цель данного исследования – выявление и описание зависимости скорости роста личинок *Glyptotendipes glaucus* Mg. (*Chironomidae, Diptera*) от первичной продукции планктона. Этот вид рассматривается здесь как удобный модельный объект. В какой-то степени он позволяет судить о влиянии фитопланктона на рост личинок хирономид с фильтрационным типом питания (виды из родов *Glyptotendipes* K., *Endochironomus* K.).

Общеизвестно, что личинки хирономид играют важную, многоплановую роль в жизни пресноводных экосистем. В частности, они составляют важный компонент кормовой базы рыб-бентофагов. Поэтому изучение зависимости роста хирономид от первичной продукции и от режима биогенной нагрузки на водоем весьма актуально.

Сведения о влиянии условий питания на хирономид в природных водоемах противоречивы и недостоверны. Отчасти это обусловлено тем, что для личинок со смешанным питанием

затруднительно выбрать адекватный показатель пищевой обеспеченности. Однако личинки хирономид видов из рода *Glyptotendipes* К. являются специализированными фильтраторами и активно потребляют фитопланктон. Соответственно, можно характеризовать их пищевую обеспеченность показателями первичной продукции планктона. Но при этом следует учитывать размерный состав фитопланктона. Как известно, личинки хирономид наиболее охотно потребляют фитопланктон, состоящий из мелких одноклеточных водорослей. Более крупные и, особенно, колониальные водоросли и цианобактерии, наоборот, затрудняют им фильтрацию (Soszka, 1976; Извекова, 1980; Zieba, 1984 и др.). Таким образом, первичная продукция планктона адекватно характеризует трофическую обеспеченность личинок хирономид-фильтраторов только в том случае, когда основу фитопланктона составляют именно мелкие одноклеточные водоросли.

Проводится сравнение зависимости скорости роста личинок от первичной продукции при разном размерном составе фитопланктона. Описывается количественная зависимость скорости роста личинок хирономид-фильтраторов от первичной продукции планктона при разном режиме поступления солей азота и фосфора в озера.

Материал и методика

Исследования проводились на малых лесных озерах Псковской области. Основные характеристики озёр: площадь – 4–20 га; глубина средняя – 3–4 м; глубина максимальная – 6–18 м; содержание кислорода в эпилимнионе – 6–11 мг/л; окисляемость перманганатная – 2–14 мг О/л; рН – 5–8; общая минерализация – 15–100 мг/л; первичная продукция планктона за вегетационный сезон (май–ноябрь) – 3.5 – 7.5 тыс. кДж/м².

Озера использовались для товарного разведения карпа и пеляди. Минеральные соли азота и фосфора (суперфосфат и аммиачная селитра) вводились в озера в различном режиме: от 1 до 10 раз за сезон. При этом количество фосфора, вносимого с одной порцией, в различных вариантах составляло 0.013–0.150 мг/л, количество азота – 0.062–0.750 мг/л. Внесение солей азота и фосфора однократно за сезон называется далее "залповым", многократно за сезон – "порционным".

Сбор и обработка проб проводились по стандартной методике ("Методические рекомендации...", 1983). Первичная продукция планктона определялась с интервалами от 3 до 10 суток.

Рост личинок *G. glaucus* Mg. изучался оригинальным методом частых последовательных наблюдений за изменениями размерно-возрастной структуры их псевдопопуляций (Шуйский, 1993).

Зависимость массы личинок хирономид от продолжительности их развития аппроксимируется уравнением степенной функции:

$$W_t = (a \times (1 - b))^{1/(1-b)} \times t^{1/(1-b)} \quad (1)$$

где t [сут] - время существования особи, отсчитываемое от момента образования зиготы; W_t [мг] - масса тела личинки к моменту времени t ; $a = const$ и $b = const$ - параметры уравнения.

После дифференцирования уравнение (1) приобретает вид:

$$dW_t/dt = a \times \left((a \times (1 - b))^{1/(1-b)} \times t^{1/(1-b)} \right)^b, \quad (2)$$

что позволяет представить скорость весового роста (dW_t/dt , [мг×сут⁻¹]) как функцию массы тела личинки в момент времени t :

$$dW_t/dt = a \times W_t^b \quad (3)$$

Значения параметров a и b определялись для коротких интервалов времени (от 5 до 10 суток). Поэтому они соответствуют достаточно конкретным условиям среды и называются "частными значениями параметров" (Шуйский, 1993). Частные значения параметра a , приведенные в соответствие "стандартной" температуре воды 20°C (Балушкина, 1987), обозначаются как a_{20} .

Результаты

Суммарные величины первичной продукции в озерах за вегетационный сезон варьировали слабо и не зависели от количества внесенных порций удобрений ($r = -0.10$; $Pr < 50\%$). Размерная структура фитопланктона, наоборот, полностью определялась режимом внесения соединений азота и фосфора (примеры на рисунке 1).

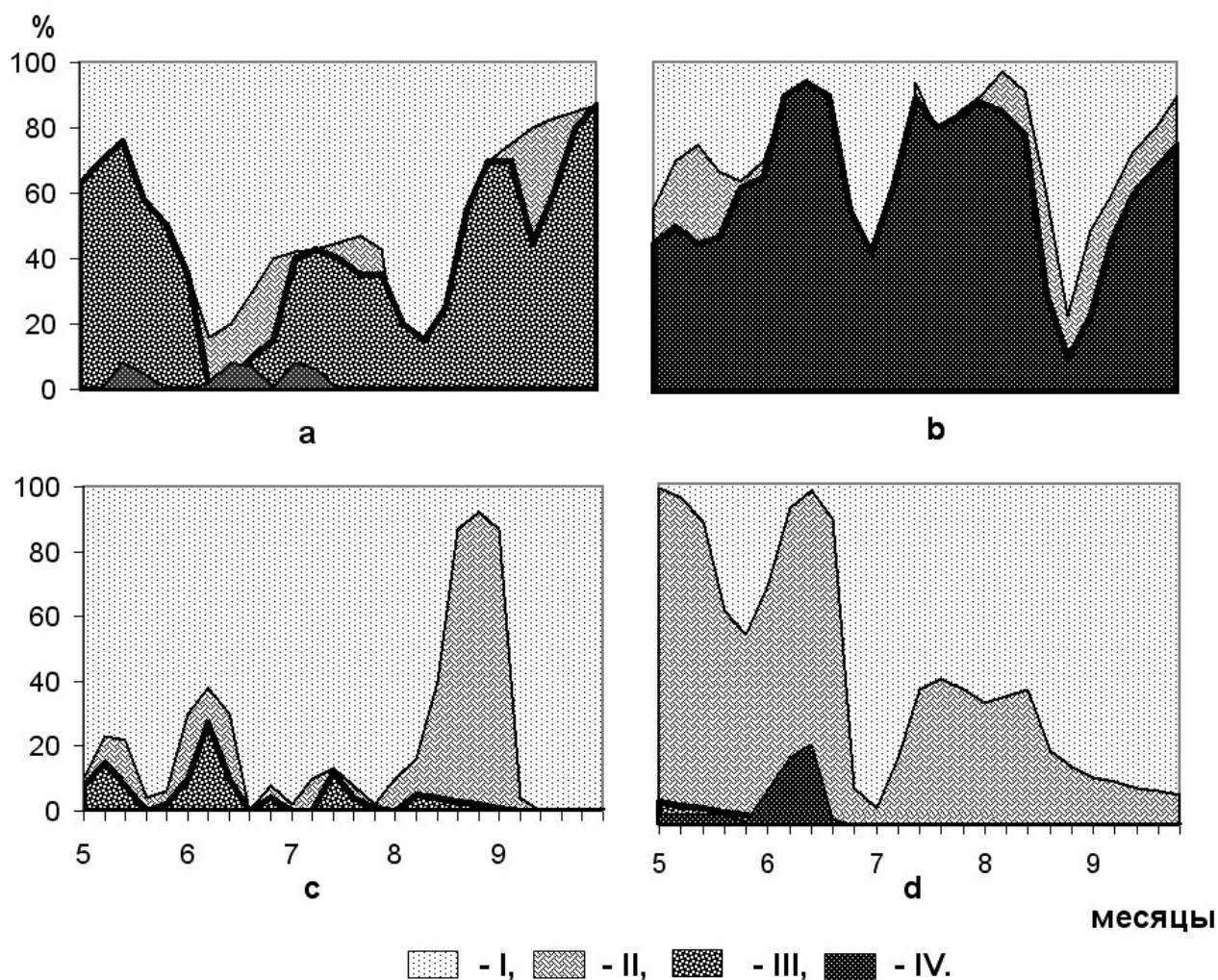


Рис. 1. Размерная структура фитопланктона (доли биомассы, %) в некоторых изучавшихся озёрах: без удобрения (а), при залповом (б) и порционном (с, d) сбросе минеральных соединений азота и фосфора.

Выделены 4 размерные фракции с максимальным размером клетки: I – до 20 мкм (максимальная пищевая ценность); II – от 21 до 40 мкм (умеренная пищевая ценность); III – от 41 до 60 мкм (незначительная пищевая ценность); IV – более 60 мкм (пищевая ценность отсутствует).

Доля мелких водорослей (клетка менее 40 мкм) в биомассе фитопланктона в неудобряемом озере неупорядоченно варьировала в течение сезона от 17% до 97% (в среднем – $58 \pm 7\%$). Залповый сброс биогенных солей вызывал неупорядоченное варьирование этого показателя от 4% до 89% (в среднем – $34 \pm 7\%$, т.е. достоверно меньше, чем без удобрения). Порционный сброс определял стабильно высокие значения этого показателя: 83–100%, а в среднем за сезон – $98 \pm 2\%$ – $99 \pm 1\%$.

При порционном сбросе удобрении озёр достоверность различия некоторых пар значений параметров a_{20} превышает 99%. Максимальное значение оказалось в 1.9 раза больше минимального. Частные значения параметра b , наоборот, варьировали слабо и недостоверно ($P < 50\%$). Это позволило привести уравнения к единому, усредненному параметру b (Балушкина, 1987). Среднее значение b оказалось равно 0.725 ± 0.0071 .

Значения параметра a_{20} для единого показателя степени b (a_{20b}) отличаются от значений a_{20} несущественно (рис. 2).

Зависимость значений a_{20b} от соответствующих им значений чистой первичной продукции планктона (PP, [кДж \times м⁻³ \times сут⁻¹]) для личинок *G. glaucus* может быть аппроксимирована уравнением (рис. 2):

$$a_{20b} = \left(0.228 \pm_{0.007}^{0.009}\right) \times \left(1 - e^{-(0.124 \pm 0.010) \times PP}\right) \quad (4)$$

При залповом удобрении скорость роста личинок *G. glaucus* также значительно варьировала. Достоверность различия некоторых пар значений a_{20} превышала 99%. Максимальное частное значение превышало минимальное в 1.5 раза. Вариабельность частных значений параметра b слаба и недостоверна ($P < 60\%$). Приведение уравнений к единым значениям b (a_{20b}) почти не изменило значений параметров a_{20} (рис. 2). Значения a_{20b} зависели от b слабо и недостоверно ($r = 0.43$; $P_r < 50\%$). Максимальное значение a_{20b} при залповом сбросе биогенных соединений оказалось в 1.4 раза меньшим, чем при порционном.

Обсуждение

Литературные сведения о влиянии трофических условий на скорость роста личинок хирономид в природных водоемах немногочисленны. Указывается, что такое влияние существует у *Chironomus f.l. plumosus* (Соколова и др., 1980; Johannson, 1980), *C. riparius* Mg. (Rasmussen, 1984), *Procladius culiciformis* L. (Vodopich, Cowell, 1984).

Однако количественные закономерности при этом не приводятся.

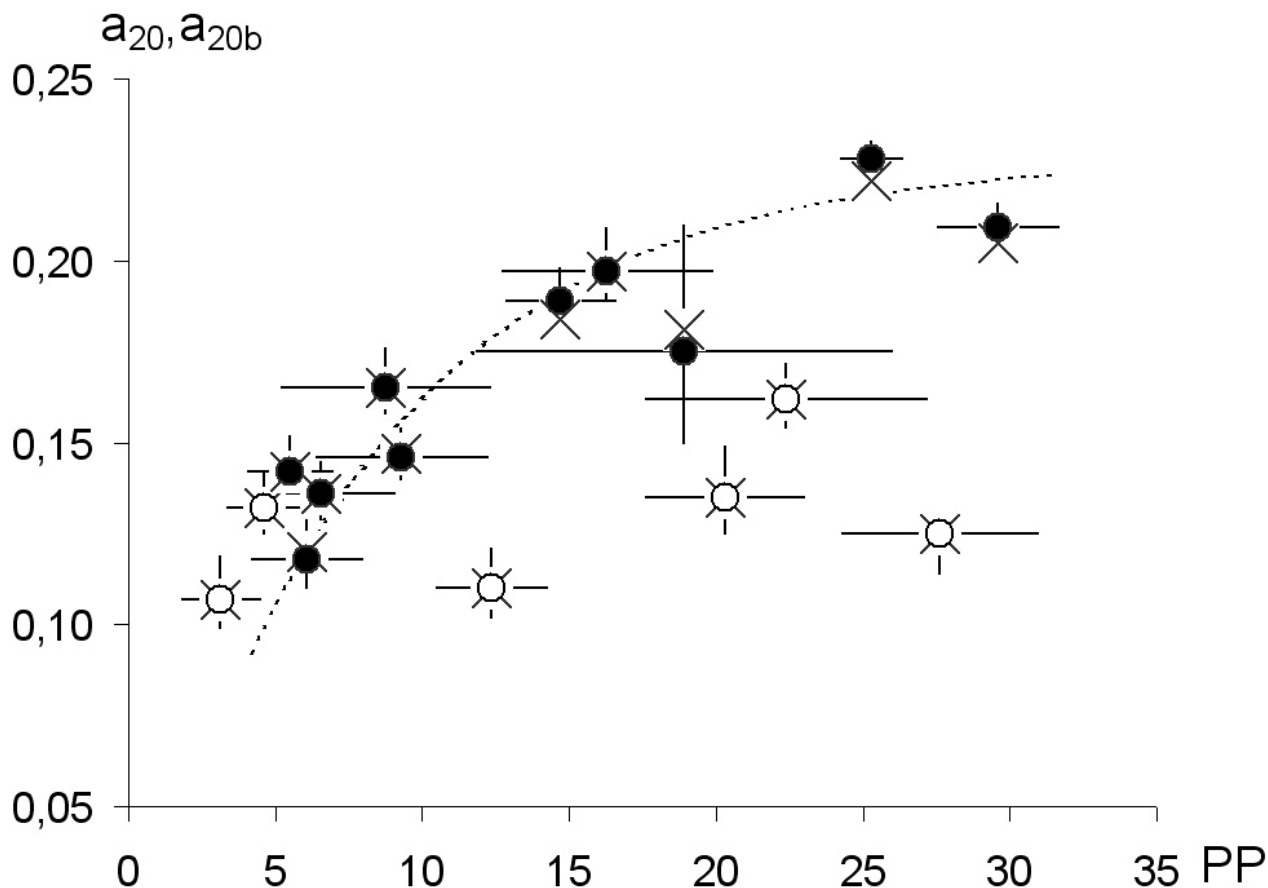


Рис. 2. Зависимость частных значений уровня роста (a_{20} и a_{20b} , мг × сут⁻¹) личинок *G. glaucus* от чистой первичной продукции планктона (PP, кДж × м⁻³ × сут⁻¹).

Кружками нанесены значения a_{20} . Светлые кружки – данные, полученные в условиях залпового сброса биогенных солей, темные – в условиях порционного сброса. Горизонтальные линии – диапазоны PP, вертикальные – ошибки средних значений a_{20} . В косых перекрестиях – значения a_{20b} . Пунктиром нанесен фрагмент графика уравнения (4).

Опубликованные результаты лабораторных экспериментов А.С.Константинова (1958) позволяют читателю вывести следующее уравнение зависимости средней скорости роста односторонних личинок *Chironomus dorsalis* Mg. (dW_t/dt , [мг×сут⁻¹]) от их обеспеченности кормом (дрожжи) (q , мг×экз⁻¹) в условиях лабораторного выращивания:

$$dW_t/dt = 0.49 \times \left(1 - e^{-(0.75 \pm 0.08) \times (q - (1.80 \pm 0.03))} \right) \quad (5)$$

Уравнение (5) объясняет 99% общей дисперсии признака ($R=0.99$). Это косвенно подтверждает допустимость использования аналогичного уравнения (4) для описания зависимости скорости роста личинок хирономид от трофических условий.

Результаты изучения роста личинок хирономид-фильтраторов *Endochironomus albipennis* Mg. в тех же озерах, подвергавшихся порционному сбросу солей азота и фосфора, позволили вывести для данного вида уравнение, аналогичное уравнению (4) (Шуйский, 1994):

$$a_{20b} = \left(0.211_{-0.021}^{+0.024} \right) \times \left(1 - e^{-(0.118 \pm 0.015) \times PP} \right) \quad (6)$$

Достоверность различия значений соответствующих параметров уравнений (4) и (6) не превышает 50%. Таким образом, характер зависимости скорости роста личинок хирономид с фильтрационным типом питания (виды из родов *Glyptotendipes*, *Endochironomus*) от первичной продукции планктона представляется довольно сходным.

Если фитопланктон практически полностью состоит из мелких одноклеточных водорослей (как, например, при хроническом поступлении биогенных соединений), скорость роста личинок хирономид-фильтраторов прямо зависит от чистой первичной продукции планктона. Скорость роста закономерно увеличивается вдвое при увеличении первичной продукции от 5 до 30 $\text{кДж} \times \text{м}^{-3} \times \text{сут}^{-1}$.

Если фитопланктон состоит преимущественно из колониальных водорослей и цианобактерий (например, при залповом удобрении), положительная корреляция между чистой первичной продукцией планктона и скоростью роста хирономид-фильтраторов слаба и недостоверна. Уровень роста не превышает 70% от максимального из значений, реализуемых при порционном поступлении в озеро биогенных солей. Уравнение (4) в этом случае непригодно и дает завышенную оценку скорости роста при всех значениях свыше 6 $\text{кДж} \times \text{м}^{-3} \times \text{сут}^{-1}$.

Таким образом, степень пригодности уравнения (4) для описания пищевого лимитирования роста хирономид-фильтраторов в озерах определяется степенью доминирования мелких водорослей в фитопланктоне.

Выводы

Режим биогенной нагрузки на водоём определяет состав фитопланктона и влияет на скорость роста личинок хирономид с фильтрационным типом питания.

Если минеральные соли азота и фосфора регулярно поступают в озеро мелкими порциями, то практически весь фитопланктон стабильно представлен мелкими одноклеточными водорослями (с размером клетки менее 40 мкм) и, соответственно, пригоден в пищу для личинок хирономид-фильтраторов (виды из родов *Glyptotendipes*, *Endochironomus*). При этом первичная продукция планктона является информативным показателем их трофической обеспеченности и может обоснованно использоваться как количественная мера трофических условий. Трофические условия практически перестают лимитировать рост хирономид-фильтраторов при первичной продукции свыше $20 \text{ кДж} \times \text{м}^{-3} \times \text{сут}^{-1}$.

Если сброс минеральных соединений азота и фосфора осуществляется однократно, в фитопланктоне преобладают крупные колониальные формы водорослей и цианобактерий. При этом первичная продукция планктона недоступна хирономидам-фильтраторам и не может характеризовать степень их реальной пищевой обеспеченности.

Литература

- Балушкина Е.В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах – Л.: Наука, 1987. – 179 с.
- Извекова Э.И. Экология хирономид. Питание // Бентос Уччинского водохранилища – М.: Наука, 1980. – С. 72–101.
- Константинов А.С. Биология хирономид и их разведение // Тр. ВНИОРХ, Саратовское отд. – 1958. – Т.5 – 362 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при количественных гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Зообентос и его продукция. – Л.: ГосНИОРХ, 1983. – 59 с.
- Соколова Н.Ю., Извекова Э.И., Львова А.А. и др. Особенности формирования бентоса малых водохранилищ на примере Уччинского // Бентос Уччинского водохранилища – М.: Наука, 1980. – С. 171–177.
- Шуйский В.Ф. Определение частных значений параметров уравнения зависимости скорости роста от массы тела личинок хирономид. Методические рекомендации. – СПб.: ГосНИОРХ, 1993. – 40 с.

- Шуйский В.Ф. Влияние минеральных удобрений на макрозообентос литорали малых озер северо-запада России: дисс. ... канд. биол. наук – СПб, 1994. – 221 с.
- Johannson O.E. Energy dynamics of the eutrophic chironomid *Chironomus plumosus f. semireductus* from the Bay of Quinte, Lake Ontario // Can. J. Fish. and Aquat Sci. – 1980. – V.37, №8 – P. 1254–1265.
- Rasmussen J.B. The life–history, distribution and production of *Chironomus riparius* and *Glyptotendipes paripes* in a prairie pond // Hydrobiologia – 1984. – V.119, №1 – P. 65–72.
- Soszka H. Uwagio odzywianiu sie larw *Chironomidae* zwiazanych z voslinami // Wiad Ecol. – 1976. – V.22, №2 – P. 136–141.
- Vodopich D.S., Cowell B.C. Interacion of factors governing the distribution of a predatory aquatic insects // Ecology – 1984. – V.65, №1 – P. 39–52.
- Zieba J. The food of some *Chironomini* in a carp enriched with organic sewage // Pol. arch. hydrobiol. – 1984. – V.31, №3 – P. 257–276.

V.F. Shuisky, T.V. Maximova

Primary production effect on growth rate of chironomid larvae (Chironomidae: Diptera) with filtrational nutrition type (as demonstrated by *Glyptotendipes glaucus* Mg.)

SUMMARY

The object of the research was the effect of primary plankton production on the growth of filter feeder chironomid larvae *Glyptotendipes glaucus* Mg. in small fertilized lakes. A single application of mineral nitrogen and phosphorus fertilizers during a vegetation season caused prevalence of colonial algae and cyanobacteria in phytoplankton. This reconfiguration made phytoplankton practically inedible for filter feeder chironomidae. Consequently, in that case primary production did not affect the chironomid larvae. Multiple-dose applications of small portions of mineral fertilizers during one season caused a stable domination of small-sized algae in phytoplankton. In that case almost all phytoplankton became edible for filter feeder chironomid larvae. Thus, the primary production reflected the actual trophic provision of filter feeder chironomid larvae and affected the growth of the larvae directly and unambiguously. Nutrient limitation of larvae of *Glyptotendipes glaucus* Mg. disappears almost completely if the net primary production of small-sized unicellular algae plankton exceeds or equals $20 \text{ kJ} \times \text{m}^{-3} \times \text{day}^{-1}$. In this case at least 90 % of the potential values of the larvae growth rate is realized.

П.В. Озерский

**Акустический мониторинг – перспективный подход к контролю
состояния наземных экосистем**

Саранчовые (Acrididae) и кузнечиковые (Tettigoniidae) известны как насекомые, приуроченные к определенным местообитаниям и пригодные для индикации типов экосистем и стадий сукцессий. В то же самое время, многие из них используют видоспецифические звуковые сигналы в акустической коммуникации. Поэтому существует возможность использовать акустические сигналы этих насекомых в целях экологического мониторинга. В настоящее время данный подход реализован Э.Д. Чесмором в Великобритании и включает в себя использование компьютерных программ для автоматической идентификации видов насекомых. Приблизительно в то же время, что и Чесмором, аналогичный подход был предложен несколькими российскими энтомологами, однако не был ими реализован.

Введение. Прямокрылые (Orthoptera) – это отряд насекомых, наиболее богато представленный в тропиках, однако широко распространенный и в нашей стране. Наиболее известными большинству читателей надсемействами, входящими в состав этого отряда, являются кузнечиковые (Tettigoniioidea), сверчковые (Grylloidea) и саранчовые (Acridoidea). В зоне умеренного климата отряд представлен сравнительно небольшим количеством видов: с территории бывшего СССР приводилось примерно 700 видов, в то время как в мировой фауне известно около 20 тысяч видов прямокрылых. Для сравнения: фауна жуков территории бывшего СССР оценивается примерно в 25 тысяч видов, фауна бабочек – примерно в 15 тысяч видов (Биологический энциклопедический словарь, 1986). Однако, несмотря на сравнительно небольшое количество видов, прямокрылые, особенно саранчовые, являющиеся, главным образом, фитофагами, то есть первичными консументами, играют исключительно большую роль в функционировании биогеоценозов, прежде всего степных и луговых, в том числе и испытывающих большую антропогенную нагрузку. Согласно М.Г. Сергееву (1985), прямокрылые могут изымать до 20-30% фитомассы в таких экосистемах, как городские газоны.

Историческая справка. Интерес к экологии прямокрылых насекомых возник, вероятно, вместе с возникновением земледелия, поскольку одними из наиболее хозяйственно важных

сельскохозяйственных вредителей оказались именно саранчовые, прежде всего – стадные виды. В России проблеме защиты сельского хозяйства от саранчи уделялось большое внимание еще в период до 1917 года. В связи с этим и в дореволюционный период предпринимались исследования в той области, которую сейчас мы бы назвали аутоэкологией и популяционной динамикой саранчовых. В частности, капитальный труд Ф. Кеппена (1882) «Вредные насекомые» содержит обширный материал по таким видам, как перелетная (*Locusta migratoria* L.) и итальянская (*Calliptamus italicus* L.) саранча, в том числе современные для того времени методы борьбы с этими насекомыми.

Именно в ключе борьбы с сельскохозяйственными вредителями и рассматривались взаимоотношения между человеком и прямокрылыми насекомыми на протяжении не только XIX, но и большей части XX века. В это время были достигнуты очень большие успехи в исследованиях экологии этой группы живых организмов (среди исследователей, внесших особенно большой вклад в наши знания в данной области, следует упомянуть, в частности, Б.П. Уварова, Г.Я. Бей-Биенко, И.В. Стебаева). Накопленные за XX век данные в области экологии прямокрылых и, в частности, саранчовых, оказались не только очень обширными, но и заставили основательно пересмотреть бытовавшие ранее представления об этой группе насекомых. Так, стало общепризнанным то, что прямокрылые, в большинстве, не только не являются неразборчивыми полифагами, но имеют определенные для каждого вида спектры кормовых растений. Более того, для большинства из них характерна достаточно строгая биотопическая приуроченность. Это обстоятельство не могло не вызвать и другого взгляда на данную группу, а именно – как на биоиндикаторов степени антропогенной нагрузки на природные и антропогенные экосистемы. В конце XX – начале нашего века появились многочисленные работы, посвященные биоразнообразию прямокрылых, обитающих в естественных ландшафтах и на территориях, подвергающихся в той или иной степени интенсивному антропогенному воздействию.

Биотопическая приуроченность прямокрылых. Высокая степень приуроченности прямокрылых и родственных им насекомых к определенным типам экосистем была показана еще в начале XX

века и подробно исследовалась на примере различных природных зон и географических территорий (обзор: Правдин, 1974). Каждому из типов природных зон присущ свой спектр жизненных форм прямокрылых, что применительно к ограниченным территориям, единым с точки зрения формирования фауны, выражается в специфичном видовом составе. То же справедливо и применительно к отдельным типам экосистем: чем сложнее структура биоценоза, тем выше разнообразие и видов, и жизненных форм. Так, наличие нескольких ярусов растительности (например, травянистого покрова и кустарников) способствует присутствию в сообществе и хортобионтов (форм, адаптированных к обитанию в травяном ярусе), и тамнобионтов (форм, адаптированных к обитанию на древесно-кустарниковой растительности) (Правдин, 1974). Следует, однако, иметь в виду, что видовое разнообразие прямокрылых в значительной мере определяется также географической широтой и высотой над уровнем моря, а именно: с удалением от экватора и подъемом вверх на большую высоту видовой состав становится беднее. Эту закономерность связывают с понижением средних годовых температур (Правдин, 1974). Применительно к территории России, обеднение видového состава прямокрылых выражается в исчезновении южных ксерофильных видов. Так, по данным В.С. Гусевой с соавторами (Гусева и др., 1979, цит. по: Литвинова, 1986), число зарегистрированных видов саранчовых в лесной зоне оказалось примерно в 3 раза меньше, чем в степной. Если же говорить о том, как влияет на видовой состав ортоптерофауны высотная поясность, то значимость последней проиллюстрирована, в частности, примерами Алтая (Сергеев, 1988; Сергеев и др., 1995) и Южной Тувы (Сергеев и др., 1995). Помимо макрорельефа, при сравнительных исследованиях энтомофауны плакоров, террас и пойм было многократно продемонстрировано существенное влияние мезорельефа на видовое разнообразие прямокрылых (опосредованное различиями в гидротермических условиях) (Горохов, 1988; Сергеев, 1988; Сергеев и др., 1995).

Даже в пределах одной природной зоны можно наблюдать большие различия между видовыми составами прямокрылых в экосистемах разных типов. Например, данные, полученные для долины р. Виллюй, в пределах таежной зоны (Сергеев и др., 1995), свидетельствуют об очень больших различиях между

ортоптерофаунами 7 исследованных типов станций, а именно: число зарегистрированных видов колеблется от 11 до 23, а степень сходства между ними даже при самой грубой, качественной оценке в ряде случаев оказывается достаточно умеренной (наша обработка данных, приведенных в этой работе М.Г. Сергеева и др.): коэффициент Сьеренсена колеблется в пределах от 0.67 до 0.93 (мода 0.68, главным образом - за счет особенностей населения лесных опушек). Приведенные в той же работе данные для 6 типов станций в южной Якутии показывают еще меньшее сходство между ортоптерофаунами разных экосистем: коэффициент Сьеренсена колеблется в пределах от 0.30 до 0.84 (моды – 0.63 и 0.83, при этом в 6 случаях из 15 он не превышает 0.50; наиболее своеобразны тундрово-гольцевый пояс и топяные и мохово-кустарниковые болота). Для целого ряда видов показана приуроченность к очень узкому спектру станций. Например, саранчовое *Dericorys tibialis* Pall. встречается исключительно в эфемерно-полынной гипсовой пустыне, а близкий вид *D. albidula* Serv. – только в песчаной пустыне (Правдин, 1974), причем такие особенности обоих видов явно связаны с их узкой пищевой специализацией. Индикатором типчаково-ковыльных степей может служить степной конек *Euchorthippus pulvinatus* F.-W. (Правдин, 1974). Представители жизненной формы петробиионтов, к которым относятся многие саранчовые семейства Pamphagidae, например, *Saxetania cultricolis* Sauss., являются специализированными обитателями каменистых пространств (Бей-Биенко, Мищенко, 1951).

Влияние антропогенных факторов на видовое разнообразие прямокрылых. Деятельность человека, в том числе хозяйственная, нередко оказывается причиной значительных перестроек, происходящих в естественных экосистемах (антропогенные сукцессии). С учетом вышеизложенного, очевидно, что эти процессы оказываются небезразличными и для видового разнообразия обитающих в них прямокрылых. И действительно, многочисленные исследования показали существенные изменения видового состава этих насекомых. Так, в работе И.А. Рубцова и Л.М. Копаневой (1974) на примере саранчовых Приангарья было показано, что при использовании разнотравных лугов в качестве пастбищ происходит значительное обеднение видового состава прямокрылых с выходом на передний план некоторых определенных («сорных»)

представителей родов *Chorthippus* Fieb., *Stenobothrus* Fisch. и *Omocestus* I.Vol. Аналогичные сообщества прямокрылых формируются и на обочинах сельскохозяйственных полей. В одних случаях обеднение видового разнообразия сопровождается и снижением общей численности прямокрылых, в других же, наоборот, оставшиеся немногие виды достигают очень высокой численности. При выводе всех этих земель из хозяйственного оборота происходит постепенное восстановление прежнего видового разнообразия. Если говорить о том, какие именно виды сохраняются в биоценозах при хозяйственном использовании последних, то их состав зависит от географической точки. Так, для Подмосковья Н.Ф. Литвинова (1986) указывает саранчовое *Chorthippus parallelus* Zett. как индикатора более влажных слабонарушенных луговых биоценозов, а саранчовое *Ch. apricarius* L. – как индикатора более сухих значительно нарушенных или несложившихся биоценозов. Для Приангарья (Рубцов, Копанева, 1974) в качестве «сорных» упомянуты коньки группы *Chorthippus biguttulus* L., а также *Ch. apricarius* L. и *Stenobothrus eurasius* Zub.

Сходные закономерности были выявлены и при исследовании процессов, происходящих с луговыми экосистемами в условиях урбанизации. М.Г. Сергеев (1985) показал, анализируя процесс превращения остепненных лугов в газоны в условиях новосибирского Академгородка, что в ходе него из сообществ исчезают кузнечики и значительно снижается видовое разнообразие и обилие саранчовых.

Применимость прямокрылых в качестве индикаторов антропогенных сукцессий. Таким образом, видовой состав прямокрылых, населяющих биотоп, зависит от гидротермических условий и от состояния травяного покрова в последнем и проявляет совершенно определенные тенденции к изменению при антропогенной нагрузке на сообщество. Более того, присутствие и, тем более, высокая численность определенных («сорных») видов может указывать на интенсивные сукцессионные процессы, то есть на дестабилизированное состояние экосистемы. На возможность использования саранчовых и кузнечиковых как индикаторов уровня антропогенных сукцессий указывали еще Л.М. Копанева и И.В. Иванова (1975). В этом отношении прямокрылые, однако, не представляют собой ничего исключительного, поскольку

индикаторными свойствами обладают самые разнообразные организмы, в частности, многие растения. В то же время, особенностью многих прямокрылых является такое ценное для исследователя качество, как способность к акустической коммуникации. Призывные сигналы прямокрылых, используемые для опознания и привлечения друг к другу особей одного вида, отличаются видоспецифичной структурой (обзоры: Жантиев, 1981; Попов, 1985) и могут быть использованы человеком для идентификации видов. Акустическая коммуникация свойственна, с одной стороны, многим кузнечиковым, которые, как мы видели, считаются индикаторами устойчивых биоценозов, и, с другой стороны, саранчовым подсемейства Gomphocerinae, в том числе практически всем «сорным» видам саранчовых нашей фауны (Веденина, электронная публикация). Таким образом, оценка видового разнообразия прямокрылых, в том числе и представленности и обилия «сорных» видов, может быть во многих случаях осуществлена только на основании подсчета поющих особей и их определения до вида по характеру звуковых сигналов, то есть без непосредственного отлова. Прежде всего, такой подход использовался для контроля численности определенных видов (обзор: Riede, 1998). Однако в мире уже проявились прецеденты его использования для контроля состояния экосистем. Так, А.А. Бенедиктов в 1993-1994 гг. применил акустическую запись сигналов в природе и последующий сравнительный визуальный анализ осциллограмм для исследования стационального распределения саранчовых Тувинской и Убсунурской котловин в южной Сибири (Бенедиктов, 1994). Ф.П. Фишер с соавторами на основании акустического сканирования оценивали состояние пустошей в Баварии (Fischer et al, 1997, цит. по обзору: Riede, 1998).

Новые возможности для биоакустического мониторинга состояния экосистем предоставили современные компьютерные технологии. Так, публикуемая с 1998 г. серия работ британских исследователей Е.Д. Чесмора и соавторов (напр., Chesmore, Femminella, Swarbrick, 1998; Chesmore, Nellenbach, 2001; Chesmore, 2004; Chesmore, Ohya, 2004) демонстрирует успешное использование для идентификации видов прямокрылых оригинального программного обеспечения, основанного на принципе так называемых искусственных нейронных сетей. Имеется и опыт

использования разработок данного коллектива для целей экологического мониторинга (Brandes, 2005). В этой же работе заявлено о планах создания специальной компьютерной базы акустических сигналов прямокрылых.

Постскриптум. У нас был шанс включиться в данное направление исследований и даже, возможно, опередить немецких и британских коллег. Автор данных строк занимается компьютерным анализом акустических сигналов прямокрылых, начиная с 90-х годов XX века (Озерский, 1995; Озерский, Попов, 1996; Озерский, Щеканов, 2001). В 1999, 2000 и 2001 годах собранным мной коллективом, состоявшим из сотрудников ИЭФБ им. И.М. Сеченова РАН и биолого-почвенного факультета СПбГУ, были осуществлены три последовательные попытки получить в Российском Фонде Фундаментальных Исследований финансирование проекта, озаглавленного «Использование акустической деятельности насекомых в биоиндикации и экологическом мониторинге» (заявки 99-04-49549-а, 00-04-48902-а, 01-04-49633-а) и фактически полностью описывающего подходы, впоследствии реализованные Чесмором (на момент подачи заявок эти работы нам были не известны). Проект не был поддержан фондом ни разу, из-за отсутствия финансирования работы пришлось свернуть. В качестве полезного итога нереализованного проекта можно рассматривать создание интернет-ресурса «Голоса животных Северо-Запада России» (<http://sounds.evol.nw.ru>, <http://nwasounds.herzen.spb.ru>), поддержанного этим же фондом в 2004 г. (04-07-90206-в) и содержащего, в том числе, акустические записи прямокрылых, первоначально осуществленные для разработки системы мониторинга. Поскольку первые работы коллектива Чесмора датируются, по меньшей мере, 1998 годом, у меня не вызывает сомнения независимость их работы и справедливость их приоритета. В то же время, вовремя предоставленное финансирование нашего проекта могло бы позволить, по крайней мере, сопоставимые сроки разработки системы, а возможно – и опережение разработок британских коллег. К сожалению, в настоящее время эту возможность можно считать упущенной.

Литература

- Бей-Биенко Г.Я., Мищенко Л.Л. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. Т. 1 и 2. – М.-Л.: изд-во АН СССР, 1951. – 667 с.
- Бенедиктов А.А. Акустическая коммуникация саранчовых (Orthoptera, Acrididae) как модель для мониторинга геоэкосистем // Комплексное изучение аридной зоны Центральной Азии. Материалы международного рабочего совещания (12-14 сентября 1994 г., г. Кызыл). – Кызыл, 1994. – С. 89-90.

- Биологический энциклопедический словарь. – М.: Советская Энциклопедия, 1986. – 832 с.
- Веденина В.Ю. Роль полового отбора в эволюции акустических сигналов прямокрылых насекомых (Insecta: Orthoptera) // Электронная публикация: <http://macroevolution.narod.ru/vedenina.htm>
- Горохов А.В. Закономерности ландшафтно-стационального распределения сверчков (Orthoptera, Grylloidea) юга аридной зоны СССР // Ландшафтная экология насекомых. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 4-14.
- Жантиев Р.Д. Биоакустика насекомых. – М.: изд-во Моск. Университета, 1981. – 256 с.
- Кеппен Ф.П. Вредные насекомые. Т. 2. Специальная часть: 1. Прямокрылые, жуки и перепончатокрылые. – СПб, 1882. – 585 с.
- Копанева Л.М., Иванова И.В. Прямокрылые (саранчовые и кузнечики) – индикаторы уровня сукцессий антропогенного типа // Актуальные вопросы зоогеографии. – Кишинев, 1975. – С. 118-119.
- Литвинова Н.Ф. Особенности биотопического распределения саранчовых в связи с их экологической валентностью // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 143. Систематика, фаунистика и экология ортоптероидных насекомых. – Л.: Наука, 1986. – С. 59-64.
- Озерский П.В. Сравнение двух географически изолированных популяций сверчка *Gryllus bimaculatus* в отношении селективности самок к временным параметрам призывного сигнала самцов // Ж. эвол. биохим. физиол. – 1995. – Т. 31 (3). – С. 277-285.
- Озерский П.В., Попов А.В. Призывные сигналы сверчков *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae) // Зоол. журн. – 1996. – Т. 75 (11). – С. 1631-1643.
- Озерский П.В., Щеканов Е.Е. О взаимосвязи между временными параметрами призывного сигнала сверчка *Gryllus bimaculatus* // Ж. эвол. биохим. физиол. – 2001. – Т. 37 (1). – С. 37-40.
- Попов А.В. Акустическое поведение и слух насекомых. – Л.: Наука, 1985. – 256 с.
- Правдин Ф.Н. Ортоптероидная группировка, ее структура и значение в биоценозе // Тр. Всесоюзного энтомологического общества. Т. 57. Систематика и экология прямокрылых насекомых. – Л.: Наука, 1974. – С. 38-65.
- Рубцов И.А., Копанева Л.М. Местообитания и условия массового размножения саранчовых Приангарья // Тр. Всесоюзного энтомологического общества. Т. 57. Систематика и экология прямокрылых насекомых. – Л.: Наука, 1974. – С. 86-97.
- Сергеев М.Г. Формирование сообществ прямокрылых насекомых на газонах города диффузного типа (на примере новосибирского Академгородка) // Антропогенные воздействия на сообщества насекомых. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 105-112.

- Сергеев М.Г. Многовидовые сообщества Orthoptera основных ландшафтов Северного Алтая и опыт их классификации // Ландшафтная экология насекомых. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 15-26.
- Сергеев М.Г., Иванова И.В., Карелина Р.И., Чогсомжав Л. Распределение, численность и роль в многовидовых сообществах // Сибирская кобылка (*Aeropus sibiricus* L.). – Новосибирск: Наука, 1995. – С. 67-112.
- Brandes S. Tropical Ecology, Assesment, and Monitoring (TEAM) Initiative. Acoustic monitoring protocol // Электронная публикация, 2005, http://www.teaminitiative.org/application/resources/pdf/Acoustic_4_1_05.pdf.
- Chesmore D. Automated bioacoustic identification of species // Anais da Academia Brasileira de Ciencias. – 2004. – V.76 (2). – P. 436-440.
- Chesmore E.D., Nellenbach C. Acoustic methods for the automate detection and identification of insects // Acta Horticulturae. – 2001. – V. 562. – P. 223-231.
- Chesmore E.D., Ohya E. Automated identification of field-recorded songs of four British grasshoppers using bioacoustic signal recognition // Bulletin of Entomological Research. – 2004. – Vol. 94 (4). – P. 319-330.
- Chesmore E.D., Femminella O. P., Swarbrick M. D. Automated analysis of insect sounds using time-encoded signals and expert systems – a new method for species identification // in: Bridge P., Jeffries P., Morse D.R., Scott P.R. (eds). Information technology, plant pathology and biodiversity. CAB International, Wallingford, UK. 1998. – P. 273-287.
- Riede K. Acoustic monitoring of Orthoptera and its potential for conservation // Journal for insect conservation. – 1998. – V. 2, – P. 217-223.

P.V. Ozerski

Acoustic monitoring, a perspective approach to the terrestrial ecosystems state control

SUMMARY

Grasshoppers (Acrididae) and katydids (Tettigoniidae) are known as habitat-specific insects usable for indication of the types and the succession stages of ecosystems. At the same time, many of them use species-specific sounds for acoustic communication. Therefore it is possible to use acoustic signals of these insects for the ecological monitoring. Recently this approach is realized by E.D. Chesmore in UK and includes using computer software for the automatic identification of the species of insects. Nearly at the same time as Chesmore a similar approach has been proposed by several Russian entomologists but it was not realized.

Эндобионтные инфузории млекопитающих

Актуальность темы

Инфузории из пищеварительного тракта травоядных млекопитающих известны науке уже почти полтора века. За это время они служили объектами исследований в различных областях биологии. Изучены особенности ультраструктуры и метаболизма этих инфузорий, выявлено значительное число видов хозяев в различных географических точках. Тем не менее, проблемы систематики и филогении эндобионтных инфузорий млекопитающих до сих пор не были решены.

К настоящему времени сложилась весьма неравномерная, фрагментарная картина изученности эндобионтных инфузорий. В мировой фауне описано более 500 видов эндобионтных инфузорий млекопитающих (Корнилова, 2004), однако подавляющее большинство видов не было изучено с момента описания, значительная часть исследований других видов ограничена методиками конца 19 - начала 20 века. На фоне определенных достижений в изучении легко получаемых и культивируемых инфузорий из рубца жвачных, преимущественно офриосколецид, сохранились огромные пробелы в знаниях об остальной многочисленной группе эндобионтных инфузорий из кишечника непарнокопытных, хоботных, приматов и грызунов.

Дефицит информации о таких семействах, как *Buetschliidae*, *Ditoxidae*, *Spirodiniidae* и ряда других затрудняет понимание становления и эволюции эндобионтных инфузорий. Родственные отношения эндобионтных инфузорий млекопитающих во всех известных системах моделируются без учета филогении и палеогеографии хозяина. Вследствие сложности в получении материала, а также из-за отсутствия определителей, фауна эндобионтных инфузорий млекопитающих редко оказывается объектом для изучения в современной зоологии. В конце XX века, к началу наших исследований в литературе не было публикаций о фауне эндобионтных инфузорий таких специфических хозяев, как кулан, лошадь Пржевальского, якутская лошадь, сибирская косуля, якутский толсторог и ряда других редких копытных Средней Азии, Западной и Восточной Сибири.

Изучение хозяина, особенностей его распространения, пищевого и социального поведения, является важной и неотъемлемой частью изучения эндобионтных инфузорий. Однако в мировой литературе, посвященной эндобионтным инфузориям, хозяину почти не уделяется внимания. В большинстве случаев только называется вид и его местообитание, иногда - состав корма. Особенности поведения хозяина, неразрывно связанные с жизнедеятельностью эндобионтных инфузорий, его история и география остаются практически никем не отмеченные. В то же время, многие из млекопитающих - хозяева уникальной фауны эндобионтных инфузорий - находятся под угрозой исчезновения с лица Земли. Вместе с ними исчезнет множество видов эндобионтных инфузорий, так и оставшихся безымянными.

Цель и задачи работы

Основной целью настоящего исследования было проведение ревизии системы эндобионтных инфузорий млекопитающих с учетом всех имеющихся данных морфологии, ультраструктуры, молекулярного анализа ДНК этих инфузорий и современных представлений об их филогении, тесно связанной коэволюционными процессами с особенностями происхождения, распространения и поведения хозяев.

Для этого были поставлены следующие задачи:

- изучить всю имеющуюся литературу по описанию видов эндобионтных инфузорий млекопитающих. Собрать оригинальный материал и провести исследование малоизученных видов для уточнения и восполнения недостающих сведений о таксономически значимых признаках;
- обобщить накопленные в мировой литературе данные по особенностям строения клетки и генома, метаболизма эндобионтных инфузорий (на светооптическом, электронно-микроскопическом, биохимическом и молекулярном уровнях). Провести дополнительные самостоятельные исследования по этим вопросам;
- изучить адаптации и изменчивость эндобионтных инфузорий млекопитающих, основные направления эволюции приспособлений к захвату пищи, к локомоции, к укреплению покровов и ряда других;
- сформулировать представления о происхождении эндобионтных инфузорий млекопитающих, о возможных путях

коэволюции инфузорий и хозяев. Оценить возможности распространения эндобионтных инфузорий млекопитающих в свете палеогеографических данных о хозяевах;

- разработать схему филогенетических отношений основных таксонов эндобионтных инфузорий млекопитающих с учетом ультраструктурных, молекулярных, экологических особенностей инфузорий и особенностей пищеварения, поведения и распространения хозяев;

- провести ревизию системы эндобионтных инфузорий млекопитающих;

- составить атлас-определитель эндобионтных инфузорий млекопитающих.

Защищаемые положения

1. Филогения эндобионтных инфузорий связана с особенностями строения, распространения, пищевого и социального поведения млекопитающих - хозяев. Приуроченность инфузорий к определенному хозяину может выступать как весомый диагностический признак и должна учитываться в кладистических построениях.

2. Предлагается новая система современных эндобионтных инфузорий млекопитающих. Согласно этой системе все эндобионтные инфузории млекопитающих (за исключением сукторий) включены в подкласс Trichostomatia, при этом подвергается ревизии подкласс Trichostomatia, ряд семейств и родов. Принято подразделение подкласса Trichostomatia на 3 отряда (из них один новый), в составе которых принимаются 23 семейства, 129 родов.

Научная новизна

Впервые в мировой практике проведено сравнительно-морфологическое исследование всех известных групп эндобионтных инфузорий млекопитающих; изучена ультраструктура ряда представителей семейств Buetschliidae, Ditoxidae, Spirodiniidae, Cycloposthiidae; сделан молекулярный анализ ДНК (гена 18S рРНК) инфузорий, обитающих в кишечнике лошадиных.

Произведена ревизия видоспецифичных признаков, выявлены ценные, ограниченно ценные и несущественные для систематики признаки.

Составлен и опубликован аналитический обзор истории исследований эндобионтных инфузорий млекопитающих за весь период их изучения (более 1000 наименований), составлена сводка по всем известным видам этих инфузорий (Корнилова, 2004 а).

Составлен, опубликован и переиздан определитель инфузорий лошадиных (Корнилова, 1995, 2003 б). Определитель эндобионтных инфузорий млекопитающих составлен и готовится к печати.

Исследована фауна инфузорий кишечника эндемичных якутской лошади и туркменского кулана, и определены комплексы характерных для них эндобионтных видов. Данные комплексы являются специфичными для исследуемых хозяев.

Осуществлена инвентаризация видового состава эндобионтных инфузорий ряда копытных в аридной и таежной зонах Евразии, в результате которой выявлено более 100 видов и форм инфузорий, многие из которых являются новыми для фауны бывшего Советского Союза. Разработаны новые методы сбора и обработки материала для исследований.

Описаны 3 новых рода и 6 новых видов эндобионтных инфузорий, а также новый отряд.

Теоретическое и практическое значение работы

Результаты исследований дополняют современные представления о биологических особенностях, системе и филогении инфузорий. Полученные данные могут оказать помощь исследователям в понимании коэволюционных процессов в комплексах "эндобионт-хозяин". Они позволяют сделать определенные выводы относительно происхождения и эволюции исследованной группы.

Проведена сравнительно-морфологическая оценка систематической значимости разнообразных признаков трихостоматид и на основании их комплекса предложена оригинальная система подкласса Trichostomatia, объединяющая около 500 видов эндобионтных инфузорий.

Собрана, каталогизирована и хранится на кафедре зоологии РГПУ им. А. И. Герцена коллекция фиксированных эндобионтных инфузорий 136 видов из 27 видов хозяев.

Доказана возможность использования коллекционных формалиновых препаратов с долгим сроком хранения в электронно-микроскопических исследованиях эндобионтных инфузорий.

Уточнен диагноз кишечных заболеваний некоторых приматов, содержащихся в зоопарках, предложены меры по профилактике балантидиаза.

Разработан метод прижизненного нетравматического взятия проб у жвачных млекопитающих, который позволяет проводить мониторинг фауны эндобионтов одних и тех же особей хозяина на протяжении многих лет.

Разработан "метод калиброванной капли", который позволяет более быстро и эффективно проводить анализ проб содержимого пищеварительного тракта исследуемых млекопитающих на предмет одновременного выявления комплекса видов эндобионтных инфузорий, их плотности и процентного соотношения, морфометрических параметров клеток.

Созданы и апробированы определители видов эндобионтных инфузорий, которые могут использовать в своей работе зоологи, протозоологи, ветеринары, паразитологи, экологи, преподаватели и студенты вузов, учителя школ, руководители детских биологических кружков.

Материалы и отработанные методы исследований используются и могут быть использованы в таких курсах для студентов и магистрантов вузов, как "Зоология беспозвоночных", "Протистология", "Физиология домашних животных", "Экология животных", "Зоогеография", "Зоопсихология и сравнительная психология", "Паразитология", "Теория эволюции". Эндобионтные инфузии млекопитающих являются хорошими объектами для демонстрации строения клетки инфузорий, знакомства с экологическими группами простейших, для освоения методов работы с определителем на лабораторно-практических занятиях в вузе и в школе.

Часть результатов исследования использована при написании учебников по биологии для 9 и 11 класса средней школы с грифом

"Рекомендовано Министерством образования Российской Федерации".

Апробация работы

Основные результаты исследования докладывались и обсуждались на заседаниях кафедры зоологии Российского государственного педагогического университета им. А.И.Герцена (Санкт-Петербург, 1987 - 2005), кафедры зоологии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета (2004, 2006), кафедры физиологии Якутской государственной сельхозакадемии (2001, 2003, 2004), на семинарах Института ветеринарной медицины Якутской государственной сельхозакадемии (Якутск, 2001, 2003, 2004), межвузовских конференциях "Вопросы экологии и охраны природы" (Горно-Алтайск, 1992), "Биология и экология в системе современного образования" (Ставрополь, 1994); международной конференции "Экология и образование" (Петрозаводск, 1994), научно-практической конференции посвященной юбилею профессора Пономаревой И. Н. "Современные проблемы методики обучения биологии и экологии" (Санкт-Петербург, 1999), научно-практической конференции "Проблемы Северо-запада: экология и образование" (Санкт-Петербург, 1999), VI Российско-Американской научно-практической конференции, посвященной 300-летию Санкт-Петербурга (Санкт-Петербург, 2003), международной научно-практической конференции "Биосфера и человек" (Майкоп, 2001), I и II научно-практической конференции "Проблемы методики биологии и экологии в условиях модернизации образования" (Санкт-Петербург, 2003, 2004), I и II международной научно-практической конференции "Животные в антропогенном ландшафте" (Астрахань, 2003, 2004), III и V Всероссийской научно-практической конференции "Биологическая наука и образование в педвузах (Новосибирск, 2003, 2005), III методологической конференции "Методология и методика научных исследований в биологическом и экологическом образовании" (Санкт-Петербург, 2003), II и III научно-практической конференции "Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных" (Санкт-Петербург, 2002, 2003), IV научно-практической конференции "Экологическое образование и экологическая наука: сотрудничество и проблемы" (Архангельск,

2004), IV международных чтений памяти профессора В. В. Станчинского (Смоленск, 2004).

Публикации

Результаты исследований по эндобионтным инфузориям млекопитающих опубликованы в 70 печатных работах, в том числе в 2 монографиях, 2 брошюрах, 36 статьях, 30 материалах докладов международных и всероссийских конференций. Одна статья опубликована за рубежом. Кроме того, часть материалов работы использована в учебниках для средней школы: для 9-го класса (на стр. 198) (Пономарева и др., 2001) и 11-го класса (на стр. 12 - 13, 150 - 151, 154 - 156) (Пономарева и др., 2002), а также в учебном пособии по экологии для студентов педвузов (Пономарева и др., 2005).

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 1985 - 2005 гг. на территории России, Казахстана, Украины, Турции, Франции и Финляндии. Кроме того, А.В. Янковским были переданы нам для изучения коллекционные материалы по инфузориям из Австралии. Всего собрано и обработано 892 пробы из более чем 50 пунктов указанных территорий, в том числе в заповедниках Барсакельмесском, Капчагайском, Аскания-Нова, а также в Ленинградском, Московском, Калининградском, Большереченском (Омская обл.) и Алматинском Зоопарках.

К настоящему времени в коллекции эндобионтных инфузорий, собранной в процессе нашей работы и хранящейся на кафедре зоологии РГПУ им. А.И.Герцена, представлены 136 видов инфузорий, среди них 75 видов инфузорий лошадиных (88% от общего числа известных видов и форм лошадиных), в том числе 3 серии синтипов и 4 гапантотипа. Непосредственно нами изучены 120 видов эндобионтных инфузорий, из них 6 новых, 18 - впервые после первоописания (в том числе 9 типовых).

Кишечные инфузории изучены в 180 пробах из кишечника кушумской, якутских лошадей, туркменских куланов, а также в 445 фекальных пробах из туркменских куланов, домашних лошадей и пони, лошадей Пржевальского, бурчеллиевых зебр, зебры Греви, ослов домашних, гибридов лошадиных, американских тапиров,

белого носорога, азиатских и африканских слонов, капибар, бегемотов обыкновенных и карликовых, белоруких гиббонов и черных макак.

Инфузории - обитатели преджелудков обнаружены и исследованы в 81 пробе, в том числе изучены пробы из рубца сайгаков, косуль сибирских, лосей, диких и домашних северных оленей, снежных баранов, быков, овец и коз домашних, овцебыка, двугорбых верблюдов, а также из преджелудка серого кенгуру. Часть прижизненного материала из рубца жвачных получена при помощи зонда или из жвачки. Инфузории, обитающие в преджелудках бегемота обыкновенного, были найдены в фекальных пробах.

Материал из кишечника (слепая кишка, большая ободочная кишка, малая ободочная и прямая кишка) и из вскрытых преджелудков (рубец, сетка, книжка) собирали немедленно после забоя животного, чтобы содержимое пищеварительного тракта не успело охладиться. Содержимое отбирали в стеклянную бутылочку из-под пенициллина или тару большей емкости и тотчас же заливали равным количеством теплого фиксатора. Часть материала помещали в термоконтейнер без добавления каких-либо химических веществ для последующего прижизненного изучения инфузорий.

Большая часть материала фиксировалась 4% нейтральным формалином и хранилась при комнатной температуре. Сборы, предназначенные для электронно-микроскопических исследований, фиксировали 2,5% р-ром глутаральдегида на 0,1 М какодилатном буфере (рН 7,2 или 7,4). Формалиновые сборы эндобионтных инфузорий млекопитающих также оказались пригодны для электронно-микроскопических исследований, в том числе материалы после 20 лет хранения (Корнилова и др., 2006). Пробы, предназначенные для выделения ДНК инфузорий, фиксировали 95% этиловым спиртом и хранили в морозильной камере.

Измерение инфузорий проводили окулярным микрометром (x220, x440 и x600). Изучение морфометрии проведено на случайных выборках. При этом каждый раз измеряли не менее 50 экземпляров инфузорий, а для видов, встречавшихся единично - не менее 20 экземпляров.

Для сравнения фауны инфузорий из разных хозяев, из разных мест использовали индекс Чекановского-Сьеренсена. Этот метод основан на анализе сходства между парами фаун животных-хозяев.

Значение индекса определяется как отношение удвоенного числа общих видов (то есть, присутствующих в обоих списках) в сравниваемых фаунах к сумме всех видов обеих фаун.

Для приготовления окрашенных препаратов использовали метиловый зеленый, нейтральный красный, раствор Люголя. С целью избирательного выявления ядерного аппарата были использованы реакция Фельгена и кислый гемалаун Майера. Инфрацилиатуру инфузорий импрегнировали протарголом по Бодиану.

Для трансмиссионной электронной микроскопии отмытые клетки инфузорий помещали в 1% или 1,25% OsO_4 в 0,1M какодилатном буфере (1 ч., 0°C), обезживали в спиртах и пропиленоксиде, и заключали инфузорий (поштучно) в смесь аралдита с эпоном. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоммах Reichert III C и Reichert-Jung OMU 2, контрастировали насыщенным водным раствором уранилацетата (1 ч) и цитратом свинца (5 мин) и изучали на электронных микроскопах Hitachi 12 (в лаборатории МГУ) и Tesla Bs 500 (в лаборатории БиНИИ СПбГУ).

Для сканирующей электронной микроскопии отмытые клетки инфузорий дегидратировали в спиртах возрастающей концентрации и ацетоне, сушили методом перехода критической точки CO_2 . Препараты напыляли золотом и исследовали в электронном микроскопе Cambridge (в лаборатории МГУ).

При подготовке инфузорий к секвенированию отбирали по 30 - 50 особей инфузорий одного вида под бинокулярной лупой. Экстракция ДНК, ПЦР-амплификация и анализ гена 18S рРНК были проведены на базе Гэльфского университета (Канада).

Проведены полевые и стационарные наблюдения (более 500 часов) за поведением диких млекопитающих (хозяев эндобионтных инфузорий) в заповедниках и заказниках: Барсакельмесском (1977 - 1987), Окском (1981), Гостилицком (1982 - 1986), Капчагайском (1986), Аскания-Нова (1986, 1999); в зоопарках: Ленинградском (1985 - 2004), Алматинском (1986, 1988), Московском (1999 - 2005), Якутском (2001, 2003), Калининградском (2006) в городах Париж и Лабенна (Франция, 2001), Хельсинки (Финляндия, 2002), Стокгольм (2005). Также наблюдали за поведением домашних животных (груминг, копрофагия) на конезаводах, фермах, у частных владельцев.

Стадность свободноживущих диких животных оценивали при помощи индекса стадности, то есть отношения количества всех встреченных животных определенного вида к числу всех встреченных стад данного вида, и показателя стадности. Показатель стадности характеризует встреченные стада в зависимости от количества животных в них. Эти данные группируются в ряды, в каждом ряду подсчитывается количество особей и устанавливается процент к общему числу встреченных животных. Анализ полученных таким образом данных позволяет выяснить, в стадах какого размера сгруппировано основное поголовье животных и охарактеризовать их сезонные и другие биологические особенности. При наблюдениях за пищевым и социальным поведением домашних лошадей, ослов, верблюдов, крупного и мелкого рогатого скота, а также диких травоядных животных, отмечена частота копрофагии и взаимного облизывания морды у животных.

Филогенетические отношения таксонов инфузорий изучались с использованием кладистических методов. Для этого разработана оригинальная матрица из 25 пунктов, с использованием как морфометрических признаков инфузорий, так и данных по биологии хозяина. Вычисления проводились с использованием программы HENNIG 86 - Tree Gardener 1.0, созданной доктором К. Рамос (Музей зоологии в Сан-Пауло, Бразилия). В результате проведенного анализа было получено максимально парсимоничное дерево выбранное функцией "консенсус" из 100 вариантов, созданных в программе HENNIG.

Кладограммы на базе данных молекулярного анализа гена 18S рРНК выполнены при помощи программы PHYLIP (vers. 3.51C), выбор производился из 1000 вариантов дендрограмм. Для анализа использовали имеющиеся в литературе сиквенсы желудочных инфузорий и оригинальные данные по кишечным инфузориям из якутской лошади.

2. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ЭНДОБИОНТНЫХ ИНFUЗОРИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

2.1. История открытия и описания видов и родов эндобионтных инфузорий млекопитающих

Впервые о нахождении инфузорий в пищеварительном тракте млекопитающих сообщили Грюби и Делафон (Gruby, Delafond, 1843), в короткой статье был дан перечень простейших без их описания. В 1859 году Ф. Штейн (Stein, 1859) описал первые несколько видов инфузорий из рубца домашнего рогатого скота. Первые инфузории из кишечника лошади были описаны А. Фиорентини (Fiorentini, 1890). После открытия специфической инфузорной фауны в кишечнике, эндобионтных простейших стали разделять на две группы: обитатели преджелудков или рубца жвачных и обитатели слепой и толстой кишки.

В России в первой половине XX века изучением эндобионтных инфузорий из пищеварительного тракта копытных занимались Г.Н.Гассовский, В.А.Догель, А.А.Стрелков, Ю.И.Полянский. Фауну инфузорий из кишечника кавиоморфных грызунов впервые исследовали бразильские ученые А.Кунха, Х.Муниц, Г.Фрейтас, Ф.Фонсека. В 70-х годах XX века становятся известными учеными и до сегодняшнего дня возглавляют свои школы эндобионтной протозоологии Б.Дехорити (США), С.Имаи (Япония) и В. Ван Ховен (ЮАР). Их работы представляют широкий спектр исследований по многим видам хозяина из различных географических зон.

Начало нового века и тысячелетия ознаменовалось новыми открытиями в фаунистических исследованиях эндобионтных инфузорий. Среди них - описание нескольких родов и видов трихостоматид из преджелудков бегемота (Ito et al., 2002), австралийских сумчатых (Cameron et al., 2000; Cameron, O'Donoghue, 2002, 2003); нахождение новой суктории *Strelkowella urunbasiensis* в кишечнике якутской лошади (Kornilova, 2004). Сегодня известно уже более 500 видов эндобионтных инфузорий млекопитающих, и исследование инфузорной фауны этого класса продолжается.

2.2. Современное состояние изученности видового состава и распространения эндобионтных инфузорий млекопитающих на Земле

Большинство работ связаны с изучением инфузорий крупного и мелкого рогатого скота и лошадей. Среди других хозяев, у которых изучены эндобионтные инфузории, можно отметить многих жвачных парнокопытных (быки, антилопы и другие полорогие, различные олени, оленек, жираф), нежвачных парнокопытных (свиньи и бегемот), мозолоногих, непарнокопытных (носороги, тапир, различные лошадиные), даманов, слонов, приматов (гиббоны, шимпанзе, горилла и другие), грызунов (капибара, морская свинка, гунди, капский землекоп, белка обыкновенная, различные мыши и полевки), различных австралийских сумчатых (кенгуру, валлаби). Распространение эндобионтных инфузорий на планете зависит только от распространения хозяев.

2.3. Современные представления о системе эндобионтных инфузорий млекопитающих

Штейн (Stein, 1859) поместил открытый им род *Isotricha* в отряд *Holotricha* Stein, 1859; семейство *Ophryoscolecina* - в отряд *Heterotricha* Stein, 1859. Бючли (Butschli, 1889) выделил подотряд *Trichostomata* по признаку отсутствия/наличия ресничек в "ротовой полости". В системе Дофлейна (Doflein, 1901) появляется подотряд *Entodiniomorpha*.

Серьезным событием в систематике инфузорий стало выделение двух классов: *Vestibuliferea* Puytorac et al., 1974 и *Litostomatea* Small & Lynn, 1981. В системе Пюиторака (Puytorac, 1994) принимались оба этих класса в составе подтипа *Filicorticata* Puytorac et al., 1993. В класс *Litostomatea* в системе Puytorac, 1994 из всех эндобионтов млекопитающих было помещено только семейство *Buetschliidae* Roche, 1913 (отряд *Naptorida* Corliss, 1974; подотряд *Archistomatina* Puytorac et al., 1974). Остальные семейства распределялись в трех отрядах класса *Vestibuliferea* Puytorac et al., 1974: *Trichostomatida* Butschli, 1889, *Entodiniomorpha* Reichenow in Doflein & Reichenow, 1929 и *Vlepharocorythida* Wolska, 1971.

В настоящее время в мире доминирует система Линна и Смолла (Lynn, Small, 2000). По ней почти все эндобионтные инфузории

млекопитающих оказываются в пределах класса Litostomatea Small & Lynn, 1981, подкласса Trichostomatia Butschli, 1889.

Молекулярно-филогенетическое древо инфузорий, построенное по сиквенсам гена 18S рРНК, с успехом подтвердило предположения Линна и Смолла о родственных отношениях между инфузориями со сходно организованной инфрацилиатурой. Благодаря секвенированию удалось определить место австралийских эндобионтных инфузорий млекопитающих в общей системе трихостоматид (Cameron, O'Donoghue, 2004).

Многие ученые пытались систематизировать обширное семейство Ophryoscolecidae, в которое входит около четверти всех известных видов эндобионтных инфузорий (Schuberg, 1888; Dogiel, 1927; Kofoid, MacLennan 1930, 1932, 1933; Lubinsky, 1957, 1958; Latteur, 1968, 1969, 1970). К настоящему времени описана масса новых видов офриосколецид, многие из которых могут быть младшими синонимами уже известных видов. К сожалению, при наличии четких и ясных родовых признаков, видовые критерии офриосколецид весьма расплывчаты и не надежны. В большинстве случаев они сведены к форме и расположению ядра и пелликулярных выростов, то есть к наиболее изменчивым признакам.

Среди публикаций по систематике инфузорий следует отметить работу И.В.Довгаля (Dovgal, 2002), в ней, в частности, произведена ревизия системы сукторий - обитателей пищеварительного тракта непарнокопытных.

2.4. Особенности строения клетки эндобионтных инфузорий

Ресничный аппарат. У многих трихостоматид произошла значительная редукция соматической цилиатуры, компактное группирование ресничных пучков и дуг, оформление глубокого, хорошо армированного, часто втяжного вестибулюма с хорошо развитой адоральной цилиатурой.

Многие эндобионтные инфузории имеют мощные ресничные образования - цирры ("цирри"), или синцилии. Разделение синцилиев можно наблюдать только в дистальной их части, тогда как кинетосомы в их основании располагаются сплошными плотными рядами. Самостоятельное биение отдельных синцилиев свидетельствует о физиологической обособленности одного синцилия от другого (Герасимова, Серавин, 1979).

Общим признаком инфузорий класса Litostomatea выступает наличие двух лент трансверсальных фибрилл вместо одной (Lynn, Small, 2000). Характерным признаком трихостоматид является наличие в кинетоме исключительно одиночных соматических кинетосом, или монокинетид, и редукция альвеол в пелликуле.

Кортекс наиболее полно изучен у офриосколецид (Герасимова, Серавин, 1978, 1979; Furness, Butler 1983, 1988 и др.). У *Epidinium escaudatum* относительно толстый кортекс (350 - 600 нм) состоит из нескольких слоев: снаружи зернистый или волокнистый гликокаликс (около 50 нм), затем тройной мембранный слой толщиной около 20 нм (вторая и третья мембраны гомологичны альвеолярным мембранам других инфузорий, по Furness, Butler, 1983), далее гранулированный однородный слой толщиной 60 - 280 нм, заполняющий складки рельефа. Еще глубже залегает электронно-прозрачный материал, содержащий двухрядные пакеты продольных микротрубочек. Внутренний, самый глубокий слой кортекса представлен пластом толщиной 100 - 200 нм, выполненным из микрофиламентов толщиной 5 нм, расположенных под прямым углом к пакетам микротрубочек и объединенных в плотную сеть. У остальных офриосколецид ультратонкое строение клетки почти идентично *Epidinium*, есть небольшие отличия в числе слоев ретроцилиарных фибрилл, образующих цитофарингальную корзину (2 - 3), в эластичности пограничного филаментозного слоя, разделяющего эктоплазму и эндоплазму и некоторых других. Кортекс офриосколецид бывает усложнен кутикулярными шипами и пальцевидными выростами разной длины и численности.

В пределах отряда Entodiniomorpha встречены инфузории с разной степенью развития кортекса. Наряду с тонкими, относительно слабыми покровами некоторых бючлид можно наблюдать прочный кортекс у представителей семейства Ditoxidae и Spirodiniidae. У этих инфузорий обнаружены многочисленные длинные пластины в составе кутикулы, лежащие плоскостями параллельно друг другу вдоль всей клетки от переднего к заднему концу и придающие кортексу высокую механическую прочность.

Скелетные образования. Догель (Dogiel, 1923 a) первым обратил внимание на особенности строения плотных ячеистых пластин, придающих особую механическую прочность многим эндобионтным инфузориям, и применил термины "скелет" и "скелетные пластины".

В настоящее время установлено, что основным компонентом скелетных пластин является амилопектин (Coleman, 1980). Функциями скелетных пластин предполагаются: защитная от внешних воздействий, опорная для различных внутриклеточных структур, а также запасание питательных веществ углеводной природы. Скелет имеется у представителей 158 видов 33 родов эндобионтных инфузорий.

Вакуоль с конкрециями - это уникальное образование, не встречающееся ни у каких других инфузорий, кроме трихостоматид. Она найдена у представителей 27 родов 3 семейств (Buetschliidae, Paraisotrichidae, Polydiniellidae). Шуберг (Schuberg, 1888) первым обратил внимание на особую внутриклеточную структуру, представляющую собой компактное скопление кристаллоидных гранул ("konkrementenhaufen" по Schuberg, 1888), заключенных в обособленный пузырек или вакуоль. Позже это образование получило название "вакуоль с конкрециями" ("konkrementenvakuole" по Dogiel, 1929). Догель предположил функцию вакуоли с конкрециями в качестве органоида равновесия или "механорецепции" (Dogiel, 1929). Наибольшего размера вакуоль с конкрециями достигает у Polydiniellidae из кишечника слона (до 50 мкм в диаметре).

Структурные компоненты вакуоли с конкрециями тесно связаны с булавовидными ресничками на ее поверхности, сами конкреции (в основном состоящие из солей кальция) лежат в гомогенной цитоплазме. Стенка вакуоли состоит из плотной щетки ретроцилиарных фибрилл, отходящих от кинетосом булавовидных ресничек. Снаружи стенка вакуоли окружена многочисленными гидрогеносомами.

Другие структуры клетки. Несмотря на значительные различия по размеру, форме клетки и органелл, расположению ресничек, все трихостоматиды характеризуются большим сходством ультраструктуры. Как у большинства анаэробных инфузорий, митохондрии у эндобионтных инфузорий замещены гидрогеносомами. Обычно гидрогеносомы имеют двухслойную мембрану, округлую форму, диаметр 0,3 - 1 мкм.

Что касается морфологии ядерного аппарата инфузорий из пищеварительного тракта млекопитающих, - и у трихостоматид, и у эндобионтных сукторий подавляющее большинство представителей имеет один макронуклеус (округлый или колбасовидный) и один

микронуклеус (округлый или овальный) с хорошо выраженным кариофором.

2.5. Особенности питания эндобионтных инфузорий

Выделены трофические группы инфузорий, питающихся преимущественно: растительными клетками и волокнами; зернами крахмала; бактериями и другими микроорганизмами; инфузориями. Взрослые трофозоиты эндобионтных инфузорий могут длительное время (вплоть до деления клетки) питаться только растительными волокнами и зернами крахмала. Однако для нормального размножения и роста молодых особей им необходимо поедать бактерий (Owen, Coleman, 1977; Grain, 1994). Таким образом, деление на трофические группы более справедливо для взрослых особей инфузорий.

Захват растительных волокон. Многие трихостоматиды способны заглатывать крупные части растений, могут отщипывать довольно большие волокна даже от целых, не пережеванных хозяином листочков растений, зерновых пленок.

Метаболизм углеводов. Для всех эндобионтных инфузорий млекопитающих характерен анаэробный метаболизм. В строгих анаэробных условиях в гидрогеносомах образуются ацетат, H_2 , АТФ и небольшое количество CO_2 . В присутствии следов кислорода может происходить выделение H_2O .

В метаболических процессах инфузорий нередко участвуют эндоцитобионтные метанообразующие архебактерии. Они окисляют выделяемый гидрогеносомами инфузорий водород углекислотой, накапливающейся в процессе жизнедеятельности инфузории, с выделением метана. Этот процесс выгоден как археям, так и инфузориям (Громов, 1998).

Целлюлоза в большинстве случаев переваривается инфузориями только в присутствии симбионтных целлюлозоразрушающих бактерий (Coleman, 1980), однако некоторые крупные офриосколециды могут самостоятельно переваривать целлюлозу, например, *Eudiplodinium maggii* (Michalowski, 1997).

Метаболизм белков и других химических соединений. Наиболее быстрый прирост офриосколецид *in vitro* отмечается при содержании 23-25% белка в питательной среде, максимальное число инфузорий и наиболее стабильные результаты наблюдаются при 18% белка.

Основным фактором, определяющим развитие простейших, является растворимость белков, тогда как их аминокислотный состав имеет существенно меньшее значение (Muszynski, Vochenek, 1981).

Метаболизм липидов у эндобионтных инфузорий изучен слабо. Есть данные о том, что офриосколециды и голотрихи рубца жвачных заглатывают небольшие капли растительных масел, однако повышенное содержание масел оказывает токсическое действие на инфузорий (Coleman, 1980). Утилизация липидов в организме инфузории обычно происходит при помощи эндосимбионтных бактерий (Coleman, Reynolds, 1982; Michalowski, 1987).

2.6. Культивирование эндобионтных инфузорий

Хорошие результаты по разведению эндобионтных инфузорий определенного вида были получены при заселении ими дефаунированного желудка жвачного с последующим откачиванием содержимого рубца при помощи зонда. Для этой же цели использовали фистулированных животных. *In vitro* простейших из рубца жвачных выращивают в анаэробных условиях, наиболее удачным субстратом признана среда из рисового крахмала, сушеной травы и казеина в растворе минеральных солей с обязательным добавлением жидкости из рубца (Clarke, 1963). Для нормального роста хищных инфузорий необходимо присутствие в культуре определенных видов инфузорий.

При содержании *in vitro* ни одна популяция инфузорий не живет более 1,5 - 2 лет. В конце этого срока обязательно наступает "старение" популяции, и все инфузории погибают. Для "оживления" популяции переносят инфузорий из культуральной среды в рубец дефаунированного хозяина на 6 - 8 дней, а затем возвращают в культуру. После этого возможно содержание данной популяции *in vitro* еще в течение нескольких месяцев. Возможно, только в рубце жвачного млекопитающего имеются некие факторы, необходимые офриосколецидам для нормальной конъюгации (Coleman, 1980).

2.7. Особенности размножения и конъюгации

Размножение трихостоматид проходит бинарным делением с телокинетным стоматогенезом. Эндобионтные суктории размножаются монотомией (Allantosomathidae) или почкованием путем эвагиногеммии (Cyathodiniidae). Наименьший промежуток

времени между делениями (2 часа) был отмечен у *Metadinium medium*. У остальных офриосколецид этот период составил от 6 до 38 часов. У изотрихид время генерации составляет 16 - 100 часов (Coleman, 1980).

В редких случаях у трихостоматид наблюдается деление по типу палинтомического (*Collinina gundii*, *Nicollella ctenodactyli*). При этом инфузории с сильно вытянутым телом (до 550 мкм в длину) размножаются несколькими делениями подряд без роста дочерних клеток, таким образом, что образуются почти округлые молодые особи длиной около 80 мкм, шириной 50 мкм. Конъюгация происходит между особями, достигшими длины 200 - 250 мкм (Chatton, Perard, 1919).

Конъюгация у офриосколецид была изучена Догелем (Dogiel, 1923 б; Догель, 1929), другие исследователи не уделяли ей внимания, отмечая лишь, что она необходима для нормального культивирования инфузорий. По мнению Догеля, конъюгация энтодиниоморфид отличается от других инфузорий и имеет такую особенность, как наличие преконъюгационного деления. После такого деления дочерние клетки не расходятся далеко друг от друга, а размещаются рядом, прижимаясь друг к другу отверстием вестибулюма. Конъюгация происходит только между этими "преконъюгантами". Таким образом, энтодиниоморфиды имеют высокую степень генотипической преемственности, по сути, представляя моноклональные линии.

2.8. Переживание эндобионтных инфузорий во внешней среде

Продолжительность и степень воздействия внешней среды на инфузорий при их передаче от одного хозяина к другому зависит от многих факторов. Для инфузорий из рубца жвачных или преджелудков сумчатых внешняя среда обычно ограничена ротовой полостью. Исключение составляют эндобионты бегемота обыкновенного - у этого нежвачного хозяина инфузории обитают в преджелудках, но выходят с фекалиями в жизнеспособном состоянии (Корнилова, 2005).

Передача кишечных инфузорий другому хозяину происходит только после выхода их во внешнюю среду с фекальными массами. Наиболее благоприятным фактором переживания является

немедленное поедание фекалий новым хозяином - прежде, чем инфузории погибнут от охлаждения или высушивания.

Цистообразование. Цисты обнаружены только у *Balantidium*. Часть цист формируется непосредственно в кишечнике хозяина, но большинство инфузорий инцистируется уже после выхода с фекалиями во внешнюю среду.

Переживание желудочных инфузорий. При охлаждении офриосколецид до комнатной температуры, они втягивали цирры и замирали в неподвижности, при последующем нагревании их жизнедеятельность не возобновлялась. Воздействие гипотонической среды лучше всего перенесли крупные диплодиниины (Корнилова, Мачахтыров, 2005).

Переживание кишечных инфузорий. Из циклопостиид наиболее высокую устойчивость к воздействию внешней среды показали представители относительно мелкого вида *Cycloposthium bipalmatum*. Среди инфузорий семейства Buetschliidae наиболее устойчивыми к экстремальным условиям среды оказались *Alloiozona trizona*, *Bundleia triangularis* и *Didesmis quadrata*. Дольше всех других видов (более 8 часов) сохраняли жизнеспособность *Bundleia triangularis* (Корнилова, Мачахтыров, 2005).

2.9. Взаимоотношения между эндобионтными инфузориями

Отмечены случаи поедания инфузорий мелких видов крупными. Присутствие или отсутствие хищных инфузорий сказывается как на численности других эндобионтных инфузорий, так и на преобладании "вооруженных" или "невооруженных" форм в их популяциях. Размер хищника в популяции увеличивается с увеличением размера жертв.

2.10. Взаимодействие с организмом хозяина

Вопрос о роли эндобионтных инфузорий в жизни хозяина окончательно еще не решен. Известны успешные эксперименты по заселению рубца домашнего скота полезными видами инфузорий, в то же время имеются данные о патогенной роли некоторых эндобионтных инфузорий.

Качественный и количественный состав инфузорной фауны пищеварительного тракта тесно связан с пищевым режимом хозяина. Численность инфузорий в рубце значительно варьирует в зависимости от кормления хозяина как в течение суток, так и по

сезонам. У лошадей в кишечнике в разные сезоны отмечено различное процентное соотношение основных фаунообразующих видов (Корнилова и др., 2003). У гиббонов и черных макак отмечена суточная динамика численности балантидиев в фекальных пробах, связанная с режимом дачи ячменя хозяину (Корнилова, 2004 б).

3. КРАТКИЙ ОБЗОР БИОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ - ХОЗЯЕВ ЭНДОБИОНТНЫХ ИНFUЗОРИЙ

3.1. Особенности пищеварительных процессов у млекопитающих-фитофагов

Млекопитающие-фитофаги имеют в составе пищеварительного тракта расширенные участки, слепые выросты ("ферментативные отделы"), в которых пищевая масса задерживается на несколько часов и сбраживается при участии микроорганизмов. У многих растительноядных млекопитающих ферментативный отдел сформировался в задней части кишечника (в слепой и толстой кишке). У подавляющего большинства непарнокопытных и хоботных, у некоторых грызунов, приматов, даманов, нежвачных парнокопытных (свиных) в слепой и толстой кишке имеется своеобразная фауна эндобиионтных инфузорий.

У других млекопитающих-фитофагов ферментативный отдел образован расширением пищевода с обособлением преджелудков. Наиболее объемистым преджелудком у жвачных является рубец. Измельчение растительной массы в процессе питания жвачных и псевдожвачных производится путем многократного отрыгивания и пережевывания животным содержимого преджелудков (жвачки). У подавляющего большинства жвачных парнокопытных, мозолоногих и бегемотов, а также у некоторых сумчатых (кенгуру, валлаби) в преджелудках найдена характерная фауна эндобиионтных инфузорий.

3.2. Особенности поведения млекопитающих, влияющие на распространение и жизнедеятельность эндобиионтных инфузорий

Необходимыми условиями передачи эндобиионтного населения от одного хозяина к другому выступают копрофагия и груминг. Копрофагия обязательна для передачи кишечных микроорганизмов, груминг - для передачи желудочных. Первичное заселение микроорганизмами пищеварительного тракта происходит главным образом при поедании детенышем фекалий своей матери или

ближайших сородичей в стаде. У жеребят при табунном содержании к 5-6 месячному возрасту уже полностью сформировано эндобионтное население желудочно-кишечного тракта, характерное для взрослого животного (Корнилова, 2003 а).

Копрофагия не имеет строгой видовой приуроченности, поэтому спектр потенциальных хозяев для кишечных инфузорий достаточно велик. Некоторые из них освоили сразу несколько видов хозяев (Корнилова, 2004 а).

У нежвачных млекопитающих главный путь заселения микроорганизмами преджелудков - "изо рта в рот" во время груминга. Такой способ передачи эндобиоты наиболее развит у жвачных парнокопытных. Отрыгивание жвачки у них происходит рефлекторно, регулярно и часто, при этом в ротовую полость вместе с жвачкой попадает значительное число инфузорий из рубца.

У большинства жвачных парнокопытных такое социальное поведение как груминг включает в себя облизывание морды и иногда ротовой полости сородичей, при этом часть жвачки переносится изо рта одного животного в рот другого и вскоре проглатывается. Эндобионтные организмы, в изобилии находящиеся в комочках жвачки, попадают в рубец нового хозяина практически без ущерба для своей жизнедеятельности. У жвачных парнокопытных с низким уровнем стадности (например, лосей) груминг происходит между ближайшими сородичами (обычно между матерью и детенышем). При этом передача и накопление рубцовых эндобионтов наиболее возможно в первые месяцы жизни млекопитающего. При высоком уровне стадности (например, у многих полорогих) груминг происходит между многими членами одного стада, обычно находящимися в сходных возрастных стратах. При этом возможно получение детенышем новых эндобионтов не только от матери, но и от других детенышей. В свою очередь, и эндобионтная фауна самки может обогатиться новыми видами, полученными от детеныша (Корнилова, 2005 б).

У некоторых сумчатых, например, кенгуру и валлаби, происходит отрыгивание и пережевывание содержимого преджелудка, подобно тому, как это происходит у жвачных. Однако отрыгивание бывает редко и нерегулярно, иногда не более 1 - 2 раза в сутки (Cameron, 2003; Cameron, O'Donoghue, 2004). Возможность совпадения по времени факта отрыгивания и факта груминга

ничтожна, однако у кенгуру сильно развита забота о потомстве, заключающаяся в частом и длительном вылизывании детеныша. Таким образом, во время вылизывания морды детеныша кенгуру имеют возможность инвазировать его своими эндобионтами в момент спонтанной отрыжки.

3.3 Краткий обзор современной фауны млекопитающих-фитофагов, известных как хозяева эндобионтных инфузорий

Отряд Непарнокопытные - Perissodactyla. Практически все дикие непарнокопытные являются редкими, исчезающими видами, занесенными в Международную Красную Книгу. Все исследованные представители этого отряда имели в слепой и толстой кишке большое количество эндобионтных инфузорий. К наиболее изученным в качестве хозяев инфузорий относятся лошадиные. Кроме того, есть данные об африканских носорогах и американских тапирах. Нами были подробно изучены в природных условиях особенности пищевого и социального поведения кулана, оказывающие влияние на распространение его эндобионтных инфузорий. У всех непарнокопытных регулярно наблюдалась копрофагия.

Отряд Парнокопытные - Artiodactyla. Среди парнокопытных наиболее изученными хозяевами эндобионтных инфузорий являются представители подотряда Жвачные (Ruminantia). Нами были исследованы особенности пищевого и социального поведения в природе сайги татарской, косули сибирской и лося. Проведены наблюдения за поведением крупного и мелкого рогатого скота, северных оленей, овцебыка. Наиболее часто груминг с облизыванием морды друг друга мы наблюдали у крупного рогатого скота, главным образом, у телят. Они охотно облизывали рот других телят и взрослых коров, если те позволяли.

У барсакельмесской сайги нами отмечен высокий уровень стадности (до 200 голов). Но также очень часто встречали отдельные семейные группы, состоящие из самки и 2 детенышей - сеголеток. В основном груминг наблюдался в пределах такой семейной группы между матерью и детенышем, иногда между детенышами. У сибирской косули и лося стада образуются крайне редко, обычно при пастьбе на открытых пространствах или при большой толщине снега в лесу. Такие временные объединения животных отличаются непостоянством состава и слабой связью между особями. При

благоприятном изменении условий они легко распадаются на более мелкие группы, преимущественно семейные. Груминг вероятнее всего, происходит в пределах семейных групп.

Среди нежвачных парнокопытных наибольшим разнообразием эндобионтных инфузорий обладает бегемот обыкновенный. Многие представители свинных являются хозяевами инфузорий. У этих видов парнокопытных передача инфузорий происходит посредством копрофагии, кроме того, не исключена возможность получения инфузорий при поедании внутренностей мертвых животных - хозяев инфузорий (и бегемоты, и свиньи нередко потребляют животную пищу).

Отряд Мозолоногие - Tyloroda. В качестве хозяев эндобионтных инфузорий известны одногорбый и двугорбый верблюды Старого Света, а также южноамериканский безгорбый верблюд - гуанако. У верблюдов схема пищеварения сходна с жвачными парнокопытными, есть 2 расширенных преджелудка. Верблюды, как и жвачные, регулярно отрыгивают и пережевывают жвачку.

Все исследованные верблюды имели богатую фауну эндобионтных инфузорий, и в ней много видов общих с инфузориями жвачных парнокопытных. Велика вероятность и того, что общность фауны инфузорий верблюдов и жвачных связана с совместным содержанием этих животных в домашнем хозяйстве. По нашим наблюдениям в Кзыл-Ординской области Казахстана, верблюдов и рогатый скот часто держат в общих загонах, поят водой из общих поилок. Хотя на пастбище верблюды и рогатый скот обычно держаться обособленно друг от друга, но в тесных загонах при высокой скученности животные могут обмениваться инфузориями в частицах жвачки.

Отряд Приматы - Primates. В наших сборах инфузории были найдены у белорукого гиббона и черного макака. В пище эти обезьяны отдают предпочтение растительным кормам. Охотно и помногу поедают зерно (овес). У обоих видов отмечена частая копрофагия.

Наиболее разнообразная фауна эндобионтных инфузорий была найдена исследователями у горилл и шимпанзе. В природе многие приматы, особенно крупные (например, горилла) редко употребляют животную пищу, однако в зоопарках быстро приучаются есть мясо. Возможно, по этой причине в зоопарках у горилл не удается найти

других инфузорий, кроме балантидиума, наиболее устойчивого к смешанному рациону хозяина. В природе гориллы живут небольшими семьями, редко залезают на деревья. У них широко распространено явление копрофагии.

Отряд Сумчатые - Marsupialia. В настоящее время сумчатые-фитофаги обитают только в Австралии и на Тасмании. Это обитатели наземного яруса (кенгуру, валлаби, вомбаты) и многочисленные обитатели древесного яруса. У большинства исследованных древесных сумчатых эндобионтные инфузории не были найдены (Cameron, O'Donoghue, 2004), тогда как среди наземных представителей обнаружены хозяева эндобионтных инфузорий. Мы неоднократно наблюдали облизывание мордочки кенгуренка матерью. При этом высока вероятность передачи инфузорий пищеварительного тракта от самки кенгуру к детенышу.

Отряд Грызуны - Rodentia. Лишь единичные представители грызунов обладают фауной эндобионтных инфузорий. Это капибара и некоторые другие южноамериканские кавиоморфы, а также несколько видов грызунов Старого Света.

Отмечено поедание корма капибарами и их дефекация непосредственно в небольших водоемах в вольерах и закрытых помещениях, где содержатся животные. Также мы наблюдали поедание капибарами корма из кормушек совместно с гуанако. При этом была высока вероятность проглатывания капибарами частиц жвачки, упавших в кормушку изо рта гуанако.

Отряд Хоботные - Proboscidea. Представители отряда - африканский и азиатский слоны питаются исключительно растительной пищей с преобладанием грубых кормов. У всех обследованных слонов в фекалиях были обнаружены инфузории. При наблюдениях слоны неоднократно демонстрировали копрофагию.

Отряд Даманы - Hyracoidea и другие млекопитающие. Капский даман был одним из первых хозяев инфузорий, изученных в начале XX века. В его кишечнике была найдена самая крупная из всех эндобионтных инфузорий - *Pysothrix monocystoides* (Schubotz, 1909). Даманы распространены в Африке и на Аравийском полуострове, живут колониями до 50 особей, питаются преимущественно травой, листьями и корой кустарников, иногда поедают насекомых. Отмечены факты копрофагии.

4. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ПУТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НА ЗЕМЛЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ - НОСИТЕЛЕЙ ИНФУЗОРНОЙ ФАУНЫ

4.1. Происхождение современных растительноядных млекопитающих

Основная адаптивная радиация плацентарных и сумчатых происходила в палеоцене и эоцене, когда сложились все основные отряды кайнозойских млекопитающих (Меннер, 1978; Симпсон, 1948, 1983).

Растительноядность у некоторых групп плацентарных развилась в палеоцене. Начало этого направления приспособительной эволюции было представлено архаическими копытными - кондилартрами (*Condylarthra*). Эта древняя ветвь копытных известна из поздне меловых отложений Северной и Южной Америки, а также из раннего кайнозоя Европы и Азии - до начала олигоцена (Киелан-Яворовска, 1974). Расцвет *Condylarthra* приходился на вторую половину палеоцена, когда они имели наибольшее географическое распространение и численность. Большинство групп копытных - современных носителей эндобионтных инфузорий, по-видимому, ведет свое происхождение от кондилартр: к концу палеоцена от *Condylarthra* обособились представители современных отрядов копытных: *Perissodactyla* (тапиры, носороги, лошади), *Artiodactyla* (свиньи, верблюды, олени, жирафы, антилопы, бизоны), *Hyacoidea* (даманы), а чуть позже – *Proboscidea* (хоботные) (Симпсон, 1983; Агаджанян, 2004).

4.2. Происхождение и расселение растительноядных млекопитающих Старого Света и Северной Америки

Среди высших копытных раньше других начали адаптивную радиацию непарнокопытные, которые уже в эоцене были представлены разнообразными формами. (Меннер, 1978). Адаптивная радиация парнокопытных и мозолоногих началась несколько позже, чем непарнокопытных, однако в олигоцене уже существовали примитивные представители современных семейств свинных (*Suidae*), верблюдов (*Camelidae*), оленьков (*Tragulidae*). Эволюция парно- и непарнокопытных в палеогене происходила на территориях Северной Америки и Евразии, связанных друг с другом Берингийским сухопутным "мостом". В последующие эпохи развитие копытных

проходило на северных континентах, объединенных с Африкой, а после возникновения Панамского моста в плиоцене копытные Старого Света проникли в Южную Америку.

В Африке в палеогене сформировалась особая фауна растительноядных млекопитающих. В ее состав входили крупные хоботные (Proboscidea) и небольшие даманы, или жиряки (Nyraoidea). Их предками могли быть примитивные кондилартры (Агаджанян, 2004). Расцвет хоботных наступил уже в неогене. И даманы, и слоны известны сегодня как хозяева эндобионтных инфузорий. Таким образом, подавляющее большинство современных млекопитающих-фитофагов Старого Света, носителей эндобионтных инфузорий, по-видимому ведет свое происхождение от кондилартр. Весьма вероятно, что кондилартры были первыми или одними из первых млекопитающих - хозяев эндобионтных инфузорий. В пищеварительном тракте кондилартр и их потомков эндобионтные инфузории распространялись по планете.

4.3. Происхождение и распространение растительноядных млекопитающих Южной Америки

Большой интерес представляет эволюция млекопитающих-фитофагов на территории Австралии и Южной Америки. В Южной Америке в олигоцене и миоцене возник своеобразный комплекс пастбищных травоядных, включавший неполнозубых (глиптодонтов и наземных ленивцев), “южноамериканских копытных” (различных литоптернов, пиротериев, нотоунгулят), а также гигантских кавиоморфных грызунов, и просуществовавший вплоть до установления в плиоцене сухопутной связи с Северной Америкой (Симпсон, 1983).

Южноамериканские копытные, ведущие свое происхождение от кондилартр, вероятно, обладали сходной с палеогеновыми копытными Старого Света фауной эндобионтных инфузорий.

У южноамериканских обезьян инфузории встречаются крайне редко. В настоящее время крупный кавиоморфный грызун - капибара является хозяином наиболее богатой фауны эндобионтных инфузорий среди всех диких южноамериканских млекопитающих. По нашему мнению, предки капибары получили инфузорий от южноамериканских копытных только после того, как достигли достаточно крупных размеров, примерно к середине миоцена.

Важным фактором передачи инфузорий было обитание грызунов и копытных в одних биотопах. Позже капибары могли получить новые виды инфузорий от травоядных млекопитающих, прибывших в Южную Америку через Панаму в плиоцене.

После образования сухопутного моста между Северной и Южной Америкой в последнюю проникли непарнокопытные, парнокопытные, мозолоногие и хоботные. Из них в современной дикой фауне сохранились тапиры, пекари, олени и гуанако (Симпсон, 1983). У всех этих копытных в пищеварительном тракте были отмечены эндобионтные инфузории, относящиеся к семействам, типичным для данных хозяев.

4.4. Происхождение растительноядных млекопитающих Австралии

Центром эволюции сумчатых, вероятно, была Северная Америка (Меннер, 1978), позднее через Южную Америку и Антарктиду они проникли в Австралию. В позднем мелу, когда произошло отделение Южной Америки от Северной Америки, сумчатые на отделившихся континентах были представлены только в Южной Америке (возможно, и в Антарктиде, но не в Австралии) и только мелкими плотоядными и всеядными опоссумами *Didelphidae* (Симпсон, 1983). В то время они, вероятно, не обладали фауной эндобионтных инфузорий, так как среди них еще не было фитофагов. Адаптивная радиация южноамериканских дидельфид с выделением растительноядных форм происходила в палеоцене. Тогда же они могли от многочисленных местных копытных путем копрофагии или поедания загрязненной пищи инвазировать эндобионтными инфузориями. В палеоцене растительноядные сумчатые (уже имевшие кишечных инфузорий) проникли из Южной Америки через Антарктиду на территорию Австралии. В Южной Америке сумчатые-фитофаги не сохранились.

По мнению Каландадзе и Раутиана (1991) полное отделение Австралии от остальных материков произошло не позднее раннего мела. В таком случае первые австралийские сумчатые уже обладали эндобионтной фауной трихостоматид, или получили их позже непосредственно от динозавров, сохранившихся в Австралии до начала кайнозоя.

В последующие эпохи на изолированном континенте Австралия обитали разнообразные, первоначально лесные, сумчатые - фитофаги. В неогене появились крупные травоядные сумчатые, среди них наибольших размеров достигал дипротодон *Diprotodon*. Он существовал на протяжении длительного времени и вымер в голоцене уже после заселения материка людьми. Возможно, дипротодон был одним из основных хозяев эндобионтных инфузорий в Австралии. Другие хозяева - вомбаты, кенгуру и валлаби дожили до наших дней и сохранили для исследователей уникальную фауну эндобионтных инфузорий, подробно изученную лишь в начале XXI века.

Таким образом, расселение млекопитающих - фитофагов по Земле на протяжении последних 80 млн. лет сопровождалось распространением своеобразной фауны эндобионтных инфузорий. Впервые млекопитающие стали хозяевами эндобионтных инфузорий в меловом периоде, возможно, на территории Северной Америки. Меловые и раннепалеоценовые млекопитающие могли инвазировать эндобионтными инфузориями от растительноядных динозавров, обитавших в общих с ними биотопах. Наиболее вероятными первыми хозяевами инфузорий среди млекопитающих считаем кондилартр (*Condylarthra*).

5. ОБЗОР ФАУНЫ ЭНДОБИОНТНЫХ ИНФУЗОРИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ИЗУЧЕННЫХ В ДАННОЙ РАБОТЕ

5.1. Фауна эндобионтных инфузорий лошадиных (кулан, лошадь, зебра, осел)

За все время наблюдений не было встречено ни одной особи лошадиных, у которой отсутствовала инфузорная фауна. В кишечнике лошадиных обитает 84 вида инфузорий (встречено автором 75). Содержание инфузорий, по нашим данным, достигает 785400 экземпляров в 1 мл содержимого кишечника.

Фауна инфузорий туркменского кулана *Equus hemionus kulan*. Обнаружено 57 видов инфузорий (Корнилова, 1991; 2001, 2003 а). Описаны два новых вида: *Cycloposthium hemioni* Kornilova, 2001 и *S. ponomarevi* Kornilova, 2001. Впервые в СНГ был встречен вид *Spirodinium uncinucleatum*, прежде найденный лишь в Китае (Корнилова, 1991). Наиболее распространенными являются представители родов *Bundleia*, *Blepharocorys*, *Circodinium*, *Cycloposthium*, *Triadinium*, *Gassovskiella*, *Cochliatoxum*, *Spirodinium*,

Allantosoma. Совершенно не найдены у куланов представители родов: *Prorodonopsis*, *Hemiprorodon*, *Blepharosphaera*, *Blepharoconus* (сем. Buetschliidae) и *Trifascicularia* (сем. Cycloposthiidae).

Проксимальная фауна (слепой кишки и вентрального отдела толстой кишки) составляет у куланов около 26% видов, дистальная фауна (дорзального отдела толстой кишки) - 59%. Около 15% видов встречаются во всех отделах толстого кишечника.

У других представителей Equidae, живущих в сходных условиях аридных зон (степей, полупустынь и пустынь) обнаружено более 40 видов и форм инфузорий. Наиболее редкой из всех встреченных видов инфузорий оказалась *Trifascicularia cycloposthium*, найденная в фекальных пробах годовалого самца бурчеллиевой зебры из Калининградского зоопарка. Этот вид инфузорий специфичен для зебр.

У разных эквид, обитающих на одной территории, обнаружено много общих видов эндобионтных инфузорий. У хозяев, принадлежащих к одному виду, но обитающих в разных географических регионах, инфузорная фауна более сходна по составу, не только по массовым видам, но и по единично присутствующим инфузориям.

Особенности фауны эндобионтных инфузорий якутской лошади *Equus caballus*. Обнаружено 57 видов инфузорий (Корнилова, 2006 а). Большинство из найденных у якутской лошади видов инфузорий встречается у домашних лошадей в разных регионах. Уже в первые месяцы жизни у жеребенка формируется комплекс из большого числа видов инфузорий. Было обнаружено во всех случаях значительное число видов инфузорий (до 43 у одной особи хозяина). Описана новая суктория: *Strelkowella urubasiensis* Kornilova, 2004. Этот вид встречается только у якутских лошадей. Впервые в нашей стране и в мире найдены инфузории, ранее встреченные только в Японии - *Cycloposthium ishikawai* и *Allantoxena japonensis*.

Сравнение фаунистического состава эндобионтных инфузорий лошадей лесной зоны. Для сравнения видового состава эндобионтных инфузорных фаун лошадей из разных географических зон мы использовали индекс общности Чекановского-Сьеренсена. Фауна эндобионтных инфузорий лошадей носит однообразный характер во всех исследованных географических пунктах. Общая картина встречаемости инфузорий у лошадей в исследованных местах

соответствует предположению о высокой степени сходства эндобионтной фауны инфузорий кишечника лошадиных Евразии.

5.2. Фауна эндобионтных инфузорий ряда видов диких и домашних жвачных копытных аридной и таежной зон Евразии (полорогих и оленей)

Инфузории сайги *Saiga tatarica*. Обнаружено 12 видов и форм инфузорий, относящихся к сем. Isotrichidae и сем. Ophryoscolecidae. Описаны новые виды *Entodinium dogieli* Kornilova, Shitova, 1997 и *Elytroplastron saigae* (Kornilova, Shitova, 1997). Плотность инфузорного населения до 687000 особей на 1 мл содержимого рубца (Корнилова, Шитова, 1997).

Инфузории снежного барана *Ovis nivicola*. Найдено 7 видов и форм инфузорий из семейства Ophryoscolecidae. Представители других семейств не встречены. Плотность инфузорного населения в рубце якутского толсторога составила до 53000 экземпляров в 1 мл содержимого преджелудка (Мачахтыров, Корнилова, 2004). Основную массу инфузорного населения желудка снежного барана составляют инфузории рода *Entodinium* (91,5%).

Инфузории домашних жвачных - быка, козы, овцы. Основную фауну эндобионтов рубца во всех случаях составляют офриосколециды, из них наиболее массовым является род *Entodinium*. Другую массовую группу эндобионтов рубца составляют изотрихиды *Isotricha* и *Dasytricha*. Единично встречены *Holophryozoon* и *Charonina*. Разнообразие видов в рубце коров в южных регионах несколько выше, чем в северных. У мелкого рогатого скота фауна инфузорий северных представителей хозяина не уступает по числу видов южным.

Инфузории северного оленя *Rangifer tarandus*. Инфузории (Ophryoscolecidae и Isotrichidae) найдены у всех обследованных северных оленей. Плотность инфузорного населения в желудке северного оленя достигает 30000 инф/мл. Специфичными для северного оленя являются *Entodinium minimum* и *Diplodinium rangiferi*. Остальные виды широко распространены как у домашних, так и у диких жвачных в различных регионах (Корнилова и др., 2004)..

Инфузории сибирской косули *Capreolus pygargus* и лося *Alces alces*. У косули сибирской найдены *Isotricha*, *Entodinium*, *Eodinium*,

Epidinium. Количество особей инфузорий всех видов в содержимом рубца сибирской косули в среднем составляет 90 - 110 экземпляров в 1 мл содержимого, максимальное количество не превышает 640 экз/мл (Корнилова и др., 2004).

У лося встречены только инфузории рода *Entodinium*, их численность не превышала 80 экз. на 1мл содержимого рубца. Возможно, низкая численность и разнообразие инфузорий в рубце сибирской косули и лося связаны с одиночным образом жизни этих копытных и с употреблением в пищу коры деревьев и веточных кормов с высоким содержанием химических соединений, подавляющих жизнедеятельность микроорганизмов.

5.3. Фауна эндобионтных инфузорий редких млекопитающих, содержащихся в зоопарках

Инфузории овцебыка *Ovibos moschatus*. Найдено 8 видов офриосколецид, чаще всего встречаются представители рода *Entodinium* - от 46,7% до 51,3% в разных пробах. Содержание инфузорий до 63000 клеток в 1 мл жвачки (Корнилова, 2003 в).

Инфузории бегемота обыкновенного *Hippopotamus amphibius*. В пробах из кишечника бегемота обнаружено большое количество трофозоитов. Подобный факт отмечен впервые, так как прежде эндобионтных инфузорий у бегемотов находили только в преджелудках. По нашим данным, инфузории бегемота успешно выживают и в кишечных условиях. Были обнаружены виды *Paraisotricha colpoidea*, *Parentodinium africanum*, *Paraplagiopyla kiboko*, описан новый вид *Charonina durovi* Kornilova, 2005.

Инфузории носорога *Ceratotherium simum* и тапира *Tapirus terrestris*. В пробах из кишечника тапира были обнаружены инфузории *Prototapirella intestinalis*, этот же вид был найден и у носорога. Кроме того, у носорога обнаружены *Blepharosphaera intestinalis*, *Paraisotricha colpoidea* (обычные как для носорогов, так и для лошадей), *Polymorphella ampulla* и *Triplumaria hamertoni* (встречающиеся также у слонов).

Инфузории слонов *Loxodonta africana* и *Elephas maximus*. Обнаружено несколько видов инфузорий, специфичных для хоботных: *Endoralium loxodontae*, *Raabena bella*, *Spirocorys indicus*, *Triplumaria heterofasciculata*, *T. longinucleata*. Все эти виды инфузорий найдены нами у слона впервые после первоописания.

Кроме того, обнаружены инфузории *Rhizotricha beckeri*, часто встречающиеся в кишечнике хоботных и непарнокопытных. Суктории встречены не были.

Инфузории капибары *Hydrochoerus hydrochaeris*. У капибар из Московского зоопарка в кишечнике обнаружены представители рода *Entodinium*, другие инфузории не найдены. У капибары из Ленинградского зоопарка обнаружены обычные для этого хозяина виды: *Monoposthium cynodontum*, *Cycloposthium compressum* (Cycloposthiidae).

Инфузории верблюда *Camelus bactrianus*. Установлено наличие в жвачке верблюда *Entodinium*, *Campylodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium*. Численность инфузорий до 690000 клеток в 1 мл жвачки. Подавляющее большинство инфузорий - представители рода *Entodinium* - до 94,4%. Виды *Campylodinium ovumrajae* и *Diplodinium cameli* встречаются только у мозолоногих.

Инфузории приматов. Обнаружены трофозоиты и цисты *Balantidium coli* в фекалиях гиббонов и черных макак. У макак не отмечалось проявлений балантидиаза, а у гиббонов наблюдались периодические расстройства пищеварения (Корнилова, 2004 б).

6. ЭКОЛОГИЯ ЭНДОБИОНТНЫХ ИНFUZОРИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ.

6.1. Трофические группы эндобиионтных инфузорий

Наиболее высоко специализированные, часто очень крупные инфузории, преимущественно питающиеся длинными растительными волокнами, объемистыми фрагментами паренхимы растений, составляют первую группу, которую мы назвали "растительоядные". Часто они настолько набивают свое тело растительными волокнами и тканями, что деформируются до неузнаваемости. Некоторые (*Diplodinium*, *Eudiplodinium*) вырабатывают собственные целлюлозоразрушающие ферменты.

Вторая группа - "крахмалоядные" инфузории. Эти эндобиионты в первую очередь выбирают из окружающего их содержимого желудка или кишечника зерна крахмала. При отсутствии в рационе хозяина крахмалистых кормов могут переходить на питание бактериями и другими микроорганизмами, однако популяция крахмалоядных инфузорий испытывает при этом угнетенное

состояние. Один вид (*Balantidium coli*) при недостатке крахмала может переходить в патогенное состояние, питаясь клетками крови и слизистой оболочки кишечника хозяина.

Третья группа - "бактериальные" инфузории. В их рационе преобладают мелкие пищевые частицы, преимущественно бактерии, хотя изредка бактериальные инфузории поглощают и очень мелкие растительные частицы. Следует отметить, что бактерий поедают все без исключения эндобионтные инфузории, без бактериальной пищи фатально нарушаются процессы роста и развития молодых клеток после деления. Однако взрослые растительные и крахмальные инфузории могут долгое время обходиться без бактериальной пищи.

Четвертая группа - "инфузорные" инфузории. В эту группу включаем облигатных хищников, таких как суктории - аллантосомиды. Некоторые инфузории могут выступать в роли факультативных хищников (*Blepharoprosthium pireum*, *Blepharozoum zonatum*, *Bundleia vorax*, *Entodinium bursa*, *Diplodinium rangiferi*, *Polyplastron multivesiculatum*, *Eudiplodinium maggii*), однако при содержании в "безинфузорной" среде они обнаруживают достаточно четкое распределение между растительными, крахмальными и бактериальными группами.

6.2. Зависимость фауны инфузорий от характера питания и водопойного режима хозяина

На состояние фауны эндобионтных инфузорий влияет, главным образом, преобладание в пище определенных кормов с различными свойствами в разные сезоны года. Водопойный режим хозяина оказывает незначительное воздействие на состояние эндобионтной инфузорной фауны.

6.3. Зависимость фауны инфузорий от особенностей поведения хозяина

У одиночных особей и в небольших семейных группировках хозяина обнаружен наиболее бедный видовой состав эндобионтных инфузорий. У хозяина с наиболее высокими показателями стадности (лошадиные, некоторые полорогие) фауна эндобионтных инфузорий наиболее многочисленная и разнообразная.

Таким образом, особенности пищевого и социального поведения млекопитающего-хозяина могут выступать в качестве лимитирующих факторов при распространении инфузорий.

6.4. Распределение эндобионтных инфузорий в группах хозяев

Как уже было отмечено выше, большинство эндобионтных инфузорий млекопитающих обитает в пищеварительном тракте строго определенного вида или группы видов хозяев. Мы провели сравнение фаун инфузорий из разных хозяев по методу Чекановского-Сьеренсена (см. табл. 1). Как видно из таблицы, можно выделить несколько групп хозяев, обладающих в значительной степени общей фауной эндобионтных инфузорий. Так, достаточно высокий индекс сходства имеют пары Equidae-Rhinocerotidae (Ich = 0,43) и Elephantidae-Rhinocerotidae (Ich = 0,32). В парах Elephantidae-Equidae и Elephantidae-Tapiridae индекс сходства не столь высок (Ich = 0,14 и 0,08 соответственно), тем не менее он свидетельствует о том, что у слонов, лошадей и тапиров встречаются одинаковые виды инфузорий в кишечнике.

Следует отметить также, что все известные сукторио-аллантосоматиды обитают исключительно в кишечнике лошадей, носорогов или слонов. Такая общность эндобионтной фауны этих хозяев, по нашему мнению, связана как со сходством в устройстве их пищеварительного тракта, так и с многовековым обитанием данных млекопитающих в одних и тех же биотопах. В связи с этим, полагаем, непарнокопытные и хоботные представляют единую группу хозяев эндобионтных инфузорий.

Среди остальных "заднекишечных" млекопитающих (хиндгутов) высокое сходство фаун инфузорий отмечено в парах Procaviidae-Nystricomorpha (Ich = 0,33) и Suidae-Simiae (Ich = 0,22).

Грызуны Myomorpha, Sciuromorpha и Nystricomorpha - носители эндобионтных инфузорий (в том числе общих с даманами) надены только в пределах Африки и Европы, поэтому мы называем их "грызуны Старого Света". Caviomorpha ("грызуны Нового Света") обладают специфической фауной эндобионтов, в которой совершенно нет общих видов с грызунами Старого Света, но есть несколько видов инфузорий общих с копытными. Тем не менее, в такое семейство, как Ruscotrichidae, входят несколько родов инфузорий из грызунов и Старого, и Нового Света.

Таблица 1.

Попарное сравнение фаун инфузорий по методу Чекановского-Сьеренсена

Маммалиа (хозяин)		в слепой и толстой кишке														в желудке			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14				
отряд	сем. и надсем.																		
Perissodactyla	1. Equidae		0,43	0,05	0,14	0	0	0	0,04	0	0	0	0,04	0	0	0,05	0,03	0,04	0
	2. Rhinocerotidae	0,43		0,12	0,32	0	0	0	0,04	0,06	0,06	0,17	0,04	0,10	0				0
	3. Tapiridae	0,05	0,12		0,08	0	0	0	0	0	0,12	0	0	0	0	0	0	0	0
Proboscidea	4. Elephantidae	0,14	0,32	0,08		0	0	0	0	0	0	0,08	0	0	0	0,04	0,06	0	
Hyracoidea	5. Procaviidae	0	0	0	0		0	0,33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	6. Sciuromorphes	0	0	0	0	0		0,25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rodentia	7. Myomorhes	0	0	0	0	0,33	0,25		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	8. Caviomorphes	0,04	0,04	0	0	0	0	0		0	0	0	0,08	0,04	0,06	0			0
Primates	9. Simiae	0	0,06	0,12	0,08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	10. Suidae	0	0,06	0	0	0	0	0	0	0	0,22		0	0	0	0	0	0	0
Artiodactyla	11. Hyppopotamidae	0,05	0,17	0	0	0	0	0	0,08	0	0	0	0,06	0,11	0				0
	12. Ruminantia	0,03	0,04	0	0,04	0	0	0	0,04	0	0	0,06	0,40	0	0				0
Tylopoda	13. Camelidae	0,04	0,10	0	0,06	0	0	0	0,06	0	0	0,11	0,40	0					0
Marsupialia	14. Diprotodontia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Некоторая общность фаун инфузорий свиней и приматов, вероятно объясняется похожим устройством пищеварительного тракта этих хозяев, их сходными предпочтениями в пище (склонностью к всеядности), обитанием в общих биотопах.

У "преджелудковых" млекопитающих (форгутов) высоким сходством фаун обладает пара Ruminantia-Camelidae ($I_{ch} = 0,40$). Несмотря на очень давнее расхождение эволюции этих копытных, они имеют похожее устройство преджелудков, одинаково отрыгивают и пережевывают жвачку, предпочитают стадный образ жизни, иногда обитают в общих биотопах. Это создало предпосылки для заселения их пищеварительного тракта близкими видами эндобионтных инфузорий. Отдельную группу хозяев составляют представители Marsupialia. Эти австралийские сумчатые имеют совершенно уникальную фауну эндобионтных инфузорий.

7. ФИЛОГЕНИЯ ТРИХОСТОМАТИД

Оценка таксономических признаков трихостоматид

Морфологические признаки эндобионтных инфузорий оказываются наиболее важными для определения видов этих простейших, причем почти все они видны при относительно небольшом увеличении ($\times 220$). Обычно для определения видов бывает достаточно окрасить ядро, остальные диагностические признаки хорошо видны без специального окрашивания. Большинство видов настолько резко отличаются друг от друга по внешнему виду, что даже не возникает необходимости серебрения. К сожалению, основные признаки (редуцированная цилиатура, погруженный вестибулум, пелликулярные выросты и др.) представляют, по-видимому, параллелизмы, поэтому оказываются не пригодны для кладистических построений на уровне высших таксонов.

Форма и размер тела, а также расположение сократительных вакуолей, представляют группу признаков, которые используются для различения таксонов невысокого ранга, они обычно входят в характеристики типовых видов родов трихостоматид, которые послужили основой для проведенного нами кладистического анализа. Однако, по нашему мнению, такие признаки наименее значимы для надвидовой систематики трихостоматид. Поэтому они были исключены из матриц признаков и их состояний.

Традиционно учитывают в диагностике инфузорий число, расположение и состав кинет; наличие скелетных пластин, их количество и характер расположения. Размер и расположение вакуоли с конкрециями является диагностическим признаком группы семейства у *Buetschliidae*, *Paraisotrichidae*. Форма и расположение макронуклеуса может использоваться при анализе филогении, но только как признак таксонов невысокого ранга.

Несомненно, весомым для диагностики выступает наличие таких признаков, как специфические для трихостоматид ретроцилиарные фибриллы; сформированные из трансверсальных фибрилл кинетосом адоральной зоны характерные "занавесы", обрамляющие глотку; "булавовидные реснички" в составе вакуоли с конкрециями или паралабиального аппарата; локализация безресничных кинетосом.

Наличие и характер строения пелликулярных муфт и валиков, обрамляющих ресничные зоны, ленты, пучки, также относится к числу важных признаков, учитываемых при описании и диагностике трихостоматид.

Специфичность хозяина считаем одним из важнейших аргументов в филогенетике паразитических организмов. Эндобионтные инфузории демонстрируют приуроченность как к хозяину, так и к определенному отделу его пищеварительного тракта. При недостатке ультраструктурных и молекулярных данных по трихостоматидам большое значение для кладистики приобретают такие признаки, как особенности местообитания и жизнедеятельности инфузорий. Признакам, связанным с обитанием инфузорий в определенных отделах желудочно-кишечного тракта, в определенных видах хозяев придаем большое значение как признакам таксонов высокого ранга.

Привлечение в кладистических построениях сведений о хозяине инфузорий позволило устранить противоречия, связанные с большим количеством конвергенций у групп инфузорий, обитающих в сходных условиях пищеварительного тракта, но давно разошедшихся филогенетически вместе с эволюционирующим хозяином. Кладистические методы позволили создать гармоничное филогенетическое древо трихостоматид только в том случае, если в группу признаков включены данные по биологии и поведению хозяев

(полное описание признаков и матрица приведены в работе Корниловой, 2006 б).

В результате обработки матрицы признаков было получено дерево, показанное на рисунке 1. Эта схема вполне соответствует нашим представлениям об эволюционных тенденциях эндобийонтных инфузорий в процессе формирования группы.

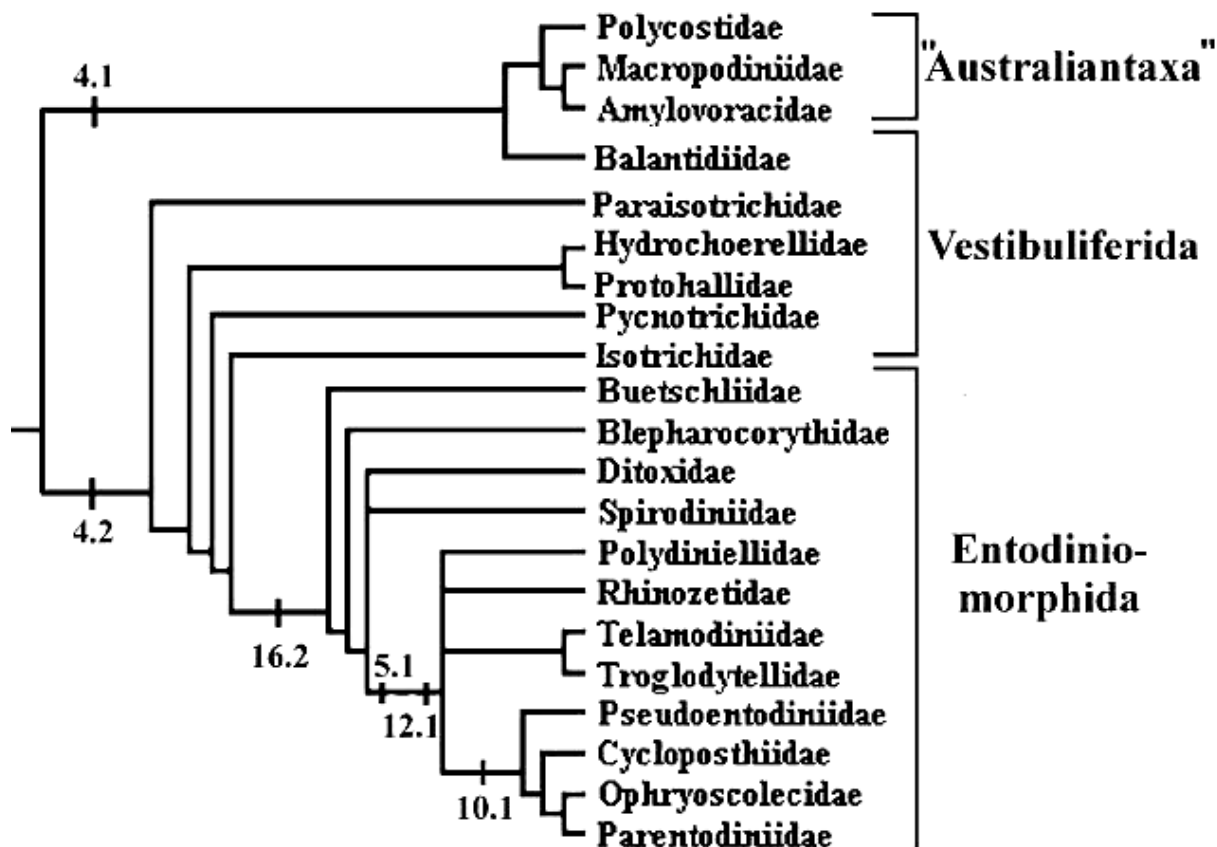


Рис. 1. Филогенетические отношения семейств трихостоматид

Так, на кладограмме филогенетических отношений трихостоматид видно наличие двух кластеров, характеризующихся обитанием инфузорий в пищеварительном тракте исключительно плацентарных млекопитающих (4.2) или широкой группы позвоночных, в том числе сумчатых млекопитающих (4.1). Достаточно компактный кластер представляет группа семейств Pseudoentodiniidae, Rhinozetidae, Cycloposthiidae, Polydiniellidae, Telamodiniidae, Troglodytellidae, Ophryoscolecidae, Parentodiniidae в пределах отряда Entodiniomorpha. Эта группа выделяется по признакам наличия скелетных пластин (5.1) и втяжного вестибулюма (12.1). Разветвление дерева по признаку наличия ресничных пучков (10.1).

или синцилиев (16.2) соответствует таксономическому выделению отряда Entodiniomorpha.

Рассмотренная кладограмма филогенетических отношений трихостоматид частично подтверждена результатами проведенных нами исследований по секвенированию гена 18S рРНК у инфузорий из кишечника якутской лошади - *Paraisotricha colpoidea*, *Cochliatoxum periachtum*, *Tripalmaria dogieli*, *Cycloposthium edentatum*, *C. ishikawai* (Strueder-Kypke et al., 2006). Для сравнения мы использовали известные сиквенсы трихостоматид из рубца жвачных и из преджелудков австралийских сумчатых, а также *Balantidium coli* из приматов (рис. 2). Предварительный филогенетический анализ с использованием методов максимального правдоподобия и максимальной экономии подтверждает положение видов из лошади на общем древе трихостоматид.

Как видно из диаграмм (рис. 1, 2), эндобионтные инфузории австралийских сумчатых составляют четко выделенный кластер, по отношению к которому Balantidiidae представляет сестринскую группу. Полагаем, этих трихостоматид следует выделить в отдельный таксон группы отряда.

Вестибулифериды остаются парафилетической группой, при этом Paraisotrichidae ответвляется от основания данной ветви. Следующими ближайшими ветвями (рис. 1) могут быть Hydrochoerellidae и Protohallidae, у которых обнаружены "специальные кинетосомы", оставшиеся от редуцированной вакуоли с конкрециями. Далее идет ответвление семейств Ruscotrichidae и Isotrichidae. У многих представителей этих семейств наблюдается сильное утолщение эктоплазмы в передней части клетки, реже вокруг всего тела. Несмотря на внешне примитивное устройство Ruscotrichidae и Isotrichidae, они представляют высоко-специализированные группы эндобионтных инфузорий, строго приуроченных к определенным хозяевам: Isotrichidae - к жвачным и мозолоногим, Ruscotrichidae - к грызунам и даманам, реже к приматам и мозолоногим.

По нашему мнению, отряд Entodiniomorpha в том составе, в котором сегодня его принимает большинство исследователей, имеет монофилетическое происхождение. Семейство Buetschliidae (п/отр. Archistomatina), вероятно, наиболее древняя группа.

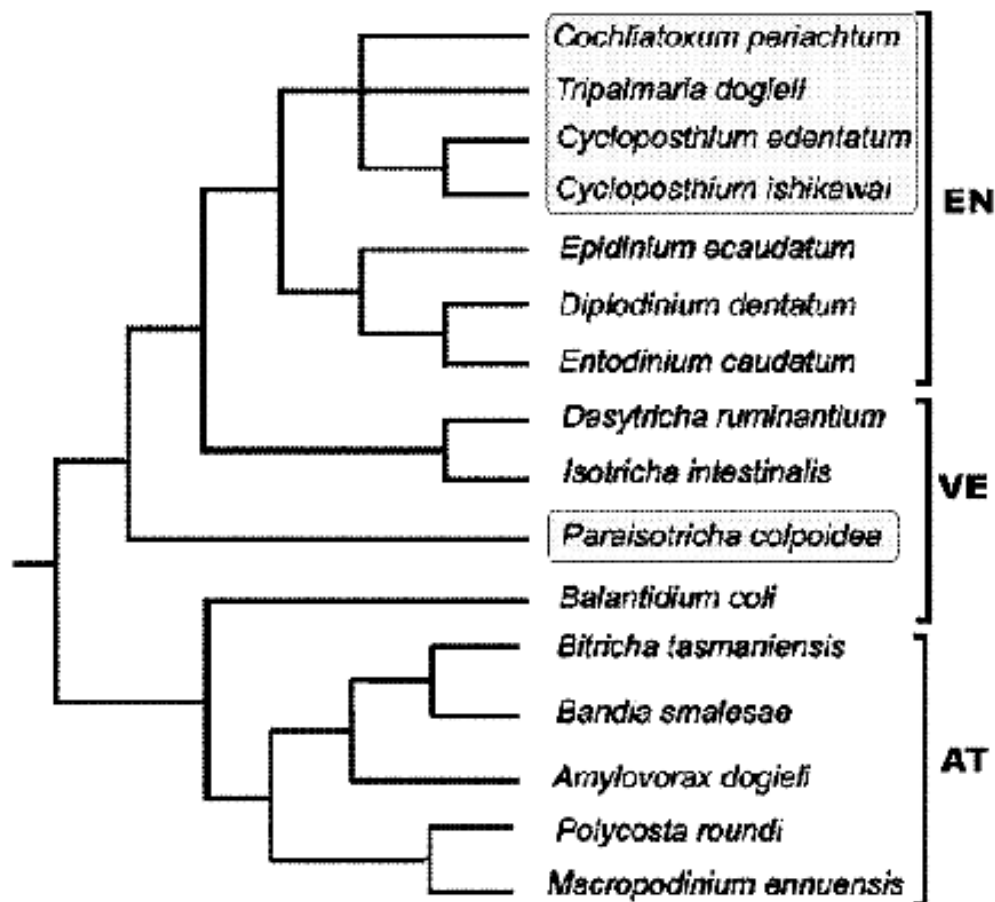


Рис. 2. Филогенетические отношения некоторых трихостоматид, выделены виды из кишечника лошади (по данным молекулярного анализа гена 18S рРНК)

Семейство Vlepharocorythidae (п/отр. Vlepharocorythina) занимает промежуточное положение между Archistomatina и Entodiniomorpha. Так, у них сохраняется примитивное устройство цилиатуры, сходное с бючлидами, но уже хорошо оформлен глубокий вестибулюм. Как и у Entodiniomorpha, имеются субпелликулярные пучки микрофиламентов с регулярными перегородками (этот признак считаем синапоморфией общей группы Vlepharocorythina и Entodiniomorpha). У представителей Vlepharocorythina нет вакуоли с конкрециями, но есть группа "специальных кинетосом", признаваемая большинством исследователей редуцированными "булавовидными ресничками", оставшимися после исчезновения вакуоли с конкрециями.

Подотряд Entodiniomorpha включает остальные 10 семейств энтодиниоморфид, общими признаками которых являются крупные размеры тела у большинства представителей, мощный кортекс и объединение ресничек в пучки и дуги. У многих найдена

"паралабиальная органелла", гомологичная вакуоли с конкрециями. Наличие у офриосколецид скелетных структур, сходно устроенных у представителей большинства семейств энтодиниоморфид, позволяет предположить, что скелет имелся уже у общего предка, от которого произошли и желудочные, и кишечные энтодиниоморфиды. Возможно, этот общий предок обитал в кишечнике архаичных копытных еще в палеоцене.

Основные направления эволюции трихостоматид

В результате проведенного анализа филогенетических отношений эндобионтных инфузорий выявлены основные направления эволюции трихостоматид:

1. Укрепление кортекса, то есть увеличение толщины покровов, развитие армирующих подстилающих элементов, главным образом дериватов цилиатуры, а также формирование особого рельефа кутикулы (со складками, желобками, ребрами и др.), повышающего механическую жесткость и упругость покровов инфузорий. При этом достигается высокая прочность клетки инфузории, позволяющая сохранять форму тела при значительных механических нагрузках на инфузорию, передвигающуюся в толще густого кишечного содержимого с жесткими, крупными, часто заостренными частицами растительных тканей. Тенденцию к укреплению кортекса мы наблюдали у большинства изученных эндобионтных инфузорий из пищеварительного тракта млекопитающих. Во многих семействах энтодиниоморфид присутствуют виды со скелетными образованиями.

2. Редукция соматической цилиатуры и объединение ее в пучки или дуги. Среди эндобионтных инфузорий млекопитающих встречается большое число как "полноресничных", так и совершенно "голых" видов. Но во всех семействах, включающих полноресничных инфузорий, имеются виды и роды с редуцированной соматической цилиатурой, и наблюдается ряд переходных родов и видов с разной степенью развития ресничных зон. У большинства энтодиниоморфид ресничные зоны организованы в синцилии или полибрахикинеты.

3. Развитие механизмов заглатывания крупных, жестких волокон и других пищевых частиц (армированный сократимыми фибриллами цитофаринкс, втяжной вестибулум; псевдоподиальная фагоплазма). Освоение трихостоматидами питания относительно

крупными растительными частицами является важным эволюционным достижением. Этот практически неисчерпаемый для инфузорий пищевой ресурс всегда в изобилии присутствует в желудочно-кишечном тракте растительноядных млекопитающих. Инфузории, освоившие его в качестве основного, представляют наиболее процветающие группы эндобионтных инфузорий, особенно в пищеварительном тракте диких видов хозяина. Способность к заглатыванию крупных пищевых частиц значительно повышает способность инфузорий к выживанию в пищеварительном тракте при изменениях в рационе хозяина. Появление в процессе эволюции у некоторых офриосколецид способности к синтезу целлюлозоразрушающих ферментов также усилило приспособленность инфузорий к обитанию в среде с преимущественным содержанием растительных волокон в качестве пищи.

4. Освоение трихостоматидами в качестве источника пищи легкоусвояемых углеводов. Растительные волокна могут выступать в качестве источника пищи самых разных свободноживущих инфузорий, и здесь мы можем обнаружить аналогии в развитии ротового и ферментативного аппарата свободноживущих и эндобионтных инфузорий. Однако свободные крахмальные зерна, олиго- и моносахариды в природных условиях представляют весьма редкий источник пищи для свободноживущих инфузорий, тогда как для эндобионтных инфузорий, напротив, это часто встречающаяся пища. В процессе эволюции у них выработались приспособления для захвата и переваривания крупных крахмальных зерен и свободных сахаров, а также положительный хемотаксис на сахарозу, глюкозу, фруктозу.

5. Приспособление к анаэробности среды обитания. Приспособленность к обитанию в бескислородной среде наблюдается у разных групп простейших (как свободноживущих, так и эндобионтных). Инфузории, обитающие в пищеварительном тракте млекопитающих, имеют в составе клетки большое количество гидрогеносом, особенно в области синцилиев, вестибулюма, вакуоли с конкрециями.

8. РЕВИЗИЯ СИСТЕМЫ ЭНДОБИОНТНЫХ ИНFUЗОРИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Сложившееся к настоящему времени распределение видов и родов эндобиионтных инфузорий млекопитающих в более высоких таксонах как в системе Грэна, так и в системе Линна при внимательном изучении вызывает ряд вопросов. Многие виды инфузорий не соответствуют тем диагностическим признакам, которые характерны для рода, многие роды не соответствуют признакам, характерным для семейства. Такие расхождения требуют глубокого пересмотра всей системы эндобиионтных инфузорий млекопитающих. Кроме того, целый ряд новых, недавно открытых родов и семейств требует включения в современную систему.

К началу наших исследований в составе семейства *Buetschliidae* десять родов из тридцати оказались не соответствующими ключевому признаку, то есть в них отсутствует вакуоль с конкрециями. Предложено исключить из состава этого семейства все роды инфузорий, не имеющие вакуоли с конкрециями, оставив их в пределах подкласса *Trichostomatia*. Роды *Fiorentinus*, *Hsiungella*, *Parabundleia* и недавно выделенные роды *Gymnobuetschlia* Kornilova, 2004 и *Plexobundleia* Kornilova, 2005 предложено включить в состав семейства *Buetschliidae* (Корнилова, 2004 в).

Наличие вакуоли с конкрециями, лежащей возле переднего или заднего полюса тела инфузории следует также признать основным диагностическим признаком семейства *Paraisotrichidae*. При этом вакуоль с конкрециями или изолированные конкреции у параизотрихид лежат в центральной части соответствующего поперечного сечения клетки, в отличие от представителей семейства *Buetschliidae*, у которых вакуоль с конкрециями обычно смещена к краю клетки и часто выступает своеобразным пузырьком над ее поверхностью. Предложено в состав семейства *Paraisotrichidae* включить 4 рода *Paraisotricha*, *Rhizotricha*, *Helicozoster* и *Latteuria* (Корнилова, 2005 в).

В семейство *Polydiniellidae* по классификации Линна включен род *Pterodinium* Latteur & Dartevelle, 1971 (*Pterodiniella* Aescht, 2001). Однако этот род, несомненно, надо исключить из *Polydiniellidae*, так как у него нет характерного для этого семейства выроста на заднем конце клетки с заключенной внутри вакуолью с конкрециями и щеткой ресничек на боковой поверхности. Таким образом, к

семейству Polydiniellidae следует относить 3 монотипичных рода: *Polydiniella*, *Elephantophilus* и *Thoracodinium* (Корнилова, 2005 г).

При проведении ревизии подкласса Trichostomatia Butschli, 1889 несколько проблемных таксонов были перемещены нами в системе трихостоматид или сведены в синонимику (Корнилова, 2005 д).

Семейство Balantidiidae Reichenow, 1929 и подотряд Balantidiina Jankowski, 1978 предложено вывести из состава отряда Vestibuliferida и поместить в новый отряд Vertebratophilida Kornilova, 2006 ord. n. Также в новый отряд включаем 3 семейства австралийских трихостоматид: Macropodiniidae Dehority, 1996, Amylovoracidae Cameron & O'Donoghue, 2002 и Polycostidae Cameron & O'Donoghue, 2003 (подотряд Reikostomatina Jankowski, 2006). Диагноз нового отряда приведен ниже.

Отряд Vertebratophilida Kornilova, 2006 ord. n.

Трихостоматиды с однородной соматической цилиатурой, иногда редуцированной. В кортексе присутствуют межкинетные гребни. Скелетных пластин и вакуоли с конкрециями нет. Представители одного семейства (Balantidiidae) могут обитать в пищеварительном тракте различных позвоночных - млекопитающих, птиц, земноводных, рыб; представители остальных 3 семейств обитают исключительно в пищеварительном тракте сумчатых млекопитающих. Отряд включает 4 семейства: Balantidiidae Reichenow, 1929; Macropodiniidae Dehority, 1996; Amylovoracidae Cameron & O'Donoghue, 2002; Polycostidae Cameron & O'Donoghue, 2003.

В пределах отряда Vestibuliferida оставлены семейства Isotrichidae Butschli, 1889; Pycnotrichidae Poche, 1913; Paraisotrichidae Cunha, 1917; Protohallidae Cunha & Muniz, 1927; Hydrochoerellidae Ito & Imai, 2000, Состав отряда Entodiniomorphida дополнен семействами Pseudoentodiniidae Wolska, 1985, Parentodiniidae Ito, Miyazaki & Imai, 2002 и Paraplagiopylidae Jankowski, 1980. Уточненные диагнозы отрядов Vestibuliferida и Entodiniomorphida приведены ниже.

Отряд Vestibuliferida de Puytorac et al., 1974

Трихостоматиды с однородной соматической цилиатурой, иногда редуцированной. У некоторых имеется вакуоль с конкрециями или ее гомолог - "специальные кинетосомы". У вестибулиферид отсутствуют синцилии, скелетные пластины и межкинетные гребни.

Обитают в пищеварительном тракте плацентарных млекопитающих. Отряд включает 6 семейств: *Isotrichidae* Butschli, 1889; *Pycnotrichidae* Poche, 1913; *Paraisotrichidae* Cunha, 1917; *Protohallidae* Cunha & Muniz, 1927; *Paraplagiopylidae* Jankowski, 1980; *Hydrochoerellidae* Ito & Imai, 2000.

Отряд Entodiniomorphida Reichenow, 1929

Трихостоматиды с хорошо развитой или редуцированной соматической цилиатурой. Часто соматическая цилиатура сгруппирована в пучки, синцилии (цирры), дуги. У многих имеются адоральные синцилии или полибрахикинеты. У многих имеется вакуоль с конкрециями или ее гомологи - "специальные кинетосомы" или паралабиальный аппарат. У многих имеются скелетные пластины. Обитают в пищеварительном тракте плацентарных млекопитающих. Отряд включает 13 семейств: *Ophryoscolecidae* Stein, 1859; *Buetschliidae* Poche, 1913; *Cycloposthiidae* Poche, 1913; *Blepharocorythidae* Hsiung, 1929; *Ditoxidae* Strelkow, 1939; *Spirodiniidae* Strelkow, 1939; *Polydiniellidae* Corliss, 1960; *Telamodiniidae* Latteur & Dufey, 1967; *Troglodytellidae* Corliss, 1979; *Rhinozetidae* Van Hoven, Gilchrist & Hamilton-Attwell, 1988; *Pseudoentodiniidae* Wolska, 1985; *Parentodiniidae* Ito, Miyazaki & Imai, 2002; *Gilchristidae* Ito, Van Hoven, Miyazaki & Imai, 2006.

В соответствии с проведенной ревизией в состав подкласса *Trichostomatia* входят отряды: *Entodiniomorphida* Reichenow, 1929; *Vestibuliferida* de Puytorac et al., 1974; *Vertebratophilida* Kornilova, 2006 ord. n.

Таким образом, в результате проведенной ревизии системы нами принимается подразделение подкласса *Trichostomatia* на 3 отряда, в составе которых, в свою очередь, принимаются 3 подотряда, 23 семейства и 129 родов. Описаны 1 новый отряд, 2 новых рода, 5 новых видов. Итоговая система представляется следующим образом:

- класс LITOSTOMATEA Small & Lynn, 1981
 - подкласс *Trichostomatia* Butschli, 1889
 - отряд *Vertebratophilida* Kornilova, 2006 ord.n.
 - подотряд *Balantidiina* Jankowski, 1978
 - сем. *Balantidiidae* Reichenow, 1929
 - 1 - *Balantidium* Claparede & Lachmann, 1858
 - 2 - *Amylophorus* Pereira & Almeida, 1942

- сем. Amylovoracidae Cameron & O'Donoghue, 2002;
 3 - *Amylovorax* Cameron & O'Donoghue, 2002
 4 - *Bitricha* Cameron, O'Donoghue & Adlard, 2000
 5 - *Bandia* Cameron & O'Donoghue, 2002
- сем. Macropodiniidae Dehority, 1996;
 6 - *Macropodinium* Dehority, 1996
 7 - *Megavestibulum* Cameron & O'Donoghue, 2003
- сем. Polycostidae Cameron & O'Donoghue, 2003
 8 - *Polycosta* Cameron & O'Donoghue, 2003
- отряд Vestibuliferida Puytorac *et al.*, 1974
- сем. Isotrichidae Butschli, 1889;
 9 - *Isotricha* Stein, 1859
 10 - *Dasytricha* Schuberg, 1888
 11 - *Pingius* Hsiung, 1932
 12 - *Pseudobuetschlia* Jirovec, 1933
 13 - *Holophryozoon* Jirovec, 1933
 14 - *Oligoisotricha* Imai, 1981
 15 - *Microcetella* Aescht, 2001
- сем. Pycnotrichidae Poche, 1913;
 16 - *Pycnothrix* Schubotz, 1909
 17 - *Collinina* Chatton & Perard, (1921) 1924
 18 - *Nicollella* Chatton & Perard, 1919
 19 - *Infundibulorium* Bozhenko, 1925
 20 - *Buxtonella* Jameson, 1926
 21 - *Taliaferria* Hegner & Rees, 1933
 22 - *Blepharomonas* Kopperi, 1937
 23 - *Blepharoplanum* Kopperi, 1937
 24 - *Levanderella* Kopperi, 1937
 25 - *Protoisotricha* Kopperi, 1937
 26 - *Muniziella* Fonseca, 1939
 27 - *Meiostoma* Sandon, 1941
 28 - *Kopperia* Corliss, 1960
 29 - *Sciurula* Corliss, 1960
- сем. Paraisotrichidae Cunha, 1917;
 30 - *Paraisotricha* Fiorentini, 1890
 31 - *Rhizotricha* Wolska, 1964
 32 - *Helicozoster* Latteur, 1967
 33 - *Latteuria* Timoshenko & Imai, 1997
- сем. Protohallidae Cunha & Muniz, 1927;
 34 - *Protohallia* Cunha & Muniz, 1927
- сем. Paraplagiopylidae Jankowski, 1980;
 35 - *Paraplagiopyla* Thurston & Grain, 1971
- сем. Hydrochoerellidae Ito & Imai, 2000;
 36 - *Hydrochoerella* Cunha & Muniz, 1925

- 37 - *Enterophrya* Hasselmann, 1918
 38 - *Protocaviella* Kopperi, 1937
 39 - *Anacharon* Ito & Imai, 2000
 40 - *Cunhamunizia* Ito & Imai, 2000
 41 - *Ogimotoa* Ito & Imai, 2000
 42 - *Ogimotopsis* Ito & Imai, 2000
 43 - *Paracunhamunizia* Ito & Imai, 2000
 44 - *Uropogon* Ito & Imai, 2000
- отряд Entodiniomorphida Reichenow, 1929
 подотряд Archistomatina Puytorac et al., 1974
 сем. Buetschliidae Poche, 1913
- 45 - *Buetschlia* Schuberg, 1888
 46 - *Didesmis* Fiorentini, 1890
 47 - *Blepharoprosthium* Bundle, 1895
 48 - *Blepharosphaera* Bundle, 1895
 49 - *Blepharoconus* Gassovsky, 1919
 50 - *Blepharozoum* Gassovsky, 1919
 51 - *Holophryoides* Gassovsky, 1919
 52 - *Paraisotrichopsis* Gassovsky, 1919
 53 - *Prorodonopsis* Gassovsky, 1919
 54 - *Buissonella* Cunha & Muniz, 1925
 55 - *Bundleia* Cunha & Muniz, 1928
 56 - *Alloiozona* Hsiung, 1930
 57 - *Ampullacula* Hsiung, 1930
 58 - *Sulcoarcus* Hsiung, 1935
 59 - *Hemiprorodon* Strelkow, 1939
 60 - *Polymorphella* Corliss, 1960
 61 - *Cucurbella* Thurston & Grain, 1971
 62 - *Parabundleia* Imai & Ogimoto, 1983
 63 - *Fiorentinus* Jankowski, 1986
 64 - *Wolskana* Ito, Ogimoto & Nakahara, 1996
 65 - *Hsiungella* Imai in Aescht, 2001
 66 - *Gymnobuetschlia* Kornilova, 2004
 67 - *Plexobundleia* Kornilova, 2005
- подотряд Blepharocorythina Wolska, 1971
 сем. Blepharocorythidae Hsiung, 1929
- 68 - *Blepharocorys* Bundle, 1895
 69 - *Bozasella* Buisson, 1923
 70 - *Protolutzia* Cunha & Muniz, 1925
 71 - *Charonina* Strand, 1928
 72 - *Ochoterenaia* Chavarria, 1933
 73 - *Charonnautes* Strelkow, 1939
 74 - *Raabena* Wolska, 1967
 75 - *Pararaabena* Wolska, 1968

- 76 - *Spirocorys* Wolska, 1969
 77 - *Circodinium* Wolska, 1971
 78 - *Betella* Mandal & Choudhury, 1983
- подотряд Entodiniomorpha Reichenow, 1929
- сем. Cycloposthiidae Poche, 1913
- 79 - *Cycloposthium* Bundle, 1895
 80 - *Cunhaia* Hasselmann, 1918
 81 - *Prototapirella* Cunha, 1919
 82 - *Tripalmaria* Gassovsky, 1919
 83 - *Tricaudalia* Buisson, 1923
 84 - *Trifascicularia* Strelkow, 1931
 85 - *Triplumaria* Hoare, 1937
 86 - *Monoposthium* Thurston & Noiro-Timothee, 1973
 87 - *Rhabdothoracella* Aescht, 2001
- сем. Parentodiniidae Ito, Miyazaki & Imai, 2002
- 88 - *Parentodinium* Thurston & Noiro-Timothee, 1973
 89 - *Lavierella* Buisson, 1923
 90 - *Endoralium* Eloff & Van Hoven, 1980
- сем. Pseudoentodiniidae Wolska, 1986
- 91 - *Pseudoentodinium* Wolska, 1986
- сем. Ditoxidae Strelkow, 1939
- 92 - *Triadinium* Fiorentini, 1890
 93 - *Ditoxum* Gassovsky, 1919
 94 - *Tetratoxum* Gassovsky, 1919
 95 - *Toxodinium* Cunha, 1938
 96 - *Gassovskiella* Grain, 1994
- сем. Ophryoscolecidae Stein, 1859
- п/сем Entodiniinae Lubinsky, 1957
- 97 - *Entodinium* Stein, 1859
 98 - *Campylodinium* Jankowski, 1975
 99 - *Phalodinium* VanHoven, Gilchrist, Hamilton-Attwell, 1987
 100 - *Arachnodinella* Aescht, 2001
- п/сем Diplodiniinae Lubinsky, 1957
- 101 - *Diplodinium* Schuberg, 1888
 102 - *Metadinium* Awerinzew & Mutafova, 1914
 103 - *Eudiplodinium* Dogiel, 1927
 104 - *Ostracodinium* Dogiel, 1927
 105 - *Polyplastron* Dogiel, 1927
 106 - *Eodinium* Kofoid & MacLennan, 1932
 107 - *Eremoplastron* Kofoid & MacLennan, 1932
 108 - *Diploplastron* Kofoid & MacLennan, 1932
 109 - *Enoploplastron* Kofoid & MacLennan, 1932
 110 - *Elytroplastron* Kofoid & MacLennan, 1932
- п/сем Ophryoscolecinae Lubinsky, 1957

- 111 - *Ophryoscolex* Stein, 1859
 112 - *Epidinium* Crawley, 1923
 113 - *Opisthotrichum* Buisson, 1923
 114 - *Caloscolex* Dogiel, 1926
 115 - *Epiplastron* Kofoid & MacLennan, 1933
 сем. Polydiniellidae Corliss, 1960
 116 - *Elephantophilus* Kofoid, 1935
 117 - *Thoracodinium* Latteur, 1958
 118 - *Polydiniella* Corliss, 1960
 сем. Rhinozetidae Van Hoven, Gilchrist & Hamilton-Attwell, 1988
 119 - *Rhinozeta* Van Hoven, Gilchrist, Hamilton-Attwell, 1988
 сем. Spirodiniidae Strelkow, 1939
 120 - *Spirodinium* Fiorentini, 1890
 121 - *Cochliatoxum* Gassovsky, 1919
 сем. Telamodiniidae Latteur & Dufey, 1967
 122 - *Megadinium* Latteur & Dufey, 1967
 123 - *Telamodinium* Latteur & Dufey, 1967
 124 - *Teratodinium* Latteur & Dufey, 1967
 125 - *Pterodiniella* Aescht, 2001
 сем. Troglodytellidae Corliss, 1979
 126 - *Troglodytella* Brumpt & Joyeux, 1912
 127 - *Gorillophilus* Imai, Ikeda, Collet, Bonhomme, 1991
 сем. Gilchristidae Ito, Van Hoven, Miyazaki & Imai, 2006
 128 - *Gilchristia* Ito, Van Hoven, Miyazaki & Imai, 2006
 129 - *Digilchristia* Ito, Van Hoven, Miyazaki & Imai, 2006

ВЫВОДЫ

1. Эндобионтные инфузории млекопитающих представлены монофилетичной группой трихостоматид (п/кл *Trichostomatia* Butschli, 1889, кл. *Litostomatea* Small & Lynn, 1981) и двумя семействами сукторий (сем. *Allantosomatidae* Jankowski, 1978 и сем. *Syathodiniidae* Cunha, 1914, кл. *Suctorea*).

2. В результате проведенной ревизии системы принято подразделение *Trichostomatia* на 3 отряда, в составе которых, в свою очередь, принимаются 5 подотрядов, 23 семейства и 129 родов. Проведено уточнение диагноза таксонов ранга отряда и семейства эндобионтных сукторий-аллантосоматид. Описаны 1 новый отряд, 3 рода, 6 видов. Перемещены в другие таксоны 4 семейства, 20 родов, 8 видов.

3. Определены основные направления эволюции трихостоматид: укрепление кортекса с привлечением дополнительных структур

(скелетные пластины, кутикулярные гребни); редукция соматической цилиатуры и объединение ее в пучки или дуги; развитие механизмов заглатывания крупных, жестких волокон и других пищевых частиц (армированный сократимыми фибриллами цитофаринкс, втяжной вестибулум; псевдоподиальная фагоплазма); приспособление к анаэробности среды обитания; у некоторых - выделение целлюлозоразрушающих ферментов.

4. У эндобионтных инфузорий обитание в условиях пищеварительного тракта теплокровных фитофагов способствовало формированию ряда специфических адаптаций, среди них - уникальные сенсорные структуры (вакуоль с конкрециями, паралабиальный аппарат); крупные размеры тела (до 500 - 3000 мкм); способность переживать во внешней среде без образования цист.

5. Эндобионтные инфузории млекопитающих представлены различными трофическими группами, среди них особенно больших размеров тела и высокой специализации в устройстве ротового аппарата достигают "растительоядные" виды. На фоне изобилия пищевых ресурсов межвидовая и внутривидовая конкуренция у эндобионтных инфузорий не отмечена. Давление естественного отбора в основном проявляется при выведении инфузорий во внешнюю среду и их выживании до попадания в пищеварительный тракт нового хозяина.

6. Определены главные условия, которым должен отвечать хозяин трихостоматид: растительоядность с преобладанием в качестве корма вегетативных частей растений, крупный размер тела, обитание в наземном ярусе, частое проявление копрофагии (для нежвачных хозяев) и груминга (для жвачных и псевдожвачных). Эндобионтные инфузории млекопитающих населяют пищеварительный тракт практически всех крупных растительоядных млекопитающих наземного яруса.

7. У большинства млекопитающих - хозяев инфузорий обнаружена специфическая для них эндобионтная фауна. Привлечение в кладистических построениях сведений о хозяине инфузорий помогло устранить противоречия, связанные с большим количеством конвергенций у групп инфузорий, обитающих в сходных условиях пищеварительного тракта, но разошедшихся филогенетически вместе с эволюционирующим хозяином. Кладистические методы позволили создать гармоничное

филогенетическое древо трихостоматид благодаря тому, что в матрицу нами включены признаки, связанные с нахождением инфузорий в определенных видах хозяев, с топографией размещения в пищеварительном тракте, то есть данные по биологии и поведению хозяев.

8. Распространение эндобионтных инфузорий полностью зависит от поведения млекопитающего-хозяина. Предпочтения хозяина в выборе пищевых объектов оказывают заметное влияние на состояние эндобионтного населения. Особенности пищевого и социального поведения млекопитающего-хозяина могут выступать в качестве лимитирующих факторов при распространении инфузорий.

9. Расселение млекопитающих - фитофагов по Земле на протяжении последних 80 млн лет сопровождалось распространением своеобразной фауны эндобионтных инфузорий. Впервые млекопитающие стали хозяевами эндобионтных инфузорий в меловом периоде, возможно, на территории Северной Америки. Наиболее вероятными первыми хозяевами инфузорий среди млекопитающих считаем кондилартр (*Condylarthra*).

10. Доказана возможность успешного использования в электронно-микроскопических исследованиях материала из коллекций эндобионтных инфузорий, фиксированных 4% основным формалином и хранившихся более 20 лет.

Благодарности. Выражаю искреннюю признательность своему учителю профессору Сухановой Ксении Мироновне, определившей для меня направление в моих научных исследованиях и до последнего дня своей жизни помогавшей ценными советами. Я благодарна профессору Пономаревой Ирине Николаевне, которая является для меня эталоном в научной и педагогической деятельности, не позволяет мне останавливаться на достигнутом, оказывает неоценимую помощь во всех областях моей жизни и научной деятельности. Я благодарна профессору Соломину В.П. за моральную поддержку на всех этапах работы; д.б.н. Карпову С.А. и к.б.н. Добровольскому А.А. (РГПУ им. А.И. Герцена) за внимательное прочтение моих рукописей и ценные, благожелательные советы; д.б.н. Янковскому А.В. (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за предоставленные печатные работы и фиксированные материалы редких групп инфузорий, за подробное обсуждение

вопросов строения и распространения эндобионтных инфузорий, за ценные критические замечания и поддержку; д.б.н. Черновой Н.М. (МПУ) и профессору Гвоздеву М.А. (РГПУ им. А.И.Герцена) за моральную поддержку и добрые советы; д.б.н. Серавину Л.Н. (СПбГУ) за проявленный интерес к работе и ценные замечания при обсуждении вопросов поведения простейших; д.б.н. Фокину С.И. (СПбГУ) за критические замечания по рукописи моей первой монографии; к.б.н. Сквородкину И.Н. (ЦИН РАН) за помощь в проведении исследовательских работ по секвенированию ДНК инфузорий; д.б.н. Брагиной Е.Е. (МГУ) и м.н.с. Чистяковой Л. В. (БиНИИ СПбГУ) за помощь в освоении электронной микроскопии, докторам Д.Линну и М.Струдер-Кипке (Канада) за обсуждение вопросов систематики инфузорий и за помощь в проведении исследовательских работ по секвенированию ДНК инфузорий; д-ру Э.Эшт (Австрия) за предоставленные печатные материалы и обсуждение вопросов таксономии; д-ру С. Камерону (Австралия), д-ру С. Имаи и д-ру А. Ито (Япония), д-ру Б. Дехорити (США) и д-ру В. ван Ховену (ЮАР) за обсуждение ряда вопросов биологии и экологии эндобионтных инфузорий млекопитающих, а также за предоставленные материалы и любезное разрешение воспроизводить в печати иллюстрации из их работ. Я очень благодарна профессору А. И. Павловой и всем сотрудникам Института ветеринарной медицины Якутской государственной сельхозакадемии за бескорыстную помощь и искреннюю поддержку, а также руководству ЯГСХА за предоставление транспорта, высококласного лабораторного оборудования и квалифицированных научных сотрудников. Я благодарна руководителям, ветврачам и другим сотрудникам заповедников, зоопарков, цирков, конезаводов, ипподромов и спортивных секций, помогавшим мне собирать материал для исследований и наблюдать за животными. Я благодарна сотрудникам отечественных и зарубежных библиотек, помогавшим мне в поисках редких изданий. Я благодарна коллегам - сотрудникам кафедры зоологии РГПУ им. А.И.Герцена, чьими советами и помощью пользовалась, а также многим сотрудникам факультета биологии РГПУ им. А.И.Герцена, с которым связана вся моя научная биография. Я благодарна моей многочисленной семье, все члены которой проявили большую заботу и оказали посильную помощь в выполнении этой работы.

Литература

- Агаджанян А.К. Отряд Proboscidea: страницы истории // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы / ПИН РАН. - М., 2004. - Т. 6. - С. 97 - 109.
- Герасимова З.П., Серавин Л. Н. Ультратонкое строение инфузории *Epidinium escaudatum* (Entodiniomorpha, Ophryoscolecidae) из рубца жвачных // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. - 1978. - Т. 78. - С. 44 - 50.
- Герасимова З.П., Серавин Л. Н. Ультратонкое строение инфузории *Entodinium simplex* (Entodiniomorpha, Ophryoscolecidae) из рубца жвачных // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. - 1979. - Т. 86. - С. 30 - 35.
- Громов Б.В. Эндоцитобионты клеток животных // Соросовск. образоват. журн. - 1998. Т. 2. - С. 73 - 78.
- Догель В.А. Простейшие - Protozoa. Малоресничные инфузории - Infusoria Oligotricha. Сем. Ophryoscolecidae. Определитель по фауне СССР. - Л.: Изд. АН СССР, 1929. - 96 с.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Система млекопитающих и их историческая зоогеография / Сб. Териология. - М.: Наука, 1991, с. 132 - 164
- Киелан-Яворовска З. Миграции позднемиоценовых азиатских млекопитающих / реф. докл. в кн. Первый Международный Териологический Конгресс. -М., 1974. - Т. 1. - С. 263.
- Корнилова О.А. Инфузории кишечника кулана *Equus hemionus onager* острова Барсакельмес // Зоологический журнал. - 1991. - Т. 70, вып. 5. - С. 128 - 131.
- Корнилова О.А. Определитель инфузорий кишечника лошадиных. - С.-Пб.: Образование, 1995. - 36 с.
- Корнилова О.А. Новые виды инфузорий из кишечника кулана // Полевые и экспериментальные биологические исследования / гл. ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. РГПУ, ОмГПУ). - Омск: Издательство ОмГПУ 2001. - Вып.5. - С. 42 - 45.
- Корнилова О.А. Фауна инфузорий кишечника кулана: Монография. - СПб.: ТЕССА, 2003 а. - 216 с.
- Корнилова О.А. Определитель инфузорий кишечника лошадиных: 2-е изд., исправл. и дополн. - Омск.: Издатель-Полиграфист, 2003 б. - 38 с.
- Корнилова О.А. К изучению фауны эндобионтов желудка овцебыка (*Ovibos moschatus*) // Полевые и экспериментальные биологические исследования / сб. науч. тр. РГПУ, ОмГПУ. - Омск: Изд-во Издатель-Полиграфист, 2003 в. - Вып. 6. - С. 40 - 43.
- Корнилова О.А. История изучения эндобионтных инфузорий млекопитающих. - СПб.: ТЕССА, 2004 а. - 352 с.
- Корнилова О.А. Балантидии у приматов при содержании в зоопарке / Материалы II науч-практ. конф. 27-29 янв. 2004, Санкт-Петербург, вып. 2, ч. 2. - СПб. : ТЕССА, 2004 б. - С. 256 - 258.
- Корнилова О.А. Ревизия систематики семейств эндобионтных инфузорий, имеющих вакуоль с конкрециями. 1. Сем. Buetschliidae //

- Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2004 в. - Вып. 4. - С. 42 - 54.
- Корнилова О.А. Новый вид инфузорий *Charonina durovi* n. sp. (Ciliophora, Litostomatea) из пищеварительного тракта бегемота обыкновенного *Hippopotamus amphibius* // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2005 а. - Вып. 5. - С. 63 - 66.
- Корнилова О.А. Зависимость распространения эндобионтных инфузорий от поведения хозяина // Вестник Челябинского государственного педагогического университета. - 2005 б. - Сер. 10, вып. 6. - С. 59 - 64.
- Корнилова О.А. Ревизия систематики семейств эндобионтных инфузорий, имеющих вакуоль с конкрециями. 2. Сем. Paraisotrichidae // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2005 в. - Вып. 5. - С. 67 - 74.
- Корнилова О.А. Ревизия систематики семейств эндобионтных инфузорий, имеющих вакуоль с конкрециями. 3. Сем. Polydiniellidae // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2005 г. - Вып. 5. - С. 75 - 79.
- Корнилова О.А. Ревизия нескольких проблемных родов инфузорий // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2005 д. - Вып. 5. - С. 80 - 90.
- Корнилова О.А. Инфузории из кишечника якутской лошади (*Equus caballus*) // Паразитология. - 2006 а. - Т. 40, вып. 3. - С. 472 - 478.
- Корнилова О. А. Филогения эндобионтных инфузорий млекопитающих (подкласс Trichostomatia Butschli, 1889; класс Litostomatea Small & Lynn, 1981) // Известия РГПУ им. А. И. Герцена. - 2006 б. - в печати.
- Корнилова О.А., Брагина Е. Е., Чистякова Л. В. Использование эндобионтных инфузорий из старых коллекций в электронно-микроскопических исследованиях // Паразитология. - 2006. - Т. 40, вып. 2. - С. 192 - 201.
- Корнилова О.А., Мачахтыров Г. Н. Выживание эндобионтных инфузорий млекопитающих во внешней среде // Вестник Челябинского государственного педагогического университета. - 2005. - Сер. 10, вып. 6. - С. 53 - 59.
- Корнилова О.А., Федорова П. Н., Григорьева Н. Н. Сезонные изменения фауны эндобионтных инфузорий якутской лошади // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2003. - Вып. 3. - С. 43 - 47.
- Корнилова О.А., Федорова П.Н., Мачахтыров Г.Н., Баймакова Л.Г. Биоразнообразие инфузорий из кишечника лошади (*Equus caballus*),

- желудка косули (*Capreolus pygargus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) таежной зоны Сибири // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2004. - Вып. 4. - С. 55 - 63.
- Корнилова О.А., Шитова О.Б. Инфузории рубца сайги (*Saiga tatarica* L.) острова Барсакельмес // Ученые записки Биологического факультета ОмГПУ / гл. ред. Мкртчян (сб. науч. тр.). - Омск: Издательство ОмГПУ, 1997. - Вып. 2, ч. 1. - С. 88 - 120.
- Мачахтыров Г.Н., Корнилова О.А. Фауна эндобионтных инфузорий снежного барана (*Ovis nivicola*) // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных / ред. Гвоздев М.А. (сб. науч. тр. каф. зоол. РГПУ им. А. И. Герцена). - СПб.: ТЕССА, 2004. - Вып. 4. - С. 64 - 68.
- Меннер В.В. (ред.) Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. - М.: Наука, 1978. - 136 с.
- Пономарева И.Н., Чернова Н.М., Корнилова О.А. Основы общей биологии: учебник для уч-ся 9 кл. общеобраз. учрежд. - М.: Вентана-Граф. 2001. - 240 с.
- Пономарева И.Н., Корнилова О.А., Лоцилина Т.Е., Ижевский П.В. Общая биология: Учебник для уч-ся 11 кл. общеобраз. учрежд. - М.: Вентана-Граф, 2002. - 240 с.
- Пономарева И.Н., Соломин В.П., Корнилова О.А. Общая экология. Учебное пособие для студентов педагогических вузов. - М.: Мой учебник, 2005. - 457 с.
- Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. - М.: Изд-во иностр. лит., 1948. - 358 с.
- Симпсон Дж. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. - М.: Мир, 1983. - 256 с.
- Butschli O. Erster Band Protozoa. Abt. III. Infusoria und system der Radiolaria / in Bronn H.G. (ed.) Klassen und Ordnungen des Tierreichs., Bd. 1, Leipzig, 1889. - S. 1089 - 2035.
- Cameron S.L., O'Donoghue P.J., Adlard R.D. Novel isotrichid ciliates endosymbiotic in Australian macropodid marsupials // System. Parasit. - 2000. - Vol. 46. - P. 45 - 57.
- Cameron S.L. Taxonomy and phylogeny of endosymbiotic ciliates (Ciliophora: Litostomatea) associated with Australian herbivorous marsupials // Intern. J. Parasitol. - 2003. - Vol. 33. - P. 347 - 355.
- Cameron, S.L., O'Donoghue, P. J. Trichostome ciliates from Australian marsupials. IV. Distribution of the ciliate fauna // Eur. J. Protistol. - 2003. - Vol. 39 (2). - P. 139 - 147.
- Cameron S.L., O'Donoghue P.J. Phylogeny and Biogeography of the "Australian" Trichostomes (Ciliophora: Litostomata) // Protist - 2004. - Vol. 155 (2). - P. 215 - 235.

- Chatton E., Perard C. *Nicollella ctenodactyli*, n. g., n. sp., et *Collinella gundii*, n. g., n. sp., cilies parasites intestinaux du gondi, *Ctenodactylus gundi* Pallas (Rongeur). La famille des Nicollellidae nov. fam. Note preliminaire // Bull. Soc. Zool. France. - 1919. - T. 44. - P. 10 - 17.
- Clarke R.T.J. The cultivation of some rumen oligotrich Protozoa // J. Gen. Microbiol. - 1963. - Vol. 3 (3). - P. 401 - 408.
- Coleman G.S. Rumen ciliate protozoa // Advance in Protozoology. - London. 1980. - T. 10. - P. 121 - 173.
- Coleman G.S., Reynolds D.J. The effect of sterols and haemin on the growth of the rumen ciliate *Ophryoscolex caudatus* and some other entodiniomorphid protozoa // J. Appl. Bacteriol. - 1982. - Vol. 52 (1). - P. 129 - 134.
- Doflein F. Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger nach biologischen Gesichtspunkten dargestellt. - G. Fischer. Jena, 1901. - 274 s.
- Dogiel V.A. Cellulose als Bestandteil des Skelettes // Biol. Zentralbl. - 1923 a. - Bd. 43. - S. 289 - 291.
- Dogiel V.A. On sexual differentiation in the Infusoria // Quart. Journ. Microsc. Sci. - 1923 b. Vol. 67. - P. 219 - 232.
- Dogiel V. Monographie der Familie Ophryoscolecidae. Teil I // Arch. f. Protistenk. - 1927. - Bd. 59. - 288 s.
- Dogiel V.A. Die sogenannt "Konkrementenvakuole" der Infusorien als eine Statocyste betrachtet // Arch. f. Protistenk. - 1929. - Bd 68. - S. 319 - 384
- Dovgal I.V. Evolution, phylogeny and classification of Suctorea (Ciliophora) // Protistology - 2002. Vol. 2 (4). - P. 194 - 272.
- Fiorentini A. Intorno ai protisti dell' intestino degli Equini // Bol. Sci. med. - 1890. - T. 12. - P. 1 - 24, 51 - 60.
- Furness D. N., Butler R. D. The cytology of sheep rumen ciliates. I. Ultrastructure of *Epidinium caudatum* Crawley // J. Protozool. - 1983. Vol. 30 (4). - P. 676 - 687.
- Furness D.N., Butler R.D. The functional and evolutionary significance of the ultrastructure of the Ophryoscolecidae (order Entodiniomorphidae) // J. Protozool. - 1988. - Vol. 35 (1). - P. 34 - 38.
- Grain J. Class Vestibuliferea de Puytorac et al., 1974 / Traite de Zoologie: Infusories Cilies. (Eds. P. Grasse, P. de Puytorac). - Masson, Paris, 1994. - T. 2 (2). - P. 311 - 379.
- Gruby B., Delafond C. Recherches sur des animalcules se developpant en grand nombre dans l'estomac et dans les intestins, pendant la digestion des animaux herbivores et carnivores // C. R. Acad. Sci., Paris. - 1843. - T. 17. - P. 1304 - 1308.
- Ito A., Miyazaki Y., Imai S. Descriptions of new Parentodinium ciliates in the family Parentodiniidae n. fam. from *Hippopotamus amphibius* in comparison with some entodiniomorphs from horses and cattle // Eur. J. Protistol. - 2002. - Vol. 37 (4). - P. 405 - 426.

- Ito A., Van Hoven W., Miyazaki Y., Imai S. New entodiniomorphid ciliates from the intestine of the wild African white rhinoceros belong to a new family, the Gilchristidae // Eur. J. Protistol. - 2006. - Vol. 42 (4) . - P. 297 - 307
- Kofoid C.A., MacLennan R.F. Ciliates from *Bos indicus* Linn. I. The genus *Entodinium* Stein // Univ. Calif. Pub. Zool. - 1930. - Vol. 33 (22). - P. 471 - 544.
- Kofoid C.A., MacLennan R.F. Ciliates from *Bos indicus* Linn. II. A revision of *Diplodinium* Schuberg // Univ. Calif. Pub. Zool. - 1932. - Vol. 37 (5). - P. 53 - 152.
- Kofoid C.A., MacLennan R.F. Ciliates from *Bos indicus* Linn. III. *Epidinium* Crawley, *Epiplastron*. gen. nov and *Ophryoscolex* Stein // Univ. Calif. Pub. Zool. - 1933. Vol. 39 (1). - P. 1 - 34.
- Kornilova O. A. *Strelkowella urunbasiensis* gen. n., sp. n. (Suctorea, Allantosomatidae) from the hindgut of the Yakut horse // Vestnik zoologii - 2004. - Vol. 38 (6). - P. 69 - 73.
- Latteur B. Revision systematique de la famille des Ophryoscolecidae Stein, 1898, sous-famille des Entodiniinae Lubinsky, 1957, genre *Entodinium* Stein ,1858 // Ann. Soc. roy. zool. Belg. - 1968. - T. 98 (1). - P. 1 - 41.
- Latteur B. Revision systematique de la famille de Ophryoscolecidae Stein 1858, sous-famille des Entodiniinae, Lubinsky 1957, genre *Entodinium* Stein 1858 // Ann. Soc. roy. zool. Belg. - 1969. - T. 99 (1 - 2). - P. 3 - 25.
- Latteur B. Revision systematique de la famille de Ophryoscolecidae Stein 1858, sous-famille des Diplodiniinae, Lubinsky 1957, genre *Diplodinium* Stein 1858 // Ann. Soc. roy. zool. Belg. - 1970. - T. 100 (4). - P. 275 - 312.
- Lubinsky G. Studies on the evolution of the ophryoscolecidae (Ciliata: Oligotricha) III. Phylogeny of the Ophryoscolecidae based on their comparative morphology // Can. J. Zool. - 1957. - Vol. 35 (1). - P. 141 - 159.
- Lubinsky G. Ophryoscolecidae (Ciliata, Entodiniomorphida) of reindeer (*Rangifer tarandus* L.) from Canadien Arctic. I. Entodiniidae // Can. J. Zool. - 1958. - Vol. 36 (5). - P. 819 - 825.
- Lynn D.H., Small E. B. Phylum Ciliophora, Doflein, 1901 / In: J. J. Lee, G. F. Leedale, P. Bradbury (Eds.) An Illustrated Guide to the Protozoa (2 nd edit.) Soc. Protozool. - Lawrence, Kansas. 2000. - Vol. 1. - P. 371 - 656.
- Michalowski T. The volatile fatty acids production by ciliate protozoa in the rumen of sheep // Acta protozool., 1987, 26 (4), pp. 335 - 345.
- Michalowski T. Digestion and fermentation of the microcrystalline cellulose by the rumen ciliate protozoon *Eudiplodinium maggii* // Acta protozool. - 1997. - Vol. 36 (3). - P. 181 - 185.
- Muszynski P., Bochenek J. Some factors affecting the protein utilization by rumen Protozoa / Progr. Protozool. 6th Int. Congr. Protozool., Warszawa, July 5-11, 1981. Abstr. Pap. - Warszawa, 1981. - P. 264.
- Owen R.W., Coleman G.S. The uptake and utilization of bacteria, amino acids and carbohydrate by rumen ciliate *Entodinium longinucleatum* in relation to the

- sources of amino acids for protein synthesis // J. Appl. Bacter. - 1977. - Vol. 43(1). - P. 67- 74.
- Puytorac P. Phylum Ciliophora Doflein, 1901 / Traite de Zoologie: Infusories Cilies. (Eds. P. Grasse, P. de Puytorac). - Masson, Paris, 1994. - T. 2 (2). - P. 1 - 15.
- Schuberg A. Die Protozoen des Wiederkauermagens. 1. *Buetschlia*, *Isotricha*, *Dasytricha* and *Entodinium* // Zool. Jahrb. - 1888. - Bd. 3. - S. 365 - 418.
- Schubotz H. *Pycnothrix monocystoides*, nov. gen., nov. spec., ein neues ciliates Infusor aus dem Darm von *Procavia (Hyrax) capensis* (Pallas) // Denkschr. Med. Naturw. Ges., Jena. - 1909 [1908]. Bd. 13. - S. 1 - 18.
- Stein F. Uber mehrere neue im Pansen der Wiederkauer lebende Infusionsthier / Abh. K. bohm. Ges. Wiss. - 1859, [1857]. - Bd. 10. - S. 69 - 70.
- Strueder-Kypke M.C., Kornilova O.A., Lynn D.H. Phylogeny of Trichostome ciliates (Ciliophora, Litostomatea) endosymbiotic in the Yakut horse // 2006, в печати.

O. A. Kornilova

Endosymbiotic ciliates in mammals

SUMMARY

The revision of the subclass Trichostomatia was the main purpose of the work. In the new system the subclass Trichostomatia includes 3 orders (with the new one - Vertebratophilida Kornilova, 2006 ord. n.), 23 families, 129 genera.

Эколого–фаунистическая характеристика почвенных протистов прикорневой зоны ячменя

Почвенные простейшие – важный компонент разнообразных естественных и антропогенных биогеоценозов. Видовой состав и распространение простейших зависят от ряда абиотических (влажность и температура, химические и физические свойства почвы, загрязнение окружающей среды пестицидами, нефтепродуктами, фенолами, тяжелыми металлами и другими ксенобиотиками и т.п.) и биотических факторов (микробиота и растительный покров, почвообитающие беспозвоночные). В свою очередь простейшие активно воздействуют на состав и физиологическую активность микроорганизмов и положительно влияют на рост сельскохозяйственных растений.

Определено влияние тяжелых металлов на почвенных простейших, выявлено значение простейших почв в качестве теста для определения степени загрязнения биотопа химическими веществами, показано влияние минеральных удобрений и бактериальных препаратов на Protozoa почвы.

Простейшие (Protozoa) играют важную роль в природных процессах. Несмотря на многочисленные исследования, посвященные свободноживущим простейшим, место и роль Protozoa в биогеоценозе еще далеко не выяснена. Известный русский почвовед академик Б.Б.Полынов в предисловии к работе Л.К.Лозина–Лозинского и П.Ф.Мартынова (1930) писал, что вопрос о роли простейших организмов в почвенной среде, помимо теоретического значения, представляет громадный практический интерес, а результаты изучения взаимоотношений между Protozoa и бактериями могут получить самое широкое применение.

В условиях нормально увлажненной почвы простейшие активны: они питаются, передвигаются, выделяют в окружающую их среду продукты жизнедеятельности, размножаются. Активность простейших в почве была доказана экспериментальными исследованиями Л.К.Лозина-Лозинского (1930), В.Ф.Николюка (1956, 1980), Ю.Г.Гельцера (1960, 1980, 1985), Т.А.Иудиной (1998, 2000).

Видовой состав почвенных простейших разнообразен, но изучен еще недостаточно. Протозойная фауна состоит главным образом из мелких физиологически устойчивых амёб, жгутиконосцев и инфузорий, способных противостоять посредством инцистирования или другим путем таким крайним воздействиям тепла и холода,

высыхания и переувлажнения, аэрации и анаэробнозиса и т. п., которые являются естественными для их жизни в почве (Гельцер, 1980).

Особенности существования в почве в условиях поверхностного натяжения, солевого, газового, окислительно-восстановительного и температурного режимах влияют на строение и физиологию простейших.

В.Кубена (Kubena, 1938) писал, что различия в морфологии ряда организмов в почве и в искусственной среде могут быть столь значительными, что становится трудно классифицировать их по видам, либо даже родам. К.Феллер и Ф.Аллисон (Fellers, Allison, 1920), М.Коффман (Koffman, 1934) говорят о существовании собственно почвенных простейших; А.Л.Бродский (1935), также находит достаточно оснований для систематического обособления почвенных форм. Он отмечает, что обитающие в почве простейшие характеризуются спецификой морфологического строения и физиологии.

Количество простейших в 1 г почвы колеблется в значительных пределах в зависимости от температуры, влажности, наличия органического вещества и степени его разложения, рН, механического состава почвы, различных антропогенных факторов и др. (Гиляров, 1955; Гельцер, 1985).

В своих работах авторы указывают на то, что многие стороны взаимоотношений и взаимовлияния протистов с другими членами почвенного микробиоценоза изучены еще недостаточно. Однако в ряде случаев простейшие выступают как регулятор численности, состава и физиологической активности микронаселения почвы; их деятельность тесно связана с вопросами плодородия почвы и урожайности сельскохозяйственных растений. Они стимулируют физиологическую активность популяции почвенных микроорганизмов, используя в пищу многие виды бактерий и дрожжей. Protozoa принимают активное участие в основных биохимических процессах почвы. Они непосредственно участвуют в подзолообразовательном процессе: разлагают органико-минеральные комплексы фульвокислот с полуторными окислами, в результате чего происходит накопление гидратов окисла железа и марганца в иллювиальном горизонте (Аристовская, 1958). Протисты активно разлагают органические продукты, изменяют дисперсность почвы,

активируют биологическую фиксацию азота аммонификацию, разложение целлюлозы.

Цель наших исследований заключалась в анализе действия высоких концентраций ионов цинка на видовой состав протистофиты в прикорневой зоне культурных растений.

В соответствии с целью нами были поставлены следующие задачи:

- установить наличие вблизи корневой системы ячменя (сорт Криничный) сообществ простейших и бактерий;
- определить влияние ионов цинка на почвенные микроорганизмы;
- выявить действие минеральных удобрений и бактериальных препаратов на Protozoa почвы.

Материал и методы исследования. Опыты проводили на биологической станции РГПУ им. А.И. Герцена в поселке Вырица Ленинградской области, где в качестве экспериментальной культуры был выбран ячмень, сорт Криничный. Растения выращивались в вегетационных сосудах объемом 5 л (6 кг почвы). Повторность опытов 3-х кратная. В каждом сосуде выращивалось по 15 растений ячменя. Ячмень произрастал на дерново – средне подзолистой почве.

Варианты опытов:

- Контроль (без внесения цинка, фосфора, и бактериальных препаратов).
- цинк (6 г $ZnSO_4$ на сосуд)
- цинк + суперфосфат (2 г/ сосуд)
- цинк + бактериальные препараты (10 – 20 млн клеток/г почвы).

Фосфорные удобрения вносились перед посевом семян. Бактериальные препараты на основе штаммов, относящихся к родам *Azotobacter*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, вносили в виде жидкой разбавленной культуры сразу же после посева семян. Прикорневую почву отбирали по методу Березовой (1951). Определение обнаруженных микроорганизмов проводили по определителям (Николюк, Гельцер, 1972; Шардэ 1972; Лепинис и др., 1973).

Результаты и обсуждение. Изучен видовой состав основных групп почвенных простейших прикорневой зоны ячменя. Видовой состав обнаруженных простейших следующий:

- *Amoeba limax* Dujardin
- *Thecamoeba verrucosa* Lepsi
- *Colpoda steini* Maupas
- *Colpoda aspera* Kahl
- *Bodo minimus* Klebs
- *Bodo* sp.
- *Amoeba limaks* Auerbach
- *Centropyxis aeropuhila* Defl.
- *Centropyxis sylvatica* Thomas
- *Centropyxis eurystoma* Delf.
- *Cyclopyxis kahli* Defl.
- *Plagiopyxis callida* Pen.

Полученные данные свидетельствуют о том, что протисты, обитающие в дерново – подзолистой почве относятся к трем морфологическим группам: Sarcodina, Mastigophora, Ciliata. При исследовании микрофауны обнаружено, что в зоне корневых систем ячменя микроорганизмов больше, чем в окружающей почве. Изучение прикорневой микрофлоры ячменя показали, что здесь сосредоточены аэробные азотфиксаторы, аммонификаторы, целлюлозоразлагающие аэробы, которые и привлекают сюда простейших. Николук (1965) в своих работах отмечает, что в области ризосферы растений микробиологические процессы протекают наиболее интенсивно. На различных стадиях развития растения дифференцированно аккумулируют определенные группы почвенных микроорганизмов. Сосредоточение микроорганизмов в области ризосферы обуславливается в основном наличием корневых выделений растений, отмирающих тканей корня, продуктов метаболизма микроорганизмов, разложением отмерших групп бактерий. Привлекаемые корневой системой растений протисты выделяют в свою очередь необходимые для роста растений витамины, активирующие вещества и др.

В работах F. Bikzok (1956) рассмотрено влияние ризосферы различных растений на почвенных протистов. Проследив действие на протистов корневых вытяжек, автор показал, что в корневой зоне растений простейшие образуют естественные биоценозы. Одной из причин аккумуляции протистов в ризосфере является сосредоточение здесь бактерий, которыми они питаются.

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что корневая система ячменя сосредотачивает вблизи себя простейших и бактерий.

Внесение ионов тяжелого металла (цинка) в почву, вызвало существенные изменения количественного и видового состава простейших. Через сутки после внесения ионов цинка наблюдалось значительное снижение общего количества простейших и выпадение из популяции обычно распространенных видов. В результате, внесение сульфата цинка вызвало у всех групп: изменение формы; уплотнение цитоплазмы; прекращение цикла.

Наиболее чувствительными оказались жгутиконосцы, у них произошли следующие изменения: увеличилась сократительная вакуоль, отпадал жгутик, исчезло ядро. Так же и у инфузории наблюдалось отпадение ресничек, выпячивание пелликулы, распад вакуолей. У всех представителей отмечалось изменение движения, а затем полная остановка. Внесение цинка вызвало быструю гибель *Amoeba limax*, *Thecamoeba verrucosa*, *Colpoda steini*, *Bodo minimus*.

Через трое суток наблюдались морфологические и функциональные изменения у раковинных амёб. Таким образом, загрязненные почвы отрицательно влияют не только на рост и продуктивность растений, но и на снижение численности и изменение видового состава микроорганизмов прикорневой зоны ячменя.

Изучение действий минеральных удобрений показало, что внесение суперфосфата в почву благоприятно влияет на ход микробиологических процессов и способствует нарастанию количества простейших.

Влияние удобрений на численность простейших заключается в том, что, во-первых, куда вносили минеральные вещества обильно развивалась бактериальная флора; во-вторых, более мощное развитие растений и их корневых систем благоприятно действует на физиологические группы почвенных бактерий и простейших, и в третьих, удобренная почва, обогащена питательными растворами, которые легко могут усваиваться протистами.

Таким образом, отмечено позитивное действие фосфора и на развитие микроорганизмов в прикорневой зоне ячменя, и на рост и развитие самих растений. Урожай ячменя значительно увеличился и в некоторых вариантах не отличался от контрольных растений.

Убедительны также данные о снижении токсичности действия цинка путем внесения штаммов бактериальных препаратов, которые вызывают увеличение численности простейших, стимулируют их размножение, задерживают инцистирование и ускоряют эксцистирование.

Исследование последних лет доказали, что использование микроорганизмов в целях охраны окружающей среды и предотвращение накопления в ней опасных соединений является эффективным путем обеззараживания почвы и воды. С помощью микроорганизмов можно осуществлять многочисленные полезные процессы по стимулированию роста, улучшению минерального питания и защите растений от вредителей, болезней и стрессовых экологических влияний на растения. Применение микробиологических препаратов, как показывает практика, является быстрым и эффективным приемом оздоровления почвенных и водных биотопов (Воробейков, 1998).

Преимущество бактериальных препаратов перед химическими в том, что они являются экологически чистыми и не загрязняют окружающую среду опасными токсинами.

Протозойная фауна почвы имеет важное значение для методов биологической диагностики почв. Сведения о количестве простейших могут служить косвенным показателем плотности бактериального населения и характеризовать интенсивность микробиологических процессов. Увеличение общего количества протистов, появление в составе протистофауны новых видов, рост числа трофозоитов и уменьшение количества цист в почвенных горизонтах указывает на интенсивное окультуривание и увеличение плодородия данной почвы. Благодаря своей специфичности протистофауна может в большей или меньшей степени играть роль индикатора почвенных разностей и почвенных ландшафтов, является косвенным показателем содержания гумуса в почве и служить для определения величины пор между почвенными частицами (Бродский, 1935; Николюк, 1956; Гельцер, 1972).

Так же относительно крупные размеры (до 200 – 500 и более мкм), доступность для непосредственного микроскопического наблюдения, легкость культивирования простейших позволяют использовать их как тест – модель при изучении токсических свойств различных препаратов: токсинов и антибиотиков (Элпидина, 1960;

Беккер, 1963), химических лекарственных препаратов (Носина, 1953; Пашкин, 1958), гербицидов (Гельцер, 1967, Гельцер, Гептнер, 1973).

Значение биологических особенностей протистов и различных сторон их взаимоотношений с почвенной микрофлорой и высшими растениями может способствовать управлению микробиологическими процессами в почве в целях повышения ее плодородия.

Литература

- Аристовская Т.В. О разложении фульвокислот микроорганизмами. — Почвоведение, 1958, № 11, с. 40—51.
- Беккер З.Э. Физиология грибов и их практическое использование. - М., 1963. - 268 с.
- Березова Е.Ф. Микрофлора корневой системы растений и методика ее изучения // Тр. Ин-та с.-х. микробиологии. — 1951. — Т. 12. — С. 39-55.
- Бродский А.Л. Protozoa почвы и их роль в почвенных процессах // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. — 1935. - №3, вып. 20. — С. 99-181.
- Воробейков Г.А. Микроорганизмы в защите растений от болезней и вредителей. Учебное пособие для студентов биологических специальностей. — СПб, 1998. — 79 с.
- Гельцер Ю.Г. О новой методике изучения почвенных простейших. — Вести. Моск. ун-та. Сер. биол., 1960, № 6. - С. 67—75.
- Гельцер Ю.Г. Почвенные раковинные корненожки. — Матер. IV Всесоюз. совещ. по пробл. почв, зоологии. Баку, 1972, с. 35.
- Гельцер Ю.Г., Гептнер В.А. О протисто- и бактерицидном действии некоторых гербицидов. — В кн.: Московский университет — сельскому хозяйству. — М., 1971. — С. 177—178.
- Гельцер Ю.Г., Гептнер В.А., Стонов Л.Д. О влиянии гербицидов на микроорганизмы ила и воды Чарджоуского оазиса Туркменской ССР. — Агрехимия, 1972. - № 6. — С. 121-125.
- Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А. Почвообитающие раковинные корненожки (Protozoa, Testacea) и их индикационное значение // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. — М., 1976. — С. 116-140.
- Гиляров М.С. Почвенные раковинные амёбы и их значение для диагностики болотных почв. — Почвоведение, 1955, № 10. — С. 61—65.
- Иудина Т.А., Суханова К.М. Биология клетки и жизненный цикл раковинной амёбы *Corythion delamarei* // Цитология. — 1998. — Т. 42, № 7. — С. 613-623.
- Лепинис А.К. Распространение почвенных простейших в прикорневой и удаленной от корней почвы под культурными и дикорастущими растениями // Тр. АН ЛитССР. — 1963. — Сер. В, 2(31).
- Лепинис А.К., Гельцер Ю.Г., Чибисова О.И., Гептнер В.А. Определитель Protozoa почв европейской части СССР. - Вильнюс, 1973. -172 с.

- Лозина-Лозинский Л.К., Мартынов Л.Ф. Изучение активности и скорости распространения Protozoa и бактерий в почвах. — Изв. науч.-мелиор. ин-та, 1930, вып. 20. - С. 19—38.
- Николук В.Ф. Почвенные простейшие и их роль в культурных почвах Узбекистана. - Ташкент, 1956. - 144 с.
- Николук В.Ф. Протисты почв Узбекистана. - Ташкент, 1965. - 173 с.
- Носина В.Д. Материалы по экспериментальной химиотерапии амебиаза. — Мед. паразитология и паразитарн. болезни, 1953, № 5. - С. 399—404.
- Пакшин М.С. Материалы к изучению дизентерийной и свободноживущих энтамеб в культурах и испытание противоамебного действия некоторых новых средств. Автореф. канд. дис. Симферополь, 1959. - 18 с.
- Fellers C.R., Allison F. E. The protozoan fauna of soils of New Jersey // Soil. Sci. – 1920. – Vol. IX, №1. – P. 1-25.
- Russel E.J. Soil Protozoa and soil bacteria // Proc. Roy. Soc. – 1915. – Vol. 89. – P. 76-82.
- Waksman S.A. Principles of soil microbiology. – Baltimore, 1932. – 894 p.

S.S. Ryabova, T.A. Iudina

Ecological and faunistic characteristic of protists in the soil near a root zone of the barley
SUMMARY

The research represent the affect of heavy metals on protists in the soil and the value of soil protists as the test organisms for the determination of the degree of biotope's pollution by chemical substances. Also the investigation reveal the affect of mineral fertilizers and bacterial medicines on protozoa in the soil.

Антропогенное влияние на общее состояние пресноводного биоценоза

Пресноводные экосистемы являются наиболее важными и доступными для оценки экологического состояния среды в целом. Особенности видового состава пресноводного биоценоза, внешней и внутренней морфологии организмов, в частности, беспозвоночных, обитающих в водной среде, служат хорошим показателем уровня антропогенного и биологического загрязнения водоемов (Черкинский, 1977; Шикломанов, 1979; Клаусницер, 1990; Бохенска и др., 1996; Новиков, 1998). Построение имитационной модели водного биоценоза позволяет выделить основные факторы среды, определяющие его развитие, оценить в целом состояние водной среды и составить прогноз ее изменения в дальнейшем в конкретных экологических условиях (Вишневу, 1977; Гвоздеву, Аванесян, 2004).

Целью данной работы явилось изучение антропогенного влияния на видовой состав пресноводного биоценоза на разных участках реки Оредеж (Гатчинский район, Ленинградская область). В ходе исследования были рассмотрены такие антропогенные воздействия, как наличие жилых береговых построек, запыленность среды вблизи автодорог, расположение зоны отдыха, мусорные сбросы, фактор беспокойства в целом, а также действие плотины.

Местоположение модельных участков было выбрано следующим образом:

- 1) 1,5 км по одну сторону от плотины (контрольный участок) – отсутствие береговых построек и близости дорог, обильная береговая растительность.
- 2) 500 м по ту же сторону от плотины – редкие береговые постройки, умеренная запыленность.
- 3) непосредственно вблизи плотины – наличие мусорных сбросов, береговое расположение зоны отдыха, непосредственная близость автодорог, шумовое воздействие.
- 4) 1 км по другую сторону от плотины – небольшое количество береговых построек, умеренная запыленность, густая растительность.

Общий объем всех проб воды на каждом выбранном участке составлял 430 л.

Сравнительный анализ проб проводился в течение 3-х недель с интервалом в 6-7 дней.

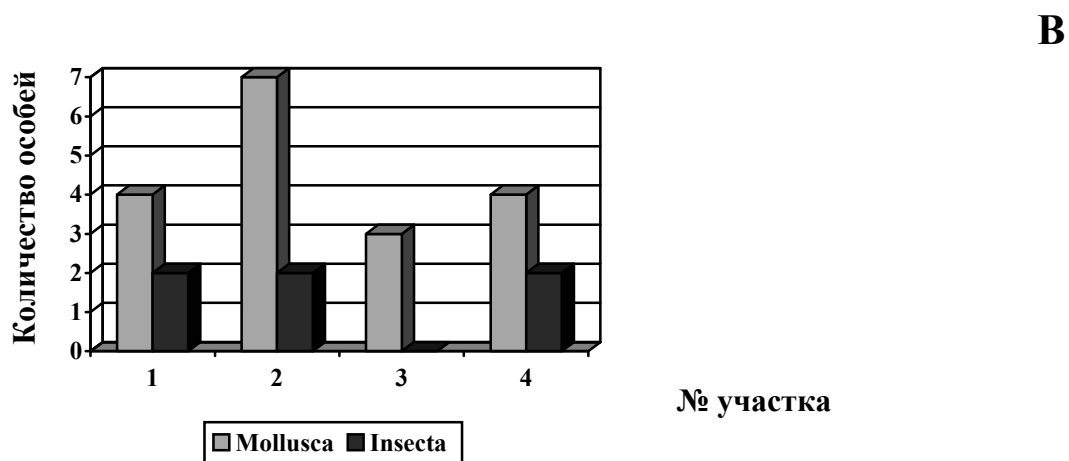
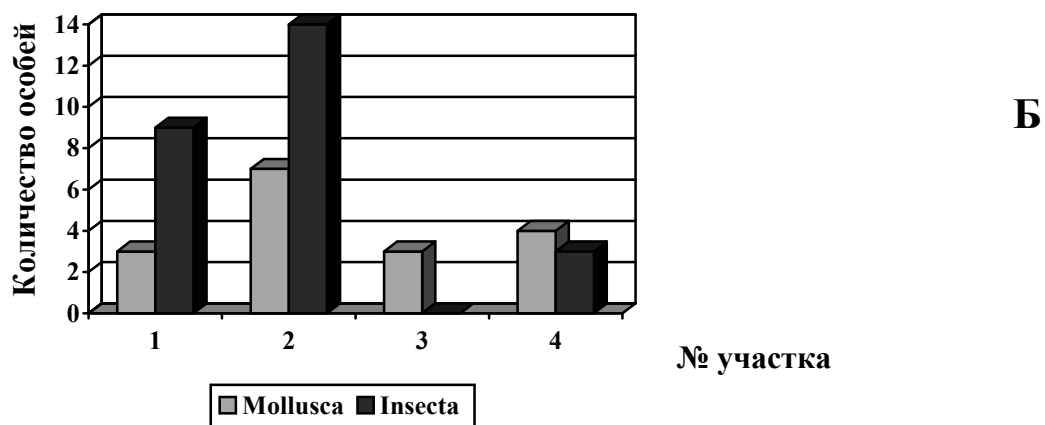
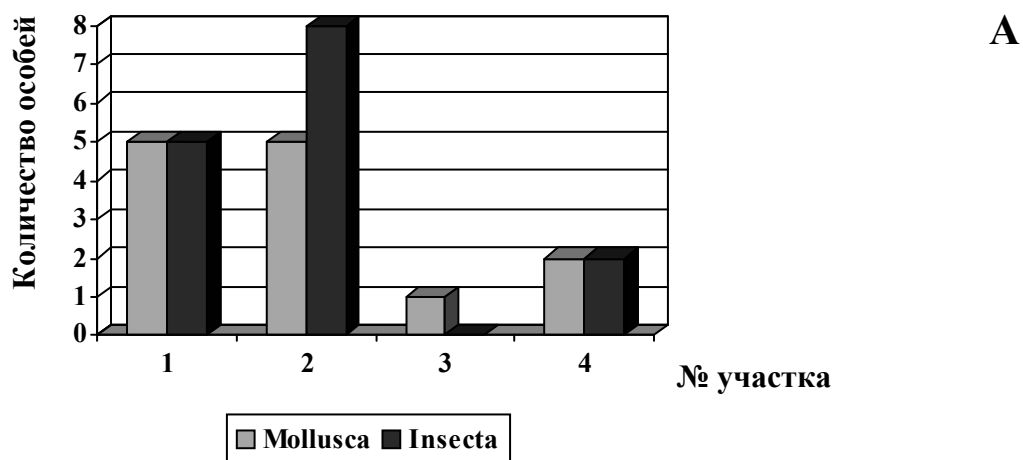


Рис. 1. Общее количество особей в пробах воды, взятых в разное время (А – 24.09.06; Б – 01.10.06; В – 08.10.06) на различных участках: 1) 1,5 км по одну сторону от плотины (контрольный участок); 2) 500 м по ту же сторону от плотины; 3) непосредственно вблизи плотины; 4) 1 км по другую сторону от ПЛОТИНЫ

Оценка степени антропогенного воздействия проводилась по количественным и качественным изменениям преобладающих в данном биоценозе видов.

Результаты количественной оценки представлены на рисунке 1. Сравнительные данные были рассмотрены для представителей классов Mollusca и Insecta, показывающих высокую чувствительность к загрязнению среды (Израэль, 1984; Шуберт, 1988).

Качественные изменения в видовом составе сообщества оценивались по характеру доминантных видов, субдоминантных, малочисленных и редких видов, присутствующих в пробах воды. Результаты данного исследования представлены в таблице 1.

Таблица 1.

Сравнительная характеристика некоторых доминантных (Д), субдоминантных (С), малочисленных (М), редких (Р) и отсутствующих (–) видов в пробах воды на различных участках:

1) 1,5 км по одну сторону от плотины (контрольный участок); 2) 500 м по ту же сторону от плотины; 3) непосредственно вблизи плотины; 4) 1 км по другую сторону от плотины

№ участка		1			2			3			4		
Даты/ Виды		24. 09. 06	01. 10. 06	08. 10. 06	24. 09. 06	01. 10. 06	08. 10. 06	24. 09. 06	01. 10. 06	08. 10. 06	24. 09. 06	01. 10. 06	08. 10. 06
Mollusca	<i>Planorbis corneus</i>	Р	Р	М	М	С	Д	Д	С	С	С	Д	Д
	<i>Lymnaea stagnalis</i>	Д	С	Д	Д	С	Д	Р	Д	Д	Д	Д	Д
Insecta	<i>Ranatra linearis</i>	Р	Р	Р	Р	Р	Р	–	–	–	М	С	С
	Р. <i>Limnophilus</i>	С	С	С	С	Д	С	–	–	–	С	С	С
	<i>Gerris lacustris</i>	С	Д	Р	С	Д	Р	–	–	–	С	Р	Р

Результаты исследования показали высокую степень нарушенности пресноводного биоценоза на участке № 3 по сравнению с контролем. На данном участке наблюдалось резкое снижение количества особей, принадлежащих к классу Mollusca, и полное отсутствие некоторых видов насекомых. Смещение здесь доминантных видов в сторону малочисленных и редких также показало неблагоприятное состояние водной среды.

Общая малочисленность видового состава сообщества связана с осенним сезоном и сопровождающим его постепенным снижением температуры воды и воздуха и сокращением длины светового дня. Некоторое улучшение погодных условий в начале октября сразу же сказалось на повышении количественных показателей сообщества.

Очевидно, что наряду с наличием мусорных сбросов, близостью автодорог, а, следовательно, запыленностью и шумовым фактором, сама плотина также оказывает отрицательное влияние на характер и количественные показатели видового состава пресноводного биоценоза.

Литература

- Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / Под ред. Р.Шуберт. - М.: Мир, 1988.
- Вишнев С.М. Основы комплексного прогнозирования. - М.: Наука, 1977.
- Гвоздев М.А., Аванесян А.В. Методологические и методические аспекты экологического прогнозирования пресноводных экосистем // Проблемы методики обучения биологии и экологии в условиях модернизации образования. – СПб: РГПУ, 2004. - Вып.2, ч. 2, - С. 248-250.
- Гидрогеология. Охрана водных ресурсов. Экология. Гидрология. Эколого-гидрогеологический словарь / Под ред. А.Н.Воронова. - СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 1996. - 160 с.
- Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. - Л.: Гидрометеиздат, 1984.
- Клаусницер Б. Экология городской фауны. - М.: Мир, 1990.
- Новиков Ю.В. Экология, окружающая среда и человек. - М.: Агентство Фаир, 1998. - 320 с.
- Черкинский С.Н. Санитарные условия спуска сточных вод в водоемы. - М., 1977.
- Шикломанов И.А. Антропогенные изменения водности рек. - Л.: Гидрометеиздат, 1979.

A.V. Avanesyan, I.S. Potapova

Anthropic influence on basic conditions of freshwater biocenosis

SUMMARY

The purpose of research was to determine the degree of anthropic influence on the composition of species in freshwater biocenosis of Oredez river in Leningrad area. Four different places were investigated. The one of them had a highest degree of the pollution in results of industrial waste, the dust from highways and noisy factors. The dam also revealed a negative influence on the number of freshwater organisms and their diversity.

**Основные подходы к изучению генетических основ
резистентности гастропод**

Защитные реакции моллюсков традиционно рассматриваются с точки зрения их клеточных и гуморальных составляющих. В настоящее время признано, что ведущая роль в иммунном ответе гастропод принадлежит клеточным реакциям (Cheng, 1975; Adema et al., 2001). При этом циркулирующие гемоциты обеспечивают распознавание, связывание и элиминацию паразита (Van der Кнаар, 1990; Connors, 2003). Гуморальных факторы также участвуют в реализации всех этапов защитных реакций (Wayne et al., 1985; см: Атаев, Ерёмина, Полевщиков, 2005). Однако они не обладают собственной цитотоксической активностью и только регулируют цитотоксическую активность гемоцитов (Wayne et al., 1985; Adema et al., 1997). Таким образом, и на клеточном, и на гуморальном уровнях основными эффекторными клетками защитных реакций гастропод являются клеточные элементы гемолимфы (Connors, 2003; см: Атаев, Дьячков, Полевщиков, 2006).

К сожалению, защитные реакции гастропод, попали в круг интересов отечественных исследователей относительно недавно. В то же время, за рубежом этой проблеме посвящено большое количество работ на протяжении нескольких десятков лет. (Connors, 2003). В этих исследованиях в качестве модельного объекта часто используются лабораторные линии моллюсков *Biomphalaria glabrata*. Именно на биомфалариях впервые изучены защитные реакции гастропод в ответ на трематодную инвазию (Lie, Heuneman, 1975, 1976; Jourdane, Cheng, 1986), бактериальное заражение (Jourdane, Cheng, 1987), описан клеточный ответ на пересадку трансплантатов органов и тканей (Cheng, Jourdane, 1987). Однако механизмы, пути, этапы реализации защитных реакций и взаимодействие между собой компонентов иммунной системы гастропод во многом остаются неясными. Прояснить многие аспекты функционирования иммунной системы моллюсков может изучение генетических основ резистентности к паразитам (см: Атаев, Полевщиков, 2005; Атаев, Дьячков, Полевщиков, 2005). В настоящее время выявлены различия в интенсивности экспрессии факторов защитных реакций у зараженных и незараженных моллюсков, у особей разных

лабораторных линий *B. glabrata*, изучена экспрессия некоторых иммунокомпетентных генов (Adema et al, 1997; см: Lewis et al., 2001; Lockyer et al., 2004). Именно анализ современных молекулярно-генетических подходов и методов, используемых для изучения защитных реакций гастропод, и явился целью данной работы.

Генетический контроль резистентности у гастропод. За длительное время культивирования в лабораторных условиях путём направленных скрещиваний и отбора, были выведены линии *B. glabrata*, отличающиеся по уровню резистентности к разным видам трематод (Lewis et al., 2001). Так, например, Bg.СВ линия *B. glabrata* обладает 70 % восприимчивостью к заражению *Echinostoma caproni*, СВ линия, напротив, на 99% резистентна к эхиностомной инвазии (Bouchut et al., 2005, 2006; Guillou et al., 2007). Существование инбредных линий с разным уровнем восприимчивости к паразиту указывает на наличие у гастропод генетического контроля резистентности. Однако даже внутри линий имеет место индивидуальная изменчивость уровня резистентности и динамики иммунного ответа (Lewis et al., 2001).

Первые работы по генетике биомфаларий были осуществлены в 50-х годах прошлого века Ньютоном (Newton, 1953, 1954, 1955). Для определения характера наследования резистентности у *Biomphalaria glabrata* он использовал морфологические маркеры (альбинизм и нормальная пигментация), сцепленные с разным уровнем восприимчивости к паразиту. Только часть гибридов от скрещиваний резистентной альбиносной бразильской линии с восприимчивой линией из Пуэрто Рико, оказалась восприимчивой к заражению *Shistosoma mansoni*, что указывало на наследственный характер резистентности / чувствительности. А разная степень восприимчивости к трематодной инвазии среди потомства от самооплодотворения гибридов F₁, свидетельствовала о полигенном контроле резистентности. Позднее при скрещивании различных линий *Biomphalaria glabrata* было показано различие между ювенильной и «взрослой» резистентностью. Согласно исследованиям Ричардса, «взрослая» резистентность – моногенный признак, а ювенильная - скорее полигенный (Richards 1970, 1980, 1987). Ричардс выделил 4 гена ювенильной резистентности / чувствительности к заражению. Основные различия в уровне резистентности связаны с работой генов Mг и R. Доминантный аллель гена Mг обуславливает

резистентность к трематодной инвазии у взрослых особей, но восприимчивость у молодежи. Экспрессия этого гена зависит от возраста особи. У моллюсков одних линий он работает только у взрослых особей, а у других – на протяжении всей жизни. Наличие доминантного аллеля гена R обуславливает резистентность во всех возрастных группах особей линии. Морфологическое проявление его работы – формирование скоплений гемоцитов и гемоцитарных капсул вокруг спороцист трематод. При этом ген Mr регулирует работу гена R, подавляя его в рецессивном состоянии (Richards, 1984). Взаимодействием этих генов можно объяснить различную резистентность к заражению трематодами *Shistosoma mansoni* среди разновозрастных *Biomphalaria glabrata*. При наличии в генотипе доминантного аллеля гена R, особь любого возраста оказывается резистентной (10-R2, 13-16-R1, BS-90 линии *B. glabrata*). Моллюски, имеющие в генотипе рецессивный аллель гена Mr, восприимчивы к заражению в любом возрасте (M-line, NMR1, PR-77 линии *B. glabrata*), при этом аллель гена R не имеет значения. Присутствие в генотипе доминантного аллеля Mr обуславливает «ювенильную» восприимчивость к заражению, но «взрослую» резистентность (442132, 2423432 линии *B. glabrata*). Согласно работам Ричардса, множественные аллели других генов резистентности обуславливают индивидуальную вариабельность по резистентности / чувствительности среди моллюсков (Richards, 1987; Lewis et al., 2001).

В настоящее время считается, что в формировании фенотипа резистентной особи принимает участие большое количество генов, обеспечивающих протекание клеточных и гуморальных реакций (Connors, 2003; Guilloua et al., 2007).

Расшифровка геномов гастропод. Для изучения характера наследования резистентности – чувствительности, большое значение имеет выявление молекулярной структуры всего множества факторов защитных реакций и соответствующих им нуклеотидных последовательностей в геноме. Расшифровка нуклеотидных последовательностей генов резистентности гастропод также имеет большое значение для раскрытия механизмов работы факторов защитных реакций.

В настоящее время осуществляются проекты по расшифровке геномов нескольких брюхоногих моллюсков, в том числе и *B.*

glabrata (см.: www.nlm.ncbi.gov). В геноме биомфаларии 18 хромосом (в гаплоидном наборе) и 46 % ГЦ- пар. Анализ ДНК гемоцитов различных линий *B. glabrata* показал, что размер генома составляет приблизительно 931 Mb. Одновременно осуществляется и расшифровка генома паразита гастропод - *Shistosoma mansoni* (его размер 270 Mb). Для расшифровки нуклеотидных последовательностей организмов создаются многочисленные генные библиотеки (кДНК, геномные, космидные, бактериальные). Созданы генные библиотеки М-линии, BS90-линии, BB02 –линии *B. glabrata* (Adema et al., 2006; Adema et al.//genome.wustl.edu). Бактериальная геномная библиотека BB02 –линии *B. glabrata* содержит 61824 клонов (в среднем по 136,3 kb) (Adema et al., 2006). Полностью расшифрована нуклеотидная последовательность митохондриальной ДНК *B. glabrata* (13670 пн) (genome.wustl.edu). Интересно, что состав и последовательности генов в митохондриальном геноме биомфаларии, за исключением двух генов рРНК, оказались почти идентичными таковым у большинства гастропод.

В базе данных GeneBank (www.nlm.ncbi.gov) имеется примерно 45000 нуклеотидные последовательности для моллюсков рода *Biomphalaria* (из них 42913 – для *B. glabrata*), и около 3600 последовательностей для *Oncomelania sp.*, *Lymnaea sp.* и *Vulinus sp.* Однако полная нуклеотидная последовательность и экзон – интронная структура к настоящему времени установлены только для нескольких генов гастропод. Из них самая большая последовательность (16kb) – последовательность гена фибриноген-подобного белка *Biomphalaria glabrata* (FREP 7.1), принимающего участие в защитных реакциях (см. ниже). Последовательности генов других факторов защитных реакций также имеются в базе данных GeneBank. Все секвенированные последовательности, представленные в базе данных, могут быть использованы для изучения экспрессии факторов защитных реакций у гастропод (подбор праймеров, зондов и др.).

Картирование генов резистентности. Для определения расположения генов резистентности в геноме *B. glabrata* используют как классические, так и современные молекулярные подходы. В основе построения генетических карт лежит анализ сцепления генов, отвечающих за проявление иммунного ответа, с морфологическими или молекулярными маркерами. Анализ расстояния между генами

осуществляется по частоте встречаемости рекомбинантных форм среди гибридов (Jones et al., 1999). Недостатком такого картирования является невозможность учёта влияния на проявление генов резистентности других генов, расположенных с ними на одном участке. Кроме того, резистентность как способность к проявлению защитных реакций – полигенный признак, а значит, определяется многими хромосомными локусами. Однако несомненным преимуществом картирования по частоте рекомбинантов является то, что для определения групп сцепления не нужно знать химические механизмы резистентности и нуклеотидные последовательности конкретных генов. Построенные на основе анализа сцепления карты хромосом с небольшим числом генов, являются основой для создания более точных физических карт хромосом.

Для картирования отдельных локусов, вовлечённых в формирование количественного признака (QTL) используются методы молекулярного мечения (Lynch, Walsh, 1998; Jones et al., 2001). В качестве генетических маркеров используют микросателлиты, РАПД (Random Amplified Polymorphic DNA), случайные маркеры (random-markers), меченные зонды. Отдельные локусы QTL локализуют, устанавливая статистическую взаимосвязь между характером наследования признака и распределением молекулярных маркеров поколениях гибридов от скрещиваний. Основные методы определения сцепления между генетическим маркером и QTL - множественный регрессионный анализ (для бинарных исчислений), общее линейное моделирование, интервальный анализ, байсовский анализ (Lynch, Walsh, 1998). Эти методы позволяют оценить все генетические параметры, ассоциированные с определённым резистентным фенотипом: положение QTL на хромосоме (ах), вклад QTL в формирование признака, взаимодействие различных QTL (Lynch, Walsh, 1998). Для локализованного на генетической карте QTL определяется возможный вклад в наблюдаемые фенотипические эффекты (Jones et al., 2001).

Сравнительный анализ экспрессии генов. Сравнительный анализ экспрессии генов у моллюсков разных линий, а также заражённых и незаражённых особей позволяет определять гены, работа которых обеспечивает формирование иммунного ответа.

Большинство методик связано с определением генной экспрессии на уровне мРНК и использованием полимеразной цепной реакции.

Один из подходов к анализу экспрессии генов – определение и поиск генов и консервативных последовательностей, гомологичных, уже известным для других, филогенетически близких видов. Таким образом был обнаружен β -интегрин у *B. glabrata* (Davids, Wu, Yoshino, 1999). В случае, когда нуклеотидная последовательность экспрессируемого гена неизвестна, используются методы поиска генов, предположительно вовлеченных в защитные реакции. Одним из таких методов является субстратная гибридизация. Для анализа выделяются мРНК из заражённых и незаражённых особей или особей различных линий моллюсков. Затем проводят гибридизацию сравниваемых образцов комплементарной ДНК (кДНК). Для дальнейшего анализа используют только негибридизовавшиеся, а значит различающиеся по нуклеотидным последовательностям, участки кДНК. Последовательности, имеющиеся только у одной из сравниваемых групп, секвенируются и выравниваются с уже имеющимися в базе данных GeneBank нуклеотидными последовательностями (www.nlm.ncbi.gov). Полученные таким образом нуклеотидные последовательности могут быть использованы для определения места и уровня экспрессии генов, ответственных за формирование резистентности.

Другой путь определения участков генома, отвечающих за проявление резистентности – установление нуклеотидных последовательностей соответствующих факторам защитных реакций. Так при анализе 65 кДа - полипептида, обнаруженного у особей резистентной линии *B. glabrata*, было установлено, что соответствующая ему нуклеотидная последовательность гомологична фибриноген-подобным белкам других беспозвоночных (Adema et al., 1997). Дальнейшие исследования показали, что FREP гастропод кроме участвующего в распознавании антигена фибриногенового домена (65кДа-домен), содержат один - два иммуноглобулиновых домена (IgSF). FREP являются лектинами и участвуют в связывании и нейтрализации паразитов (см: Connors, 2003). В настоящее время описано около десятка FREP гастропод. В базе данных GeneBank имеется несколько сотен последовательностей различных доменов FREP. Гены FREP служат моделью для изучения работы генов, вовлеченных в защитные реакции беспозвоночных (Mitta et. al., 2005).

С использованием молекулярных методов было показано повышение уровня экспрессии FREP 2 и 4 гемоцитами моллюсков линий *B. glabrata* в ответ на заражение мирацидиями трематод (Jiang, Loker, Zhang, 2005; Zhang, Loker, 2004; Hertel, Adema, Loker, 2004). Кроме того, изучение FREP имеет большое значение для сравнительно-иммунологических исследований (см: Атаев, Дьячков, Полевщиков, 2006).

Основными эффекторными клетками иммунной системы гастропод являются гемоциты – циркулирующие клетки гемолимфы (Connors, 2003). Большинство молекулярно-генетических исследований посвящено изучению экспрессии генов резистентности в гемоцитах в ответ на трематодную инвазию. При заражении моллюсков *B. glabrata* трематодами *Echinostoma caproni* было установлено значительное повышение уровня экспрессии гемоцитами веществ, гомологичных цистатину, интегринподобным белкам, дерматопоринов, сериновых протеаз, оксидаз и др. При этом обнаружено различие в динамике уровня экспрессии различных веществ гемоцитами моллюсков резистентных и чувствительных линий. Так уровень экспрессии F-спондинподобного белка, β -интегрина, дерматопорина, значительно повышается у только моллюсков резистентных линий. Некоторые из белков, например альдолаза, синтезируются только гемоцитами чувствительных линий (EAF-S-линия). Например, дерматопорин участвует в процессах агрегации гемоцитов и формировании капсул (Bouchut et al., 2005), а альдолаза влияет на процессы адгезии гемоцитов, их подвижность и способность прикрепляться к субстрату. Эти данные подтверждают предположение, что различие в интенсивности и стратегиях иммунного ответа у моллюсков чувствительных и резистентных линий связано, прежде всего, с разной способностью гемоцитов к адгезии и распознаванию своего-чужого (Adema et al., 2001; Bouchut et al., 2006). Установлено, что гемоциты чувствительных линий биомфаларии не участвуют в инкапсуляции материнских спороцист трематод *Echinostoma caproni* (Ataev, Coustau, 1999).

Установлено различие в интенсивности экспрессии различных факторов гемоцитами *B. glabrata* в различные сроки после заражения мирацидиями трематод. Так уровень экспрессии глутатион-S-трансферазы (GST) увеличивается через 48 часов после заражения, а лектинсвязывающего антимикробного пептида (LBP/BPI) и

ахатиноподобного белка – значительно уменьшается уже через день после заражения (Guillou et al., 2007). Различная динамика экспрессии свидетельствует о разной роли этих веществ в иммунном ответе гастропод.

Известно, что GST у беспозвоночных участвует в детоксикации ксенобиотиков. Через два дня после заражения моллюска мирацидиями происходит инкапсуляция спороцист. Элиминация паразита в капсуле связана с выделением гемоцитами большого количества цитотоксинов и оксидаз. Возможно, что GST защищает окружающие капсулу ткани моллюска от последствий «кислородного взрыва» и работы пероксидаз. LBP/BPI и ахатиноподобный белок у беспозвоночных участвуют антимикробном ответе. В ответ на трематодную инвазию их концентрация не повышается (а даже несколько снижается), что может указывать на существование у гастропод разных стратегий защитных реакций в ответ на разные антигены (Guillou et al., 2007).

Локализация мест экспрессии иммунокомпетентных генов.

Для определения очагов синтеза веществ, участвующих в защитных реакциях используют методы иммуногистохимии и гибридизацию *in situ*. Гибридизация, осуществляющаяся на уровне мРНК, позволяет наиболее точно локализовать участки синтеза факторов защитных реакций. Так с помощью гибридизации было показано, что синтез антибактериального белка митилина у *Mytilus galloprovincialis* осуществляется особой субпопуляцией гемоцитов, участвующих в ответе на заражение бактериями (Mitta et al., 1999). Благодаря гибридизации установлено, что гуморальные факторы защитных реакций у биомфаларии синтезируются в периферических клетках белковой железы (цистатин-подобный лектин, LBP/BPI – бактерицидный гликопротеин), секреторных клетках гепатопанкреаса (Ca-связывающий белок), участках тегумента (треонинкиназа-подобный белок) и гемоцитах (FREP) (Guillou et al., 2007).

Таким образом, разнообразные подходы к изучению генетических основ резистентности используются комплексно, раскрывая различные аспекты функционирования иммунной системы гастропод. Изучение наследственных предпосылок формирования иммунного ответа имеет большое практическое и теоретическое значение, раскрывая пути формирования иммунитета в ходе эволюции и механизмы его реализации в ходе онтогенеза.

Литература

- Атаев Г.Л., Ерёмина Е.Е., Полевщиков А. В. 2005. Защитные реакции брюхоногих моллюсков: 2. Гуморальные реакции // Паразитология. Т. 39, вып. 1. - С. 3 - 15.
- Атаев Г.Л., Полевщиков А.В. 2004. Защитные реакции брюхоногих моллюсков: 1. Клеточные реакции // Паразитология. Т. 38, вып. 4. - С. 342 - 351.
- Атаев Г.Л., И.С.Дьячков, Полевщиков А. В. 2006. Сравнительно-иммунологический анализ защитных реакций брюхоногих моллюсков // Известия РГПУ им. Герцена. Т. 39. Вып. 1. - С. 265 – 281.
- Adema C.M., Lynn A.H., Miller R. D., Loker E. S. 1997. A family of fibrinogen-related proteins that precipitates parasite-derived molecules is produced by an invertebrate after infection. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Т. 94. V.16. - P. 8691-8696.
- Adema C. M., Sapp K. K., Hertel L. A., Loker E. S. 2000. Immunobiology of the relationships of the echinostomes with snail intermediate hosts // Echinostomes as experimental models for biological research. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht / Boston / London. - P. 149-173.
- Ataev G. L., Coustau C. 1999. Cellular response to *Echinostoma caproni* infection in *Biomphalaria glabrata* strains selected for susceptibility/ resistance // Development and Comparative Immunology. V. 23. – P. 187-198.
- Bayne C. J., Boswell C. A., Loker E. S., Yui M. 1985. A. Plasma components which mediate cellular defences in the gastropod mollusk *Biomphalaria glabrata* // Development and Comparative Immunology. V. 9. – P. 523-530.
- Bouchut A., Roger E., Coustau C., Gourbal B., Mitta G. 2006. Compatibility in the *Biomphalaria glabrata*/*Echinostoma caproni* model: Potential involvement of adhesion genes // International Journal for Parasitology. V. 36. – P. 175–184.
- Bouchut A., Sautiere P.E., Coustau C., Mitta G. 2006. Compatibility in the *Biomphalaria glabrata*/*Echinostoma caproni* model: Potential involvement of proteins from hemocytes revealed by a proteomic approach // Acta Tropica. V. 98. – P. 234–246
- Cheng T. C. 1975. Functional morphology and biochemistry of molluscan phagocytes // Ann. New York Acad. Sci. V.266. - P. 343—379.
- Cheng T. C., Jourdane J. 1987. Transient cellular reaction in *Biomphalaria glabrata* (Mollusca) to heterotopic isografts // The Journal of Invertebrate Parasitology. V. 49. – P. 273-278.
- Connors V. A. 2003. The schistosome- snail interaction: factors involved in host immunodefense activation and parasite killing in susceptible and resistant *Biomphalaria glabrata*. // Taxonomy, ecology and evolution of metazoan parasites. Tome I. - P. 203-224.
- Dauids B. J., Wu X. J., Yoshino T. P. 1999. Cloning of a beta-integrin subunit cDNA

- from an embryonic cell line derived from the freshwater mollusk *Biomphalaria glabrata*. *Gene*. V. 228. – P. 213-223.
- Guillou F., Mitta G., Galiniera R., Coustau C. 2007. Identification and expression of gene transcripts generated during an anti-parasitic response in *Biomphalaria glabrata* // *Developmental and Comparative Immunology*. V. 31. –P. 657–671.
- Hertel L.A., Adema C.M., Loker E.S. 2005. Differential expression of FREP genes in two strains of *Biomphalaria glabrata* following exposure to the digenetic trematodes *Schistosoma mansoni* and *Echinostoma paraensei* // *Developmental and Comparative Immunology*. V. 29. – P. 295–303.
- Jiang Y., Loker E. S., Zhang S. 2006. M. In vivo and in vitro knockdown of FREP2 gene expression in the snail *Biomphalaria glabrata* using RNA interference // *Developmental and Comparative Immunology*. V. 30. – P. 855–866.
- Jones C. S., Lockyer A. E., Piertney S. B., Rollinson D., Noble L. R. 1999. Isolation and characterization of microsatellite loci in the freshwater gastropod, *Biomphalaria glabrata*, an intermediate host for *Schistosoma mansoni* // *Molecular Ecology*. V. 8. – P. 2149-2151.
- Jones C. S., Lockyer A. E., Rollinson D., Noble L. R. 2001. Molecular approaches in the study of *Biomphalaria glabrata* – *Schistosoma mansoni* interactions: linkage analysis and gene expression profiling // *Parasitology*. V. 123. – P. 181-196.
- Jourdane J., Cheng T. C. 1987. The two-phase recognition process of allografts in Brazilian strain of *Biomphalaria glabrata* // *The Journal of Invertebrate Parasitology*. V. 49. – P. 145-158.
- Lewis F. A., Pattarson C. N., Knight M., Richards C. S. 2001. The relationship between *Schistosoma mansoni* and *Biomphalaria glabrata*: genetic and molecular approaches // *Parasitology*. V. 123,– P. 169-179.
- Lie K. J., Heyneman D. 1975. Studies on resistance in snails: a specific tissue reaction to *Echinostoma lindoense* in *Biomphalaria glabrata* snails // *International Journal for Parasitology*. V. 5. – P. 621-625.
- Lie K. J., Heyneman D. 1975. Studies on resistance in snails: specific resistance induced by irradiated miracidia of *Echinostoma lindoense* in *Biomphalaria glabrata* snails // *International Journal for Parasitology*. V. 5. – P. 627-631.
- Lie K. J., Heyneman D. 1976. Studies on resistance in snails. 3. Tissue reaction to *Echinostoma lindoense* sporocysts in sensitized and resensitized *Biomphalaria glabrata* // *The Journal of Parasitology*. – V. 62, N. 1. – P. 51-58.
- Lie K. J., Heyneman D. 1976. Studies on resistance in snails. 6. Escape of *Echinostoma lindoense* sporocysts from encapsulation in the snail heart and subsequent loss of the host's ability to resist by the same parasite // *The Journal of Parasitology*. V. 62, N. 2. – P. 298-302.
- Lie K. J., Heyneman D., Yau P. 1975. The origin of amebocytes in *Biomphalaria glabrata* // *The Journal of Parasitology*. V. 61. N.3. – P.574-576.
- Lockyer A. E., Noble L R., Rollinson D., Jones C. S. 2004. *Schistosoma mansoni*: resistant specific infection-induced gene expression in *Biomphalaria glabrata* identified by fluorescent-based differential display // *Experimental Parasitology*. V. 107. – P. 97–104.

- Lynch M., Walsh B. 1998. Genetics and Analysis of Quantitative Traits. Massachusetts, USA, Sinauer Associates, Inc.
- Mitta G., Vandenbulcke F., Hubert F., Roch P. 1999. Mussels defensins are synthesized and processed in granulocytes then released into the plasma after bacterial challenge // *Journal of Cell Science*. V. 112. – P. 4233-4242.
- Mittaa G., Galiniera R., Tisseyre P., Alliennea J.-F., Girerd-Chambazc Y., Guilloua F., Bouchuta A., Coustaua C. 2005 Gene discovery and expression analysis of immune-relevant genes from *Biomphalaria glabrata* hemocytes // *Developmental and Comparative Immunology*. V. 29. – P. 393–407.
- Newton W. L. 1953. The inheritance of susceptibility to infection with *Schistosoma mansoni* in *Australorbis glabratus* // *Experimental Parasitology*. V. 2. – P. 242-257.
- Newton W. L. 1954. Albinism in *Australorbis glabratus* // *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. V. 21. – P. 72-74.
- Newton W. L. 1955. The establishment of a strain of *Australorbis glabratus* which combines albinism and high susceptibility to infection with *Schistosoma mansoni* // *Journal of Parasitology*. V. 29. – P. 539-544.
- Richards C. S. 1970. Genetics of a molluscan vector of schistosomiasis // *Nature*. V. 227. – P. 806-810.
- Richards C. S. 1980. Genetic studies on asexual accumulations in *Biomphalaria glabrata* // *Journal of Invertebrate Pathology*. V. 35. – P. 49-52.
- Richards C. S. 1984. Influence of snail age on genetic variations in susceptibility of *Biomphalaria glabrata* for infection with *Schistosoma mansoni* // *Malacologia*. V. 25. – P. 493-502.
- Richards C. S., Knight M, Lewis F. A. 1992. Genetics of *Biomphalaria glabrata* and its effect on the outcome of *Schistosoma mansoni* infection // *Parasitology Today*. V. 8. – P. 171-174.
- Richards C. S., Shade P. C. 1987. The genetic variation of compatibility in *Biomphalaria glabrata* and *Schistosoma mansoni*. *Journal of Parasitology*. V. 73. – P. 1146-1151.
- Van der Knaap W.P.W., Loker E. S. 1990. Immune mechanisms in trematode – snail interactions // *Parasitology today*. V. 6. № 6. – P. 176-182.
- Yayne C.J., Boswell C.A., Loker E.S., Yui M.A. 1985. Plasma components which mediate cellular defences in the gastropod mollusk, *Biomphalaria glabrata* // *Developmental and Comparative Immunology*. V. 9. № 3. - P. 523-530.
- Zhang S.-M., Loker E. S. 2004 Representation of an immune responsive gene family encoding fibrinogen-related proteins in the freshwater mollusk *Biomphalaria glabrata*, an intermediate host for *Schistosoma mansoni* // *Gene*. V. 341. – P. 255–266.

E.E.Prohorova

Main approaches of the investigation of genetic bases of gastropod's resistance

Л.В. Иванова, А.А. Дзюбина

Предварительные данные о пресноводных губках Или-Балхашского бассейна

Впервые проведено исследование спонгиофауны озера Балхаш - одного из крупнейших уникальных водоемов. Обнаружены два вида спонгиллид - *Spongilla lacustris* и *Ephydatia fluviatilis*.

Перый вид образует массовые поселения в озере Чок-Пак (дельта реки Или), второй обнаружен в открытых водах Балхаша. Полученные результаты обсуждаются с точки зрения особенностей физиологии губок и уникальности гидрологии и гидрохимии Или-Балхашского бассейна.

Пресноводные губки сем. Spongillidae, по-русски называемые бодягами, встречаются в пресных и солоноватых водоемах всех континентов. Тем не менее, эта группа губок изучена недостаточно в плане распространения и экологии. Следует особо отметить малую изученность фауны губок из внутренних водоемов России и запредельных территорий. Данное обстоятельство не позволяет сделать полное описание и провести ревизию видов, обитающих в пределах РФ и, как следствие, осуществить полную ревизию мировой фауны данного семейства.

В настоящей статье приведены предварительные результаты трехлетних исследований бассейна озера Балхаш с целью обнаружения в них губок. Изучение спонгиофауны Балхаша представляет большой интерес как с точки зрения расширения знаний о фауне этого уникального озера, так и в связи с получением новых данных о фауне губок Евразии, многие акватории которой не изучены в этом плане.

Характеристика водоема

Как известно Балхаш – одно из крупнейших, самобытных и загадочных озер Евразии. Это бессточное озеро расположено в обширной Балхаш – Алакольской котловине на высоте 340 м над уровнем моря. Площадь 17 - 22 тыс. квадратных километров, длина 605 км, ширина от 9 – 19 км в восточной части до 74 км в западной. Объем водной массы 112 кубических километров. Площадь бассейна около 501 тыс. квадратных километров. Наибольшая глубина 26 м.

В термическом отношении Балхаш принадлежит к числу теплых, хорошо прогреваемых озер. Средние месячные температуры

на поверхности воды составляют в мае 14,6°, в июне 20,0°, в июле 22,3°, в августе 22,5° и в сентябре 14,7°. Максимальная температура воды на поверхности достигает 27-28°, а на мелководных прибрежных участках доходит до 30-31°. Несмотря на сравнительно суровые зимы, с морозами, достигающими иногда до -45°, полное замерзание озера происходит не ежегодно. Замерзает озеро в ноябре, вскрывается в первую половину апреля, причем вскрытие в восточной части запаздывает на 1-1,5 декады. Это объясняется, по - видимому, меньшим притоком поверхностных вод в восточную часть и соответственно меньшим поступлением тепла за счет стока вод. Как отмечал Л.С.Бэрг (1904), пресноводное озеро без стока, в пустыне, где испарение в несколько раз превышает количество атмосферных осадков, представляет собой географический парадокс.

По химическому составу своих вод Балхаш относится к числу своеобразных озер. Балхаш является единственным в мире озером, имеющим «разную» воду. Узким проливом Узун - Арал Балхаш разделяется на две обособленные части с совершенно разным солевым режимом и различной степенью минерализации. В то время как западная мелководная часть озера под влиянием обильного притока пресных вод, доставляемых р. Или, сильно опреснена, минерализация здесь не превышает 500-1500 мг/л; минерализация воды в восточной глубоководной части озера достигает 5000 мг/л.

Дно озера ровное, покрыто илом, сменяющимся на мелководье песками. Почти все реки впадают в озеро с юга (р. Или, дающая 73% питания Балхаша, рр. Каратал, Аксу, Лепса). Северные берега отличаются сухими руслами и только весной наполняются водами, стекающими в озеро. Исключением является р. Аягуз, которая впадает с севера в крайнюю восточную часть озера, но не всегда доходит до него. Площадь озера резко изменяется от уровня воды в нем и составляет 15-20 тысяч км². Объем воды в озере около 100 км³ (Николаев, 1985, Тарасов 1961).

Реками, подземными водами и атмосферными осадками в озеро вносится огромное количество легкорастворимых солей (около 5,73 млн. тонн солей в год). Важная особенность озера заключается в том, что в нем не наблюдается сильной засоленности воды, поскольку происходит постоянная убыль солей из озера путем выпадения в осадок карбонатов в виде нерастворимых соединений. Много солей усваивается и накапливается тростниковыми зарослями, а также

мелкими планктонными водорослями и животными. К настоящему времени известно, что в западной части озера в осадок выпадает кальцит, а в восточной - преимущественно доломит. Образование доломита является уникальной особенностью Балхаша. В современных водоемах этот процесс наблюдается очень редко, и отмечен в Большом Соленом озере в США, в одном из озер, расположенных в Юго-Западной Африке, а также в некоторых озерах Кулундинской степи (Николаев, 1985).

До настоящего времени остается загадкой, почему при резких колебаниях уровня воды, а также своеобразии гидрохимического режима в Балхаше присутствует относительное обилие животных, хотя и отмечается видовая и численная бедность флоры и фауны (Николаев, 1985). В озере Балхаш обнаружено около 200 форм одноклеточных водорослей. Постоянная биомасса водорослей в озере более 100 тысяч тонн, которая производит более 200 тысяч тонн органического вещества ежедневно. Биомасса зоопланктона постоянная составляет около 200 тысяч тонн. Несмотря на большое разнообразие обитателей дна озера (мелкие черви, личинки стрекоз, поденок, комаров, моллюски, мотыль), кормовая база для рыб в Балхаше бедна (Николаев, 1985). В состав ихтиофауны входят сазан, белый амур, шип, усач, форель, маринка, жерех, лещ, сом и другие. Балхашская маринка и балхашский окунь занесены в Международную Красную книгу. Только здесь сохранились вымершие в Арале шип и аральский усач.

Одна из природных загадок озера – балхашит, или своеобразная разновидность сапропеля. Это уникальное вещество, нигде больше не встречающееся, образуется в результате отмирания водорослей в условиях сероводородного заражения.

Материалы и методы исследования

В течение летнего и осеннего сезонов 1989-1991 г. На экспедиционных судах «Академик Зернов» и «Гидролог» НИИ Рыбного хозяйства КССР проведены обследования прибрежной зоны и открытого бассейна озера Балхаш, а также дельты рек, входящие в систему Или – Балхашского бассейна. Детально обследованы окрестности 18 крупных прибрежных пунктов, как в восточной, так и в западной частях озера, отличающихся глубиной, соленостью, прозрачностью воды, характером грунта, флорой и фауной. На

мелководье проводился визуальный осмотр прибрежной растительности, дна, поваленных в воду предметов. В открытой части водоема обследование проводилось с помощью «кошки», ихтиологическим сачком, багром, грунточерпателем; внимательно просматривалась вся подводная растительность, поднятая с глубины 3 м. Обнаружены свыше 20 экземпляров губок, каждый из экземпляров описан, измерен, зарисован и зафиксирован спиртом и этикетирован. В лабораторных условиях фиксируемый материал подвергался специальной обработке (Иванова, 2000). По морфологии спикул проведено определение губок до вида.

Полученные результаты и выводы

В результате предварительного изучения собранного материала и анализа изготовленных микропрепаратов спикул установлено, что все обнаруженные губки принадлежат двум видам: *Spongilla lacustris* (Linnaeus, 1757) и *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1757).

Массовые поселения *Spongilla lacustris* обнаружены в неглубоком, заросшем растительностью озере Чок-Пак. Озеро с илистым дном и слабым течением воды расположено в дельте реки Или и связано узкой протокой с рекой Джедели – притоком Или. На глубине полутора метров в поверхности кристально-чистого, голубого озера колонии данного вида образуют обширные изумрудно-зеленые заросли, обрастая и часто объединяя между собой всю подводную растительность: рогоз, уруть, камыш, рдест, харовые, а также стебли кубышек. Площадь обрастания столь велика, что местные жители вилами вытаскивают губок из воды, высушивают и используют порошок в качестве лечебного средства при ушибах болезнях суставов и пр.

Все сентябрьские экземпляры *Spongilla lacustris* из озера Чок-Пак находились на стадии активного роста и не содержали геммул. Для сравнения, в условиях Северо-запада данный вид в начале сентября приступает к массовому образованию геммул, с помощью которых переживает зимние холода в промерзающих водоемах (Иванова, 2000).

Мелкие экземпляры *Spongilla lacustris* обнаружены в районе залива Майтан, в устье реки Ир, где мутные воды реки впадают в изумрудно-голубые воды Балхаша. На глубине двух метров от поверхности воды на харовых водорослях губки образуют небольшие

корковые наросты, не превышающие 3 см по протяженности и 0,5 см в толщину. Серый цвет губок и рыхлая консистенция свидетельствует об их «угнетенном» состоянии. По-видимому, мутные воды реки, несущие большие количества взвеси засоряют жизненно-важные поровые отверстия, на поверхности губок, затрудняя их нормальное функционирование.

В районе Мын-Арала (Северо-западное побережье Балхаша) найдены три экземпляра губки *Ephydatia fluviatilis*, вынесенные на берег во время шторма вместе с харовыми водорослями, на которых они произрастали. Максимальная поверхность обрастания – 13 см, минимальная - 1,5 см, при толщине 1,5-2см. Все октябрьские экземпляры данного вида содержали многочисленные ярко-жёлтые геммулы.

Анализ микропрепаратов спикул всех обнаруженных экземпляров не выявил каких-либо отклонений или аномалий в морфологии и размере макро, микро и геммосклер по сравнению с таковыми у типичных обитателей континентальных водоёмов Северо-запада (Иванова, 2000).

Таким образом предварительные исследования показали наличие поселений губок в западной, более пресной, мелководной и богатой растительностью части Балхаша, а также в устье некоторых рек и озёр, входящих в систему дельты реки Или. В восточной более глубокой, небогатой растительностью, солоноватой части озера губки не обнаружены. По всей видимости, причиной бедности видового состава численности губок в Или-Балхашском бассейне является не только солёность, к которой спонгиллиды довольно устойчивы, а отсутствие подходящего субстрата для поселения и большое количество взвесей в быстрых мутных водах рек, впадающих в Балхаш. В тех участках Балхаша и озёрах в дельте реки Или, где обильно развивается растительность, губки, используя их в качестве субстрата, образуют массовые поселения, возвышаясь над илистым дном и тем самым “спасая” от засорения жизненно важную водопроводящую систему губок.

Дальнейшее изучение бассейна Балхаша возможно расширит наши представления о спонгиофауне этого самобытного озера.

Литература

- Иванова Л.В. Структура сообществ и тактика заселения губок реки Оредеж Ленинградской области. Сборник научных трудов // С-Пб: изд. РГПУ им. А.И Герцена, 2000. - С. 88-101.
- Николаев Прибалхашье, - Алма-Ата: Кайнар, 1985. - 153с.
- Тарасов М.Н. Гидрохимия озера Балхаш. - Москва: АНССР, 1961.

L.V. Ivanova, A.A. Dzubina

The preliminary data of freshwater sponges of Ili-Balhash region

SUMMARY

This article describes the first study of sponges of Balhash lake which is the one of large and unigue reservoirs. Two species of sponges were observed there: *Spongilla lacustris* and *Ephydatia fluviatilis*. The first one forms a huge settlements in Chok-Pak lake (the delta of Ili river). The second one was found in the open water of Balhash lake. The results are discussed considering features of the physiology and the uniqueness of the hydrology and hydrochemistry of Ili-Balhash region.

П.С. Горбунов, А.А. Медведева

**Морфологический анализ клеточного состава гемолимфы
шмелей *Bombus terrestris***

Анализ работ по исследованию клеточного состава гемолимфы жалящих перепончатокрылых насекомых позволяет выделить у них основные типы гемоцитов. Ранее в результате сравнительного морфофункционального исследования клеточного состава гемолимфы имаго шмелей *Bombus terrestris*, *B. lapidarius*, *B. simenoviellus*, *B. consobrinus*, *B. hortorum* (Лопатина, 1990, 1998, 1999), *B. hypnorum*, *B. pascuorum* и *B. silvarum* (Горбунов, 1999), в соответствии с принятой классификацией гемоцитов насекомых (Запольских, 1993; Горбунов, 2005) было выявлено четыре типа гемоцитов: прогемоциты, фагоциты, сферулоциты и эноцитоиды. Отмечено, что морфофункциональные особенности гемоцитов изученных видов шмелей во многом сходны, но полная идентичность в морфологии и составе гемоцитов у разных видов шмелей отсутствует (Горбунов, 2000).

Настоящая работа представляет продолжение исследования клеточного состава гемолимфы имаго шмелей, и в частности земляного шмеля *Bombus terrestris*, который играет важную роль в природе и хозяйственной деятельности человека.

Для работы использовались насекомые, находящиеся в естественных условиях обитания. Сбор шмелей *Bombus terrestris* насекомых проводился традиционными энтомологическими методами. Гемолимфу у имаго получали путём отрезания конечности. Для получения мазков-отпечатков удаляли кутикулу в области аорты перед взятием гемолимфы.

Для фиксации мазков гемолимфы использовали 100% метанол. Окраску мазков гемолимфы для морфологического анализа проводили азур-эозином по Гимза (стандартный метод и с предварительным гидролизом в растворе соляной кислоты).

Все классы гемоцитов подвергались морфометрической обработке. Для составления гемограмм использовали мазки, окрашенные по Гимза, по методике М.И.Сиротиной и Г.С.Чёрной (1965).

Проведённые исследования позволили выделить у имаго шмелей *Bombus terrestris* в Ленинградской области три

морфологических типа гемоцитов: прогемоциты, фагоциты и сферулоциты. Наиболее многочисленным и гетерогенным является тип фагоцитов. Размеры всех групп гемоцитов представлены в таблице 1.

Таблица 1.

Размеры клеток гемолимфы шмеля земляного *Bombus terrestris* (в мкм)

Тип клеток	Размеры клеток	Размеры ядер
Прогемоциты	4.11±0.04 x 4.13±0.03	3.31±0.04 x 3.32±0.03
Веретенovidные фагоциты	12.65±0.09 x 5.45±0.08	5.56±0.05 x 3.10±0.05
Амебоидные фагоциты	9.29±0.05 x 5.16±0.07	4.52±0.04 x 3.04±0.06
Сферулоциты	18.02±0.08 x 13.37±0.09	5.91±0.05 x 5.40±0.04

Прогемоциты – представлены мелкими клетками, имеющими округлую форму (рис. 1-1), Они отличаются довольно крупным ядром, округлой формы, плотно зернистая цитоплазма окружает его слоем в виде узкого кольца. У большинства клеток ядро расположено в центре, редко немного смещено. Азур-эозином ядро окрашивается в темный красно-фиолетовый цвет, цитоплазма имеет более светлую фиолетовую окраску.

У прогемоцитов выявляется плотный клубок хроматина и зернистость ядра не заметна. Прогемоциты способны к митотическому делению и составляют 1% от общего числа клеток.

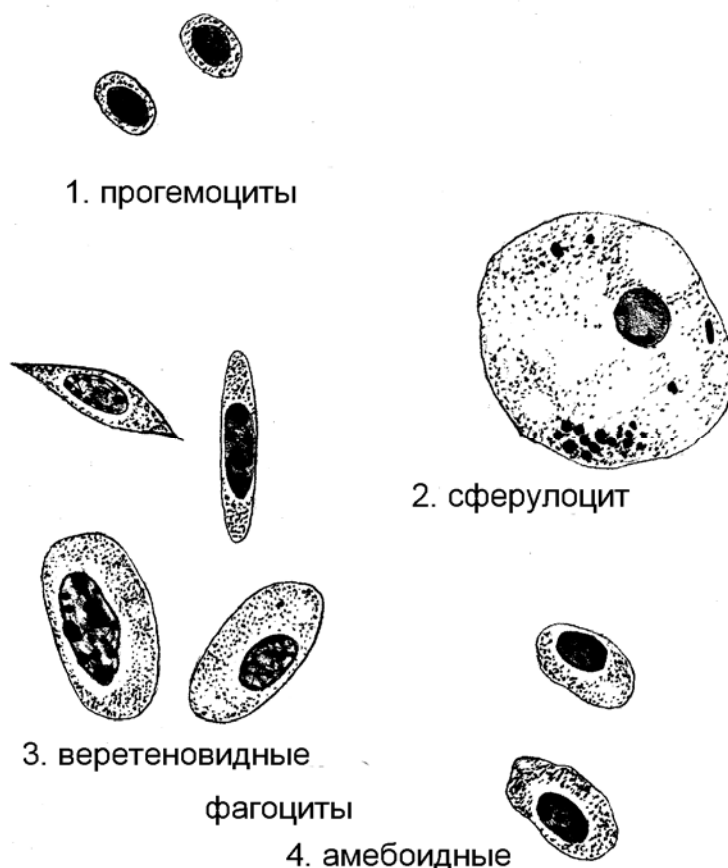
Прогемоциты представляют малодифференцированные клетки, являющиеся источником других типов клеток, способные к дальнейшей дифференциации. В гемолимфе обнаружены переходные формы от прогемоцитов к специализированным клеткам гемолимфы.

Фагоциты – клетки гемолимфы шмеля, представляющие морфологически гетерогенную группу, включающую защитную функцию.

Различие морфологии фагоцитов позволяет разделить их на две группы: веретенovidные фагоциты и амебоидные фагоциты,

Веретенovidные фагоциты (рис. 1-3) имеют уплотненную форму, длина значительно превышает ширину клетки, иногда

центральная часть клетки расширена, тогда клетка приобретает типичную веретеновидную форму, большинство клеток удлинненно-овальные.



*Рис. 1. Клеточный состав гемолимфы имаго шмеля земляного *Bombus terrestris**

Ядро веретеновидных фагоцитов овальное, рыхлое, хроматиновые глыбки расположены по периферии ядра, характерно расположение глыбок в виде рядов или цепочек.

Цитоплазма фагоцитов азур-эозином окрашивается слабо, приобретая голубовато-фиолетовую окраску. Вакуоли мелкие, локализованы в удлинённых частях клетки, Веретеновидные фагоциты наиболее многочисленные клетки гемолимфы имаго (рис. 2), они проявляют фагоцитарные функции, в то же время в связи с небольшим количеством специализированных трофических клеток, они видимо участвуют в переносе питательных веществ.

Амебоидные фагоциты – имеют неправильную форму клетки (рис.1-4), которая в процессе функционирования может изменяться, в некоторых случаях амебоидные фагоциты принимают округлую форму.

Ядро крупное, овальное, при окраске по Гимза имеет красно-фиолетовый цвет. Хроматиновые глыбки мелкие, разной формы, часто встречаются овальные и палочковидные обнаруживаются два ядрышка.

Цитоплазма сильно вакуолизирована, что указывает на способность клеток активно поглощать вещества. Часто встречающиеся гранулы.

Амебоидные фагоциты встречаются значительно реже веретеновидных, основными функциями этих гемоцитов являются процессы фагоцитоза, что можно обнаружить на окрашенных препаратах.

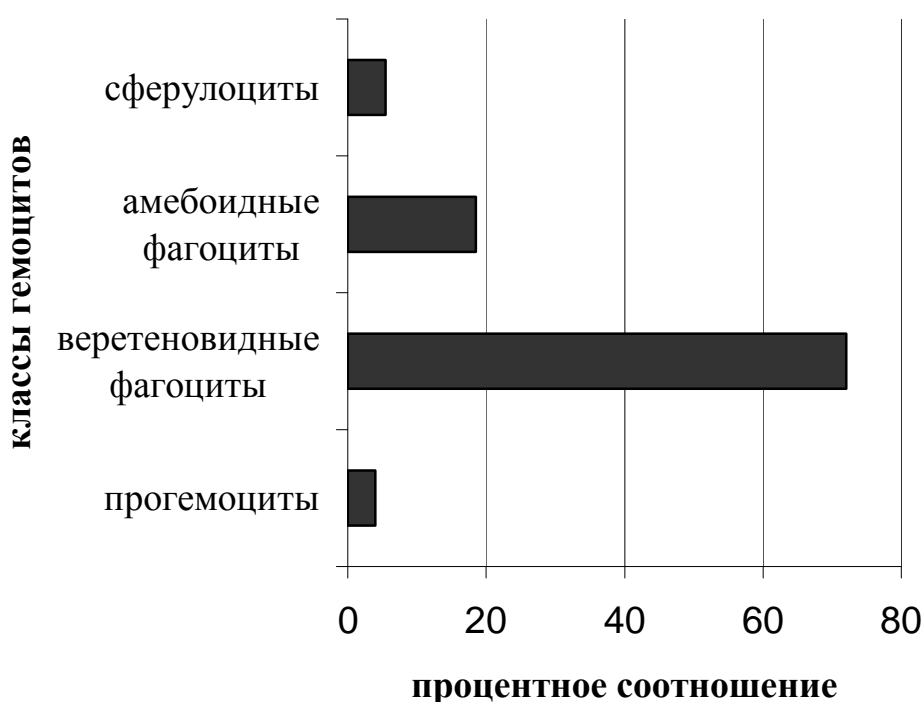


Рис. 2. Гемограмма имаго шмеля земляного *Bombus terrestris*

Сферулоциты – округлые клетки (рис. 1-2), могут достигать крупных размеров до 18-20 мкм. По Гимза ядро окрашивается в красно-фиолетовый цвет, некоторые участки ядра остаются не окрашенными. Ядрышко крупное, обычно одно. Цитоплазма по Гимза окрашивается в сине-фиолетовый цвет, интенсивная окраска по периферии и светлее в околядерной области. Сферулоциты имеют значительно вакуолизированную цитоплазму.

В цитоплазме сферулоцитов часто находятся гранулы, вероятно, белкового характера, они присутствуют иногда в плазме,

окружающей клетку, возможно сферулоциты способны выделять вещества, выполняя секреторную функцию.

Стареющие сферулоциты окрашиваются слабо, теряют четкость очертаний клетки, сильно вакуолизируются, ядро может выталкиваться из клетки.

Сферулоциты имаго имеют овальную форму, молодые клетки округлые. Ядро небольшое, имеет спиралевидную конденсацию хроматина. В цитоплазме зрелых сферулоцитов присутствуют 2-3 крупные вакуоли и встречаются гранулы.

Таким образом, из пролифилирующих клеток гемолимфы у шмеля *Bombus terrestris* на стадии имаго обнаруживаются прогемоциты, а специализированными клетками являются фагоциты и сферулоциты.

Проведенное исследование гемолимфы земляного шмеля *Bombus terrestris* позволило выделить в соответствии с распространенной в отечественной литературе классификации гемоцитов три типа клеток: прогемоциты, фагоциты и сферулоциты.

Прогемоциты весьма однородны и относятся к малодифференцированным клеткам гемолимфы. Прогемоциты мультипотентны и являются источником развития всех типов гемоцитов шмеля. Фагоциты и сферулоциты морфологически гетерогенны и как специализированные клетки они имеют черты высокой дифференциации: изменение структуры ядра, накопление в цитоплазме включений и образование системы вакуолей.

В связи с уменьшением численности шмелей появляется необходимость контроля за состоянием природных популяций шмелей на шмелепасеках. В связи с этим полученные нами данные могут быть использованы для определения физиологического состояния насекомых. Для данного анализа удобнее использовать имаго рабочих особей шмелей, представляющих более доступную стадию для исследования, кроме того взятие материала из естественных гнезд приводит к нарушению состояния гнезда и развитию в дальнейшем различных паразитов, уничтожающих личинок.

Представленные в данных главах результаты исследования гемолимфы характеризуют нормальное состояние гемолимфы разных стадий индивидуального развития шмелей. В работе не исследовались патологические изменения гемолимфы шмелей, что

представляет большой интерес и может явиться темой дальнейшего крупного исследования гемолимфы шмелей, особенно в настоящее время, когда в сельском хозяйстве широко применяются различные химические вещества.

Литература

- Горбунов П.С. Функциональная морфология гемоцитов общественных перепончатокрылых насекомых // Полевые и экспериментальные биологические исследования. Выпуск 4. – СПб, Омск: «Издатель-Полиграфист, 1999. – С. 12-19.
- Горбунов П.С. Видовые различия клеточного состава гемолимфы имаго шмелей // IV Царско-сельские чтения. Т. 2. – СПб, ЛГОУ, 2000. – С. 11-14.
- Горбунов П.С. Морфология и функциональная активность клеточных элементов гемолимфы насекомых // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Сборник научных трудов кафедры зоологии РГПУ им. А.И.Герцена. Выпуск 5. – СПб: ТЕССА, 2005. – С. 114-148.
- Запольских О.В. Морфо-физиологические принципы классификации клеток гемолимфы насекомых. – Бирск: БирГПИ, 1993. – 53 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ № 2724-В93).
- Лопатина И.К. Гемоцитарные формулы некоторых видов шмелей // Материалы Всесоюзного научно-метод. совещания зоологов педвузов. – Махачкала, 1990. – С. 28-29.
- Лопатина И.К. Видовые особенности состава гемолимфы шмелей // Биологические науки в высшей школе. – Бирск, 1998. – С. 211-213.
- Лопатина И.К. Сравнительное морфо-функциональное исследование клеток гемолимфы шмелей рода *Bombus*. – Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Оренбург, 1999. – 17 с.
- Сиротина М.И., Черная Г.С. Анализ гемолимфы вредителей // Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих вредителей в лесах СССР. — М.: Лесная промышленность, 1965. — С. 137—170.

P.S. Gorbunov, A.A. Medvedeva

Morphological analysis of hemolymph cellular composition in the bumblebee, *Bombus terrestris* L.

SUMMARY

Three morphological types of hemocytes in adult specimens of *Bombus terrestris* in Leningrad region were identified: prohemocytes, phagocytes and sphaerulocytes. Phagocytes represent the most numerous and various hemocyte type.

Н.С. Сернокрыл

**О постэмбриогенезе болотной камышевки
(*Acrocephalus palustris* Bechst., 1798)**

Данная работа представляет собой продолжение серии аналогичных описаний особенностей гнездового постэмбриогенеза воробьиных птиц, предпринятых в целях уточнения слабо изученной систематики отряда (Мальчевский, 1959). Кроме того, фиксация диагностических признаков, способствующих определению возраста птенцов, позволяет активизировать накопление материалов для последующих теоретических обобщений в различных отраслях биологии и имеет определенное практическое значение при осуществлении работ в полевых условиях. Следует отметить, что некоторые авторы провели очень интересные и фундаментальные исследования биологии *Acrocephalus palustris* (Попельных, 2002; Федоров, 1996; Штехер, 1916; Dowsett-Lemmaire, 1981 и др.). Подробные очерки биологии вида имеются в ряде фаунистических сводок, в том числе в книге А.С.Мальчевского и Ю.Б.Пукинского (1983). Тем не менее, краткие сведения о постэмбриональном развитии *Acrocephalus palustris* содержатся лишь в работе Р.А.Зацепиной (1968). В связи с этим мы сочли возможным опубликовать дополнительные данные, отражающие особенности постэмбриогенеза гнездовых птенцов болотной камышевки.

Материалы для работы были собраны на территории Савальского лесхоза Воронежской области в период с 1968 по 1970 год и на территории Лужского района Ленинградской области с 1972 по 1990 год. В общей сложности под систематическим наблюдением находилось 11 гнезд вида. Работали лишь с птенцами, возраст которых был известен с точностью до 0 – 5 часов. Ежедневно, по возможности в одно и то же время, птенцов взвешивали и измеряли по общепринятым методикам, проводили наблюдения за динамикой их внешнего вида и поведения. Размеры оперения (в мм), имеющие существенное диагностическое значение для определения возраста птенцов, описывали по следующей схеме: первостепенные маховые (1М) – первое; второе – последнее и их большие кроющие (1Бк): первое; второе – последнее; второстепенные маховые (2М): первое – последнее и их большие кроющие (2Бк): первое – последнее; крайнее рулевое (КР). На остальных птерилиях измеряли наиболее крупные

перья в средней части каждой птерилии. Для краткости описания в статье приняты условные обозначения птерилий с примерно одинаковыми размерами оперения: центральные птерилии (ЦП) – плечевая, спинная, бедренная, грудо-брюшная и периферические птерилии (ПП) – головная, голенная, горловая. С появлением кисточек и с разворачиванием опахал отдельно фиксирована их длина (к.) для каждой категории перового покрова. В заключение описания представлены значения максимальной среднеквадратической ошибки (М) и число проведенных измерений (Р).

Болотная камышевка является широко распространенным и довольно многочисленным видом средней полосы России. Однако Ленинградскую область она начала заселять сравнительно недавно, с 1960 года, но к настоящему времени и здесь песни этих птиц можно слышать в береговой зоне многих водоемов. Это замечательный певец-пересмешник, причем в разгар брачного сезона самцы, не переставая, исполняют свою красивую, торопливую песенку не только всю ночь напролет, но и днем, успевая за 30 минут имитировать голоса до 210 видов птиц! (Dowsett-Lemaire, 1979). Гнездятся болотные камышевки по окраинам лугов и полей, вблизи от водоемов, в зарослях жесткостебельных трав (иван-чая, крапивы, таволги) или низких кустиков малины, ивы, жимолости. Гнезда располагаются всегда низко над землей (20 – 50см) и бывают хорошо замаскированы окружающим разнотравьем. Постройки своеобразные, встречающиеся лишь у немногих представителей семейства: они не имеют опоры снизу и крепятся строительным материалом боковых стенок к стеблям и веткам растений. При кормлении птенцов камышевки не садятся на край гнезда, как это делают другие птицы, а висят над постройкой, зацепившись лапками за близлежащие вертикальные стебли. В фиксации такой необычной позиции большое значение имеют первый палец, повернутый назад, и второй (внутренний): последний у камышевок резко изгибается в дистальной фаланге под прямым углом. Благодаря необычному строению лапок, птицы ловко лазают по вертикальным стеблям растений. Более того, исполняя свою длинную песню, они подолгу буквально висят, зацепившись пальчиками за вертикальную травину. Столь ярко выраженные особенности экологии гнездования и поведения камышевок находят адекватное отражение в особенностях роста, развития и поведения их птенцов.

Первый день (0 – 24 часа). Кожа у птенцов матовая, темная, серая с чуть буроватым оттенком, темнее, чем у серых славков. На брюшной стороне покров светло-серого цвета. В первые часы после вылупления кожа яркая, имеет выраженный розовый оттенок, который вскоре утрачивает. Лапки светлые: цевка желтовато-розовая, интертарзальное сочленение и пальцы розово-желтые, когти светло-желтые. Клюв как будто восковой, желтоватый по коньку, желтый по краям, с бурыми пятнышками на вершине и в области яйцевого зуба. Ротовая складка маленькая, светло-желтая. Яйцевой зуб белый, крохотный, но хорошо заметный. Ротовая полость светло-желтая, в глубине ее к светлому тону примешивается красноватый оттенок от просвечивающих кровеносных сосудов. На корне языка, как правило, имеется два черных, очень контрастных пятнышка. Однако у трех птенцов из разных гнезд таких пятен не было вовсе, а у одного имелось только одно пятнышко. Такая аномалия сохранялась на протяжении всего гнездового периода. Центральные птерилии заметны довольно отчетливо в виде скопления чуть более темных, чем кожа, точек и штрихов. Периферические птерилии точечные, а голенная и горловая совсем не видны. В течение двух первых дней жизни все двигательные реакции птенцов направлены лишь на выпрашивание пищи, на реализацию дефекации и на максимально возможное сохранение тепла в отсутствие взрослой птицы. Причем для сохранения тепла птенцы сворачиваются «калачиком», почти полностью воспроизводя позу, в которой находились в яйце. Впрочем, в течение первых трех – четырех дней постэмбриогенеза наседка покидает гнездо очень редко. В ее отсутствие пойкилотермные птенцы быстро остывают, и пищевая реакция у них исчезает при температуре тела около 20 – 23 градусов. Как и славки, маленькие камышевки в первые дни жизни выпрашивают корм молча. Но в отличие от славков, которые сильно трясут головками при пищевой реакции, камышевки лишь слегка и плавно двигают ею из стороны в сторону. Кроме того, между пищевыми реакциями камышевки отрывисто, высоко и чисто попискивают, подавая сигналы родителям о том, что они голодны. Простейшие опыты свидетельствуют, что у птенцов, находящихся в гнезде, в 21% случаев удается вызвать пищевую реакцию в ответ на температурно-тактильные воздействия (закрывание и открывание гнезда рукой, искусственно созданное движение воздуха) и в 41% случаев – в ответ

на легкое сотрясение гнезда. При этом в обоих случаях процент вызванных ответов (от общего их числа) у камышевок оказывается в 1,5 – 2 раза меньшим, чем у славок. И напротив, они гораздо охотнее, чем славки, отвечают дружной пищевой реакцией на звуки – в 38% от общего числа вызванных ответов. Самка и самец обычно волнуются поодаль, но иногда подлетают к самому гнезду отрывисто «чекая» и издавая верещащие позывы. Случаев отвода от гнезда нам наблюдать не приходилось.

Второй день. Все птерилии хорошо заметны, включая голенную, при этом ЦП постепенно приобретают вид скопления бугорков слегка возвышающихся над поверхностью кожи. Становится хорошо заметно, что спинная птерилия в каудальной части вилообразно раздвоена, а головная птерилия состоит из двух разделенных частей - затылочной и теменной. Эти особенности являются характерными систематическими признаками камышевок.

Третий день. Кожа становится блестящей, морщинистой. К середине суток у части птенцов начинают прорезаться пенечки маховых в вершинной части крыла или крыло на внутреннем крае становится зазубренным. Ротовая складка и ротовая полость приобретают интенсивную желтую окраску. Слуховые проходы глубокие, но еще закрыты. Первый палец выглядит большим и утолщенным. Второй палец часто сгибается под прямым углом в дистальном суставе. Эта особенность проявляется именно на третий день постэмбриогенеза и только у птенцов камышевок. Очевидно, она связана с развитой цепляющей функцией лапок у этих птиц. Заметно меняется и поведение птенцов. На третий день у маленьких, особенно если они голодны, пищевая реакция становится озвученной. Птенцы могут отрывисто, тоненько, едва слышно попискивать, выпрашивая корм у родителей. В промежутках между кормлениями малыши также издают высокие, чистые, но тихие «цикающие» позывные. Таким образом, звуковое общение в системе птенцы – родители у камышевок формируется значительно раньше, чем у славок, практически с первого дня постэмбриогенеза, и к третьему дню происходит лишь его совершенствование. Вероятно, это объясняется разным поведением взрослых птиц при кормлении птенцов. Как известно, славки приближаются к гнезду по тонким веточкам куста,

участвующим в укреплении постройки, затем прыжком садятся на край лотка. Достаточно очевидно, что при этом колебание и сотрясение гнезда является для птенцов наиболее эффективным сигналом, свидетельствующим о возможности получить корм. Камышевки же не садятся на край гнезда, а висят над ним, зацепившись лапками за ближайший вертикальный стебель, который, впрочем, далеко не всегда участвует в креплении постройки. В результате эффективность вестибулярно-тактильных воздействий, возникающих при колебании гнезда в момент посадки на него взрослой птицы, заметно снижается, и для компенсации недостаточной сигнализации возникает необходимость в звуковом общении. Причем звуковые сигналы следуют не только со стороны птенцов, но иногда к ним прибегают и птицы-родители. Нам неоднократно удавалось фиксировать с помощью магнитофона характерные, слегка скрипучие, довольно низкие позывы, издаваемые взрослыми камышевками перед кормлением одно – трехдневных птенцов. Закрытые слуховые проходы малышей, видимо, не очень мешают им воспринимать жизненно важные позывные родителей. О том, что звуковоспринимающий аппарат незреловылупляющихся птенцов бывает подготовлен к функционированию уже на последних стадиях эмбриогенеза свидетельствуют и данные, имеющиеся в специальной литературе (Голубева, 1980; Милягин, 1957).

Четвертый день. В течение этого периода происходит ряд знаменательных событий. Во-первых, у птенцов постепенно открываются слуховые проходы и к концу дня этот процесс, как правило, завершается. Во-вторых, начинают чуть размыкаться глазные щели при пищевой реакции. В-третьих, прорезаются пеньки маховых и их больших кроющих, достигая в длину одного мм. Пеньки на остальных птерилиях бывают резко бугорчатыми, штриховидными, как правило, они все еще скрыты под кожей и лишь к концу суток могут начать прорезаться на ЦП. Заметно меняется и поведение птенцов. Так, при охлаждении малыши, как правило, не сворачиваются «калачиком», но, активно ползая, находят своих собратьев по гнезду и скучиваются с ними. Двигаются хаотично и беспорядочно, сучат лапками и крыльями, ундулируют корпусом. Нередко остывают и замирают, так и не достигнув заветной цели.

Пятый день. К этому времени обычно полностью рассасывается желточный мешок и лишь у некоторых птенцов через кожу брюшка еще можно заметить его остатки. Постепенно темнеют лапы, когти и клюв, хотя розоватый и желтый цвета в их окраске остаются доминирующими, особенно в области подотеки.

Размеры оперения: (Р = 15; М = 0,15)

1М: 0,5; 1,5 – 2,5 2М: 2,5 – 0,5

1Бк: 0; 1 – 1,5 2Бк: 1,5

Рулевых нет, но хорошо заметны перья надхвостья, достигающие в длину 1,5 – 2мм; ЦП: 1,5; ПП – пеньки едва намечаются. Пеньки на ЦП прорезаются в определенной последовательности: сначала на плечевой птерилии, затем на спинной и далее на грудно-брюшной.

Шестой день. Птенцы при беспокойстве чуть размыкают щелевидные глаза. В это же время наблюдается заметный перелом в поведении: подвижные и живые накануне, камышевки становятся очень пассивными и меланхоличными, чуть оживляясь лишь во время пищевой реакции. В гнезде сидят в характерной позе, подняв голову и клюв вертикально вверх. При выпрашивании корма просто открывают рот, не поднимая голову на вытянутой шее, как делали это раньше. Ползая, часто переворачиваются на бок или на спину и подолгу остаются неподвижными в самых неестественных позах. Резкий спад активности в период прозревания имеет место у птенцов всех видов птиц, находившихся под наблюдением. В литературе отмечено аналогичное явление и для детенышей незрелорождающихся млекопитающих во время прозревания (1). Авторы работы считают, что связано оно с той функциональной перестройкой организма животного, которая имеет в своей основе ломку многих ранее выработанных стереотипов поведения вследствие постепенного включения в действие органа зрения. Видимо, данная особенность развития в равной степени характерная как для незрелорождающихся зверей, так и для незреловылупляющихся птиц, имеет в своей основе сходные физиологические механизмы. В то же время у птенцов камышевок усиливается роль слуховой ориентации, и любой звук, сходный с голосовыми сигналами родителей, способен вызвать у них пищевую

реакцию. Число вызванных ответов на действие звуковых раздражителей возрастает до 63%.

Размеры оперения (P = 15; M = 0,23)

1М: 1; 3 – 5 2М: 4,5 – 2

1Бк: 0,1; 2 - 4 2БК – 3

Рулевые едва намечаются. ЦП: 3; ПП: 1.

Седьмой день. Птенцы становятся заметно более активными: они ползают, безуспешно пытаясь цепляться лапками за субстрат и помогая себе крыльями; при пищевой реакции могут высоко поднимать голову на вытянутой шее, покачивая ею из стороны в сторону; при посадке приподнимают переднюю часть корпуса и опираются на гузку и всю стопу, однако пальчики часто бывают собраны «в кулачок». При любом беспокойстве и при пищевой реакции глазные щели довольно широко размыкаются, но продлить реакцию выпрашивания корма с помощью зрительного раздражителя пока не удается. В этот день в голосовом репертуаре птенцов появляется новый звук – чуть хриловатый, «чекающий», достаточно громкий. Он существенно отличается от звуков, связанных с выпрашиванием корма: последние бывают очень тихими, чистыми и высокими. И хотя птенцы произносят новые позывные редко, пребывая в дремоте и как бы про себя, достаточно очевидно, что предназначены звуки для подачи сигнала о местонахождении малышей. Эти сигналы приобретают максимальное значение позже, в период послегнездовых кочевков, когда родителям приходится разыскивать птенцов, затаившихся в зарослях растительности. Такие звуки порой напоминают «перекличку», и стоит одному птенцу произнести позывной, как остальные по очереди, с интервалами ему вторят.

Размеры оперения (P = 15; M = 0,28)

1М: 3; 7 – 9,5 2М: 9 – 4

1Бк: 3; 4,5 - 7 2БК: 6 – 3

КР – 1; ЦП: 6, к. 2; ПП: 2,5

На седьмой день, одновременно с появлением кисточек на ЦП, у птенцов начинает функционировать копчиковая железа.

Восьмой день. Птенцы начинают активно пользоваться зрением, несмотря на то, что глаза еще не вполне открыты и выглядят

щелевидными. Пищевую реакцию, вызванную на звук, обычно удается продлить с помощью зрительного раздражителя, например, двигая карандашом вокруг головки малыша. Кроме того, птенцы обычно сидят с закрытыми глазами, но сразу открывают их при малейшем беспокойстве, как бы пытаясь зрительно определить источник тревоги. Иногда у птенцов можно наблюдать реакцию испуга: в момент приближения незнакомого предмета или при любом прикосновении маленький топорщит перышки на голове и слегка пятится. Голосовой репертуар остается прежним, но громкое «чеканье» птенцы издают только находясь вне гнезда и лишь в ответ на действие звуковых раздражителей. Таким образом, назначение этого сигнала становится все более определенным. Лапки становятся цепкими, и птенцы могут непродолжительное время сидеть на округлых предметах (пальце, веточке), но равновесие сохраняют с трудом и вскоре падают. При посадке опираются на пальцы и гузку, приподнимая цевку над землей. Иногда чистят перышки.

К восьмидневному возрасту заметно изменяется окраска покровов. Кожа несколько светлеет и к ее основному серому цвету прибавляется розово-желтый оттенок. Окраска клюва и лап, напротив, темнеет, приобретая тональность, характерную для покровов слетков.

Размеры оперения (P = 15; M = 0,33)

1M: 4; 10 – 13, к. 0; 0 – 1. 2M: 12- 5, к. 0 - 1

1Бк: 4,5; 7 – 9. к. 0 - 1 2 Бк: 9 -5, к. 1 - 0

КР: 2,5; ЦП: 10, к. 4; ПП: 5, к. 1

Девятый день. У птенцов заметно совершенствуется координация движений. Малыши хорошо передвигаются шагом, отрывая корпус от земли, и даже пытаются прыгать, взмахивая крыльями для поддержания равновесия. Могут довольно долго сидеть на веточке, но, утратив равновесную позицию, бывают не в состоянии ее восстановить и падают. Часто пугаются и затаиваются, втянув голову в плечи и прикрыв глаза, но быстро осваиваются в незнакомой обстановке, стараются скучиться, осматривают окружающие предметы, чистят перышки и т.д. При испуге птенцы могут издавать характерный верещающий звук – громкий, резкий и хриплый. Это сигнал тревоги, призывающий остальных птенцов срочно покинуть гнездо. Реагируют на него и взрослые птицы: их

беспокойство резко усиливается, передается птенцам, и те могут броситься врассыпную из гнезда. Подобный ход событий возможен лишь в том случае, если большинство птенцов в гнезде созрели для подачи и восприятия таких призывов, но на девятый день идет лишь постепенное освоение новых форм поведения. В результате реакция у птенцов может быть разной, но чаще всего они остаются в гнезде и покидают его все вместе в течение последующих дней. Несколько раз мы наблюдали, как вследствие тревоги один из птенцов попытался карабкаться вверх по вертикальному стеблю, но через некоторое время возвращался в гнездо. В одном случае старший птенец совсем покинул постройку, а его собратья остались на месте. Большое значение имеет и поведение взрослых птиц: чем сильнее они беспокоятся, тем быстрее птенцы покидают гнездо.

Размеры оперения (P = 11; M = 0,47):

1М: 6; 13 – 17, к. 0; 1 – 5 2М: 17 – 7, к. 4 – 1

1Бк: 5; 9 – 11, к. 0; 0 – 3 2Бк: 11 – 8, к. 4 – 3

КР: 4,5, к. 0,5 ЦП: 13, к. 8; ПП: 6, к. 4

Десятый и одиннадцатый дни. Птенцы вполне готовы к послегнездовым кочевкам. Они хорошо прыгают и сидят на веточке. При посадке могут опираться только на пальцы, приподнимая цевку и гузку. Тем не менее, при резких движениях нередко теряют равновесие. Активно осматривают окружающие предметы, но, видимо, зрительная ориентация еще не очень хорошая, и птенец может выпрашивать корм у птенца-соседа или открывать рот при движении вовсе посторонних предметов над головой (правда, делают это не уверенно, как бы на всякий случай). Взятые из гнезда, малыши верещат и разбегаются в разные стороны, но, найдя укромный уголок, успокаиваются и сидят, прикрыв глаза, подняв клюв вверх. При этом птенцы регулярно издают глубокие и звучные позывные: «чек»... «чек», хорошо слышные с расстояния в несколько метров. Нередко малыши переговариваются между собой с помощью более тихих, но также грудных звуков: «пью – чек... чек... чек... кек!». При пищевой реакции они едва слышно верещат. Выпрашивают корм либо в ответ на звуки, близкие по своему характеру к позывным родителей, либо – на действие зрительных раздражителей. Однако, не получив подкрепления, сразу утрачивают интерес к искусственным стимулам.

Оперение развито не очень хорошо. Грудно-брюшная аптерия бывает отчетливо заметна. Крылья не образуют сплошной маховой поверхности, опахала перьев крыла составляют от 1/3 до 1/2 общей их длины. Вокруг глаз сохраняются характерные неоперенные «очки». И хотя птенцы выглядят вполне оперенными, трубочки в основании всех перьев, особенно перьев крыла, бывают хорошо видны. Окраска оперения на спинной стороне серовато-бурая, чуть светлеющая к области надхвостья, причем основания контурных перьев темно-серые, а вершины бурые. Крылья буровато-серые и по краю каждого пера проходит кремово-бурая узкая кайма, ширина которой увеличивается на больших кроющих второстепенных маховых. Кроющие перья крыла имеют охристый оттенок. Грудь светлая, серовато-кремовая, на брюшке желтоватая с легким оттенком бежевого цвета. Клюв в области овальных ноздрей буровато-серый, на кончике бурый, по коньку розовато-серый, по краям надклювья и подклювья желтый. Ротовая складка довольно яркая, желтая. Ротовая полость темно-желтая. Лапы желтовато-серые, интертарзальные сочленения и нижние части пальцев желтые. Когти светло-серые, с желтыми кончиками. Кожа блестящая, ее окраска на брюшной стороне тела серовато-желтая, а на спинной – желтовато-серая.

Размеры оперения на десятый день (P = 10; M = 1,27)

1М: 7; 16 – 20, к. 2; 5 – 7 2М: 19 – 8, к. 7 – 3

1Бк: 6; 11 – 12, к. 1 – 6 2Бк: 13 – 8, к. 7 – 3

КР: 6, к. 2; ЦП: 10, к. 7; ПП: 7, к. 3,5

Размеры оперения на одиннадцатый день (P = 8; M = 2,03)

1М: 8; 19 – 24, к. 3; 9 – 12 2М: 23 – 12, к. 12 – 5

1Бк: 7; 12 – 15, к. 4 – 10 2Бк: 16 – 12, к. 11 – 9

КР: 8; ЦП: 16, к. 11; ПП: 9, к. 6

Итак, для птенцов заканчивается гнездовой период развития и начинается полный трудностей этап послегнездовых кочевков. В гнездах, находившихся под наблюдением, вследствие фактора беспокойства, вылет птенцов происходил на десятый день (из 4 гнезд) или на 11 день (из 6 гнезд). На десятый день, пустели гнезда, в которых вылупление птенцов проходило в течение двух суток, а на одиннадцатый – гнезда, в которых вылупление растягивалось на трое

суток. В то же время в семи гнездах, где птенцов не тревожили, слетки разбегались в более зрелом, 13-14-дневном, возрасте.

В заключение отметим, что птенцы болотных камышевок, как типичных представителей рода *Acrocephalus*, существенно отличаются от птенцов большинства исследованных представителей рода *Sylvia* по многим параметрам. В частности, для камышевок характерны: ярко-желтая окраска рта с контрастными черными точками на корне языка; очень темная, буровато-серая окраска кожи; вилкообразная форма спинной птерилии и наличие перерыва между теменной и затылочной частями головной птерилии; утолщение первого пальца лапки и перегибистость второго в дистальном суставе; некоторая задержка (на 0,5 – 1 сутки) развития; нередкая растянутость вылупления птенцов на три дня. Среди сивьиид наибольшую степень сходства с птенцами камышевок имеют птенцы серых славок. В частности, для последних характерна очень темная окраска кожи, желтая полость рта с размытыми темными пятнами в основании языка, а также – склонность к растяжке вылупления птенцов на три дня. Кроме того, маленькие серые славки не трясут головками при выпрашивании корма (реакция, типичная для представителей рода *Sylvia*), а совершают ими лишь плавные колебательные движения, как это делают птенцы камышевок. Возможно, такой набор признаков имеет значение адаптаций к гнездованию на открытых пространствах и может способствовать ограничению гибели птенцов в гнездовой период.

На первый взгляд менее заметны, но весьма значимы различия в поведении птенцов представителей родов *Sylvia* и *Acrocephalus*. Если птенцы всех славок (в том числе и в наземных гнездах серых славок) в первые дни жизни закономерно отвечают пищевой реакцией на сотрясение и даже легкое колебание гнезда, то птенцы камышевок в равной степени реагируют как на сотрясение гнезда, так и на звуковые воздействия. Кроме того, у камышевок, в отличие от славок, с первых дней постэмбриогенеза устанавливается голосовое общение между птенцами и кормящими птицами: малыши звуковыми сигналами могут при необходимости стимулировать рефлекс кормления у взрослых птиц, а родители специальными звуками побуждают птенцов к пищевой реакции. Все эти особенности поведения характерны для птиц, имеющих относительно устойчивое

положение гнезда. В таком случае птенцам, видимо, трудно определить приближение родителей с кормом по колебанию или сотрясению постройки, и тогда роль сигнальных факторов начинает приобретать именно звуковое общение. Таким образом, представители двух родов одного семейства проявляют очень высокий уровень адаптивности к конкретным и различным условиям гнездования.

Литература

- Голубева Т.Б. Развитие слуха птиц в онтогенезе // Сенсорные системы и головной мозг птиц. – М., 1980. - С. 113-138
- Зацепина Р.А. К экологии болотной камышевки // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Вып.2. – Казань, 1968.
- Мальчевский А.С. Гнездовая жизнь певчих птиц. – Л., 1959. - 281 с.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. В двух томах. - Л.: Изд. ЛГУ, 1983. - Т 2. - С. 218-222.
- Милягин А.Я. Определяющее действие экологических факторов на эмбриогенез безусловных реакций. Автореф. дис. д.б.н. – М., 1957.
- Попельнюх В.В. Экология камышевок рода *Acrocephalus* в Юго-Восточном Приладожье / Под ред. В.Б.Зиминой. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2002. – 144 с.
- Федоров В.А. Экология болотной *Acrocephalus palustris* и садовой *Acrocephalus dumetorum* камышевок на юго-западе Псковской области // Русский орнитол. журн. - 1996. - Т 5, Вып. 1/2. – С.11-33.
- Штехер С.Г. К биологии болотной камышевки (*Acrocephalus palustris* Bechst). Орнитол. вестник. - Уфа, 1916. № 1. – С.16-24.
- Dowsett-Lemaire F. Eco-ethological aspects of breeding in the Marsh Warbler, *Acrocephalus palustris* // Terre et Vie. Rev.Ecol. - 1981. - Vol.35. – P. 437-491.

N.S. Serpokryl

The postembryonic genesis of *Acrocephalus palustris* Bechst., 1789

SUMMARY

The present article represents the continuation of a series of similar descriptions of features of nested postembryonic genesis of sparrows. The purpose of research is to specify a poorly investigated systematics of this group. The results testify that nestlings of *Acrocephalus palustris* as well as typical species of *Acrocephalus* are essentially differs from nestlings of the majority of investigated species of *Sylvia*.

Е.Ю.Зуева

Коммуникация в группе лемурув Ленинградского зоопарка

Лемур вари - *Varecia variegatus rubra* был впервые описан Ж. Бюффоном в 1765. Необходимо заметить, что, несмотря на весьма ранние упоминание вари в литературе, до сих пор об этом интересном примате известно очень мало и изучены они гораздо хуже, чем другие обезьяны. Численность этого подвида постоянно сокращается, так как распространение красного вари ограничивается исключительно полуостровом Masoala. Сегодня становится ясно, что сохранить красного лемура вари возможно только в национальных парках и зоопарках мира. Нахождение в зоопарке – обширная тема, охватывающая проблемы развития психики, индивидуального и социального поведения животных, физиологии и генетики. Сохранение данного вида и его генофонда в неволе требует детального изучения особенностей его жизнедеятельности, репродукции, внутривидовых отношений в условиях зоопарка. На данный момент степень изученности этих факторов достаточно высокая только для некоторых систем, таких как приматологический центр Университета Дюке (США) и зоопарков Сан-Диего (США) и Кельна (Германия). Исследования в этой области ведутся и в других зоопарках мира, в частности в Ленинградском зоопарке. Целью этой работы является изучение поведения и рассудочной деятельности не только как важнейших факторов содержания лемурув в условиях неволи, которые позволят обеспечить успешное сохранение и разведение этого подвида, но еще и потому, что они тесно связаны с проблемой происхождения психической деятельности человека в процессе эволюции. Особое внимание уделяется изучению коммуникации между особями группы лемурув, которая является основой для построения социальной структуры. Существуют четыре основных пути передачи и приема информации: зрительный, тактильный, слуховой и обонятельный. Хотя сигнал может поступать только по одному каналу, когда, например лемур воспринимает звуки, источник которых находится вне поля его зрения, - большая часть сообщений передается по двум и более каналам.

Материал и методы исследования. Исследования производились на группе лемурув Ленинградского зоопарка, которая состоит из пяти особей (один взрослый самец, три взрослые самки и

один детеныш мужского пола). Таким образом, половая и социальная структура красного вари в Ленинградском зоопарке поддерживается по принципу устройства группы лемури вари в природе.

Лемуры в Ленинградском зоопарке содержатся в отдельной вольере и зрительно и обонятельно изолированы от пары черно-белых вари. Основным методом исследования было наблюдение за коммуникацией лемуров в группе с 2004 по 2006 год. Наблюдения за коммуникацией проводились в дневное время с 7.00 утра по 18.00 вечера. В ночное время наблюдения не проводились. Все виды коммуникации фиксировались в журнале наблюдений, после чего проводился их статистический анализ и выяснялось какой вид коммуникации преобладает у лемуров вари. Для этого подсчитывалось общее количество контактов и с помощью пропорции подсчитывалось процентное соотношение каждого вида коммуникации в отдельности. Звуковые сигналы и различные позы и мимика по возможности записывались на кассету и фотографировались. Далее наиболее сходные голосовые сигналы или мимика выделялись в одну группу и таким образом подсчитывалось примерное количество звуков издаваемых лемуром и различных выражений мимики.

Кроме наблюдений в Ленинградском зоопарке ставились эксперименты, в которых группе лемуров давали прослушать аудиозапись различных голосов животных, а вольер помечали экскрементами лемуров из другой группы, провоцируя первых на различные типы коммуникативной активности. Все результаты так же заносились в журнал наблюдений и анализировались.

Результаты исследования

Голосовая коммуникация. В группе лемуров ленинградского зоопарка наиболее частая форма коммуникативного поведения у вари – голос, с ним производится 50% всей коммуникативной активности. Звуковые сигналы издаются лемурами в разнообразных ситуациях. Звуки издаваемые при агрессии по отношению к другому лемуру издаются с очень высокой частотой и напоминают по звучанию “ча – ча – ча”. Этот крик сопровождается, нападением при котором его продолжительное звучание длится примерно 3 секунду и произносится только один раз во время нападения, или несколько раз, если имели место несколько нападений подряд. Так же этот звук

произносится и при агрессии не сопровождающейся нападением, при демонстрации угрожающей позы как сигнала перед атакой. В этом случае звук издается не более 1,5 секунды, но почти всегда имеется его многократное повторение. Другой звук – “клохтание” издается тем лемуром, на которого было произведено нападение во время того, когда его схватывают и он должен защищаться. Клохточущий звук произносится всего 1 раз и имеет очень короткую продолжительность. Кроме того, ответная звуковая реакция на агрессию издавалась всего несколько раз и только при очень сильном нападении, грозившему лемуру покусам. Молодые животные, не достигшие половозрелости, и детеныши при предъявлении к ним агрессии издают, характерный только для них и не встречающийся у взрослых животных, визг. Так же при общении матери и детеныша оба животных издают характерные звуки “мать-дитя”.

Другой спектр звуков издается лемурами при игре и заключается в пыхтении, некоем подобии хрюканья, и криком, напоминающим “крю”. Последний издается только при игре в догонялки, когда два лемура по-очереди бегают друг за другом по вольере, и когда один лемур достигает другого. Этот крик выражает, скорее всего, как удовольствие от игры, так и досаду от того, что его догнали. Если одного из лемуров неожиданно испугнул какой-то другой лемур или, например, убирающий клетку рабочий, то он издает быстрое и непродолжительное “кrrра”, сопровождающееся потом чередой коротких уханий, выказывающих недовольство лемура.

Наиболее частым и продолжительным криком является интенсивный рев. Этот крик – далеко слышная, очень громкая ревущая песня – служит предостережением о предстоящей опасности, так как почти всегда следует как ответ на громкий и посторонний шум. Этим шумом могут быть как крики других животных, так и звуки, издаваемые хозяйственной деятельностью человека, а так же крики и стуки по стеклу вольеры невоспитанных посетителей зоопарка. Крик всегда начинается неожиданно и длится от 5 до 30 секунд. Рев часто так же резко кончается, как и начинается, хотя бывают случаи его медленного затухания. В группе лемуров Ленинградского зоопарка рев начинал в основном старший самец, после чего его подхватывали все остальные члены группы. Все животные режут вместе и заканчивают крик одновременно. Когда

животные режут, то они или прыгают, или сидят на верхнем ярусе вольера и смотрят вниз, свесившись с ветки. Очень редко лемуры при крике остаются на полу, если такое случается, то эти животные в большинстве случаев не кричат, а молча смотрят вверх. Другой тип крика, напоминающий рев, возникал без внешнего стимула и видимых причин, когда вокруг была полная тишина, а лемуры могли спать. Этот крик отличался от предыдущего меньшей продолжительностью и интенсивностью. При этом звуковом сигнале часто кричали и те лемуры, которые находились на полу, а также у животных не наблюдалось стремление залезть на второй ярус вольера, а крик каждый лемур производил с того места, на котором находился в данный момент, в отличие от первого раза, когда каждый лемур пытался забраться повыше от земли. Во втором варианте крика участвовали не все лемуры. Как первый, так и второй вариант рева складывается из нескольких звуков, издаваемых разными лемурами. При этом лемуры каждый раз при крике издают свой собственный звук, который не является разницей голоса между различными особями. Поэтому, в зависимости от того, кто из группы кричит в данный момент, зависит и различие между отдельными криками, что особенно заметно во втором варианте рева. Старший самец кричит в каждом случае, и его крик представляет собой так называемую “трещетку”, произносимую очень высокими звуками, что позволяет выделить крик самца от остальных криков лемунов.

Два последних варианта крика можно так же отнести и к группе дистанционных звуковых сигналов, если рассматривать их как ограничение территории группы. Подтверждением этого может служить то, что при нахождении летом лемунов в наружной вольере, куда иногда залетают птицы, лемуры будут кричать до тех пор, пока не перестанут видеть посторонних в пределах своего вольера. Более убедительными являются результаты эксперимента проведенного с группой лемунов Ленинградского зоопарка, которым в вольер был поставлен, записанный на кассету крик другой группы красного лемуна вари, обозначающих свою территорию. При прослушивании этого крика, все лемуры Ленинградского зоопарка заняли соответствующие позы в верхнем ярусе вольера и, свесившись вниз молча смотрели на место, из которого издавался звуковой сигнал другой группы лемунов. После прекращения звукового сигнала несколько секунд группа молчала, после чего разразилась

оглушающим ревом, который повторяла через каждые 30 секунд 20 минут. При этом ни один лемур не спускался на пол вольера, а внимательно следил за тем местом, откуда издавался до этого звуковой территориальный сигнал другой группы. Через две минуты после поставленного сигнала старший самец стал издавать звук, который у лемуров до этого не индифицировался. Этот крик имел вид “ко-ко-ко” и был продолжительностью 4 секунды и издавался самцом каждые 10 - 15 секунд в течении 1 часа. Этот крик самца провоцировал так же крик лидирующей самки, издаваемый сразу же после крика самца, и напоминающий “хрю-хрю”. Через некоторое время специфический крик самца “ко-ко-ко” стали издавать и некоторые самки. Вся группа лемуров в течение 1,5 часа не могла успокоиться и издавала крики даже тогда, когда их вольер убирали рабочие, чего раньше не случалось. Ответная реакция на крики других животных, в том числе низших обезьян и хищников класса млекопитающие была не столь интенсивной и продолжительной как на крики животных своего вида, а иногда и вовсе не проявлялась.

К дистанционным защитным звукам относится так же характерное рычание лемуров издаваемое на угрозу проникновения постороннего животного на их территорию.

Зрительная коммуникация. Имеет большое значение в передаче информации между группой лемуров. Вари (наряду с высшими обезьянами и человеком) имеет сложную лицевую мускулатуру и лишенную волос морду, по-видимому, специально предназначенную для передачи различных мимических сигналов. Многие выражения морды связаны с определенными формами вокализации, при которых изменяются размеры и форма ротового отверстия и резонирующих полостей. Выражение морды играют ключевую роль в тесном общении между лемурами. Смотреть на “адресата” – это, вероятно, и есть наиболее обычный способ направленной передачи социальных “посланий”. Несомненно, что для лемуров характерно узнавание, основанное на сложных признаках. Например, члены группы индивидуально узнают друг друга, а узнать доминантного самца или самку им позволяет целый комплекс присущих ему признаков. Этот комплекс включает не только размеры и какие-то специальные опознавательные знаки, но также позу лемура, движение и даже тот факт, что он склонен сидеть на особых местах. Зрительные сигналы у лемуров передаются через

изменение позы, выражения морды и целого комплекса изменений физиологического состояния животного. Наибольшее значение зрительная коммуникация имеет место при социальной организации группы, где любое изменение во внешнем облике и поведении доминантной самки может вызвать ответную реакцию у лемура находящегося рангом ниже. Поза доминантной самки отличается от поз всех других лемуров и заключается в передвижении с высоко приподнятым над землей телом при помощи выпрямленных конечностей. Хвост при этом держится высоко поднятым вверх. Перед нападением поза лемура представляет собой посадку на согнутых задних конечностях, передние конечности при этом выпрямлены, хвост приподнят над землей. После чего эта поза переходит в резкий прыжок и битье другого лемура передними лапами по морде. При этом лемур демонстрирует полный открытый оскал. Подчиненный лемур принимает позу сворачиваясь в клубок, поджимая под себя все лапы и хвост. Голова при этом держится как можно ближе к земле, глаза опущены вниз. При атаке на меньшего рангом лемура, он старается повернуться к нападающему боком или спиной и старается убежать. Часто встречается попытка защищаться от нападающего отбиваясь передними лапами. Не только лемуры находящиеся по иерархической лестнице ниже чем доминантная самка могут по ее внешнему виду получать информации о ее намерениях и настроении. Очень часто доминантный лемур следит за всеми остальными членами группы, пресекая любые попытки с их стороны приблизиться к еде или новой игрушке. В этом случае, если лемур меняет позу или делает движение чтобы ближе подойти к объекту от которого его только что прогнали, старшая самка мгновенно реагирует на эти изменения позы и набрасывается на посягателя. При этом, такой агрессии не наблюдается, если лемур просто поменял позу или перевернулся на другой бок. Показательной является так же поза лемура пытающегося украсть лакомый кусок еды из под носа у доминантного лемура, который в это время кормится. Для этого лемур прижимается как можно больше к земле и начинает красться очень медленно и незаметно подходя к другому лемур сзади. Приблизившись на довольно близкое расстояние лемур осторожно хватает добычу и стремглав убегает с ней в отдаленный угол вольера, где в одиночестве и съедает лакомство.

Особое значение у лемуру имеет поза, демонстрация которой является приглашением к игре. Наиболее часто эту позу принимал не достигший половозрелого возраста детеныш мужского пола. Поза представляет собой вставание на задние лапы и раскидывание передних. При этом, также наблюдается прыжки и подскоки на месте. Рот при такой демонстрации может быть открыт, но без показа зубов – игровая мимика.

Большое количество информации несет различное физиологическое состояние лемуру. Например, самка в охоте демонстрирует окружающим ее самцам, что она готова к спариванию. Это проявляется в открытии вагины, которая в это время становится ярко красной. Так же только в это время наблюдается у самцов наиболее частая демонстрация своих половых органов. Всего у лемуру Ленинградского зоопарка было выделено 10 типов мимики: спокойное “лицо”, внимание, мимика при агрессии, разочарование, подчинение, угроза, испуг, игровая мимика, мимика при крике 2 типов.

Обонятельная коммуникация. Другой формой передачи информации, но на более короткие дистанции, чем звуковая и зрительная коммуникация, является химическая передача сигнала в виде запаха путем меченья и обнюхивания. Одна из отрицательных сторон обонятельной коммуникации – трудность быстрого изменения сигнала. Воспроизвести стандартный запах почти невозможно, тогда как это легко достижимо в отношении звуковых и зрительных сигналов. В обонятельной коммуникации наиболее четко различаются два этапа – “послать” сигнал (меченье или втирание) и “принять” сигнал (обнюхивание). В соответствии этим большинство химических сигналов используется для передачи одиночных, относительно стабильных сообщений. Лемур вари маркирует территорию при помощи запаховых меток, часто концентрируя их на особых местах. Самки с самцами спят в различных местах вольера время от времени заново его помечая. Два раза за время наблюдений самец приходил в угол самок и метил его, после чего доминирующая самка тут же перемечала свою территорию заново. При этом самец никогда не метил заново свою территорию при внесении на нее запаха любой из самок. Взрослые самцы имеют горловые железы, которыми предпочитают метить вертикальные поверхности. Кроме того, они трутся грудной областью, например о пол клетки, стекло и

предметы декораций вольтера. Самки вари имеют, как и катты, железу на клиторе. Они метят аногенитально, особенно часто в период течки. Нижняя часть тела при этом над горизонтальной поверхностью движется вперед и назад. Кроме того, у самок вари, так же как и у самцов, иногда наблюдалось горловое меченье выступающих частей декораций вольтера. Если пара вари привыкает друг к другу, тогда и у самца бросается в глаза сильное аногенитальное меченье. Полувзрослые особи и молодняк обоего пола с 8 недель часто метят аногенитально.

Если на ключевые точки, на которых лемуры ставят свои метки ограничивающие их территорию, нанести другой запах, например, мочи лемура из другой группы, то у животных всей группы наблюдается сильное волнение и перемечивание территории по-многому раз подряд, пока запах чужака не выветрится.

Запах так же используется для сообщений о состоянии самок лемуров в период размножения. В период экструса они выделяют специальные химические вещества, сигнализируя, что они готовы к встрече с самцом. Уже перед течкой и во время течки все члены группы приближаются к текущей самке и обнюхивают ее. Самки реагируют на это очень агрессивно и пытаются преследовать самца. Кроме того, личный запах каждого лемура помогает устанавливать и поддерживать иерархию в группе.

Тактильная коммуникация. Этот способ передачи информации в силу своей природы возможен только на очень близком расстоянии и чаще всего является формой дружелюбного взаимодействия. Физические контакты с другими животными – это основной компонент коммуникативных воздействий, направленных на то, чтобы подбодрить и успокоить разнервничавшегося собрата. Они наблюдаются как приветствие и как знак примирения после агрессивной стычки. Наиболее часто наблюдается социальный уход за кожей или груминг между взрослой самкой и ее потомством. Техника груминга заключается в вылизывании шерсти и редкого перебирания ее нижними резцами, которые с клыками наклонены вперед и образуют так называемый «зубной гребешок». Груминг лемуры производят одновременно по парам. Вылизывание шерсти начинается с головы, ушей затем лемуры синхронно переходят на загривок, шею и бока. Иногда встречается и такое когда только один лемур вылизывает другого. В этом случае чистке поддается только

одна область тела, например морда или хвост. При этом лемур крепко держится за шерсть другого и ослабляет хватку только после прекращения груминга.

Другой формой дружелюбного контакта является игра. Игра несет на себе как развлекательные, так и обучающие функции. Во время этого контакта наиболее часты физические взаимодействия заключающиеся в игровом покусывании, толчков, захватов и несильных ударов. Часто лемуры во время игры, которая имеет место только между двумя животными, катаются по полу сплетенные в клубок и дерут друг друга задними ногами как это принято у кошек.

Физические контакты не всегда приятны. Шлепок, удар, затрещина и укус, которые обычны при агрессии вызывают страх, крики, бегство или яростное возмездие. Агрессивные физические контакты бывают иногда результатом незамеченного сигнала, неверной социальной реакции или просто того обстоятельства, что жертва подвернулась не во время и в неподходящем месте. Болевой стимул быстро усваивается и с трудом забывается, поэтому не следует недооценивать ведущую роль агрессивного физического наказания в поддержании порядка в сообществе лемуров.

Обсуждение. Таким образом, из материалов наблюдений и исследований можно сделать вывод, что ведущую роль в коммуникации группы лемуров вари в искусственных условиях является голос. Это можно объяснить тем что, голосовой сигнал является основной формой передачи информации в густых широколиственных тропических лесах, особенно если он производится с высоких деревьев, на которых больше всего лемуры проводят свое время. Кроме того лемур вари обладает самым громким голосом среди всех лемуров. Такой крик может быть слышен на сотни метров вокруг, ограничивая территорию обитания данной группы лемуров. В то время как другие способы передачи информации, например, зрительный, могут быть эффективны только на близком расстоянии и не нести своих функций на дальние расстояния, что связано со спецификой условий обитания лемуров. Поэтому все звуковые сигналы лемуров можно разделить на 2 группы: дистанционные крики – те, которые, по-видимому, используются в основном для передачи информации от одной группы к другой, и несущие информацию о занимаемой территории, а также

ее защиты, и внутригрупповые сигналы адресованные только членам своей группы. Внутригрупповые звуковые сигналы издаются лемурами при агрессии, защиты, дружелюбного контакта – игры и тревоги. Всего у лемуров Ленинградского зоопарка наблюдается «вокальный репертуар» состоящий из 13 различных звуковых сигналов. Такой же результат был получен и при исследованиях в Кельнском зоопарке. Для сравнения у шимпанзе в природе было вначале выделено 15 типов звуков, но в дальнейшем с использованием спектрографического анализа список звуков издаваемых шимпанзе был расширен до 32. При этом у шимпанзе, так же как и у лемуров отчетливо разделяются внутригрупповые и дистанционные крики. К звуковой голосовой коммуникации у лемуров не добавляется характерные для высших обезьян неголосовые звуковые сигналы так называемые «барабанные демонстрации». При этом, как уже было сказано зрительная коммуникация, вместе с обонятельной и тактильной не могут передавать информацию на большие расстояния, но являются очень информационно емкими в плане передачи сигнала. В этом случае в качестве передачи информации другой группе лемуров вари, данные сигналы используется с меньшей эффективностью, если не считать случаев территориальных стычек двух различных групп лемуров или интродукции новой особи в группу. Поэтому эти три вида передачи сигналов одинаково имеют большое значение для установления внутригрупповой иерархии. Так как морда вари, лишена волос огромное значение в установлении играет мимика лемуров. Здесь у вари наблюдались те же самые основные типы выражения лица, что и у шимпанзе с той лишь разницей, что лемуры не обладают такими подвижными лицевыми мышцами и неспособны на большое количество мимических действий на которые способны шимпанзе. У вари никогда не наблюдалось опускание и заварачивание губ, их горизонтальное оттягивание. Общим для лемура вари и шимпанзе является полный открытый оскал, полный закрытый оскал и игровое возбуждение.

По проведенным экспериментам в Ленинградском зоопарке было установлено, что лемур вари по запаху может определить чужака от особи своей группы. Таких экспериментов с шимпанзе в неволе не проводили, но было выявлено, что шимпанзе, так же как и лемуры пользуются чувством обоняния во время патрулирования территории и поиска товарищей. Третьим фактором на основе

которого лемуры вари строят свою иерархию это тактильная коммуникация, в основном груминг. В груменге у шимпанзе одновременно могут участвовать до 12 особей в то время как у лемунов груминг возможен только между двумя животными. Вари производят груминг передним гребнем зубов и никогда руками, в отличие от шимпанзе.

По сравнению с высшими приматами лемуры обладают почти столь же богатым репертуаром звуков, поз, мимики, которые играют роль сигналов во время взаимодействий между особями. Такие сигналы в сочетании с вегетативными реакциями и другими признаками, указывающими на физиологическое состояние, эмоциональный настрой, социальный ранг и т.д., облегчают обмен информацией между членами сообщества. Сигнал – или чаще целый комплекс сигналов – может быть намеренно направлен на другую особь, с целью изменить ее поведение или адресован любому другому члену сообщества, способному или неспособному предпринять какие либо действия в ответ на этот сигнал. У красного лемуна вари хорошо развита система социальных взаимодействий, выражающихся в большой специфике различных типов коммуникаций, которые по ряду характеристик приближаются к таковым у высших обезьян.

E.U. Zueva

The communication in the group of lemurs of the Leningrad zoo SUMMARY

Ruffed lemur (*Varecia variegata rubra*) is known for its complicated communication system, which is responsible for social connections in whole. The present study is connected with methods of communications and their diversity in the group of ruffed lemurs of the Leningrad zoo.

Lemurs were demonstrated to have at least four ways of the transmission of the information. There are visual, olfactory, tactile and acoustical ways. The half of all communicative activity are voice signals which are divided on 2 types: distant (5 variants) and internal (8 variants). Moreover lemur's sounds have a various intonations depending on social place of each animal. Visual information have 10 different types of mimic expression and specific poses during aggressive and friendly contacts and individual features of the behavior which represent the information of lemur's mood, social place and physiological state.

In general a tactile communication is based on a simultaneous mutual grooming. Olfactory communication includes individual scent during various physiological state and marks. Males make it for males of other groups only while females mark territory for males and females of other and own groups. In most cases there are two or more ways of the communication.

**О концепции экологической ниши Хатчинсона:
противоречие и путь его устранения**

Понятие экологической ниши было впервые введено в науку в начале прошлого века американским орнитологом Дж. Гринеллом (Grinnell, 1917) и претерпело с тех пор серьезные изменения. Одной из наиболее популярных трактовок экологической ниши до сих пор является трактовка, предложенная в середине XX века Дж. Э. Хатчинсоном (Hutchinson, 1957, 1965). По Хатчинсону, экологическая ниша – это интегральная характеристика вида, представляющая собой совокупность его диапазонов толерантности по отношению ко всем действующим на него экологическим факторам. Хатчинсон предложил наглядную графическую иллюстрацию экологической ниши как гиперобъема в координатном пространстве (далее называемом экологическим гиперпространством), число измерений которого соответствует количеству факторов, а по осям отложены их значения (рис. 1).

Кроме того, Хатчинсон разделил понятия «фундаментальная ниша» и «реализованная ниша». В его понимании, фундаментальная ниша – это максимально возможный гиперобъем, занимаемый видом в отсутствие пресса конкурентов, в то время как в реальных условиях, в силу взаимодействий с конкурирующими видами, занимается лишь часть этого гиперобъема – реализованная ниша. Впоследствии причинами сужения реализованной ниши по сравнению с фундаментальной, в дополнение к конкурентам, стали указываться также и хищники (Бигон и др., 1989).

Хатчинсоновская трактовка экологической ниши подразумевает, что ниша – понятие, применимое к виду, а не к среде обитания. Отсюда, кстати, следует, что традиционно широко используемые выражения «свободная» или «занятая экологическая ниша» теряют смысл, что справедливо отмечали В.Н.Макаркин (1992) и В.Ф.Левченко (1993). Проблему, на наш взгляд, успешно разрешило введение понятия экологической лицензии (Günther, 1949; Левченко, 1993; Старобогатов, Левченко, 1993; Левченко, 2004), однако от внимания критиков ускользнуло еще одно обстоятельство,

означающее, на наш взгляд, необходимость доработки концепции Хатчинсона¹.

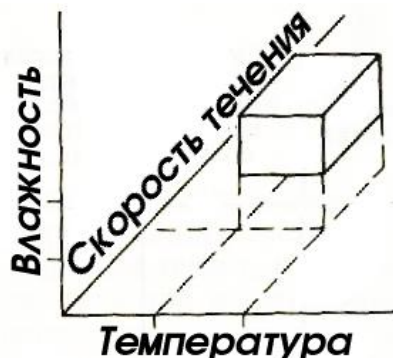


Рис. 1. Экологическая ниша как гиперобъем.

Упрощенная модель с 3 факторами (по Бигону и др., 1989)

Это вытекает из следующих рассуждений. Конкуренты, хищники, паразиты – это тоже комплексы экологических факторов, соответствующие части измерений экологического гиперпространства. «Снятие пресса» конкурентов, хищников и паразитов будет означать жесткое задание соответствующим факторам значений, оптимальных для данной популяции. Следовательно, подобная «фундаментальная» ниша по каждому из этих измерений примет нулевую ширину (или, по меньшей мере, ширину зоны оптимума, что для таких факторов заведомо меньше, чем весь диапазон толерантности по отношению к ним) и окажется уже многих ниш, возможных к реализации для данной популяции (рис. 2).

Таким образом, между определением экологической ниши, предложенным Хатчинсоном, и его же концепцией фундаментальных и реализованных ниш имеется противоречие, из-за которого реализованные ниши возможно рассматривать как подмножества фундаментальной только применительно к частным нишам (например, трофической, топической и т.п.), исключая из экологического гиперпространства «неудобные» факторы.

¹ Начать придется с одной небольшой дополнительной поправки, которая необходима для большей корректности изложения последующих соображений. Суть ее в том, что, на наш взгляд, понятие экологической ниши корректнее применять не к виду, а к популяции, – хотя бы исходя из того, что вид может состоять из популяций, различающихся по своим диапазонам толерантности к тем или иным факторам, и образовывать экотипы. Таким образом, далее речь пойдет об экологической нише популяции.



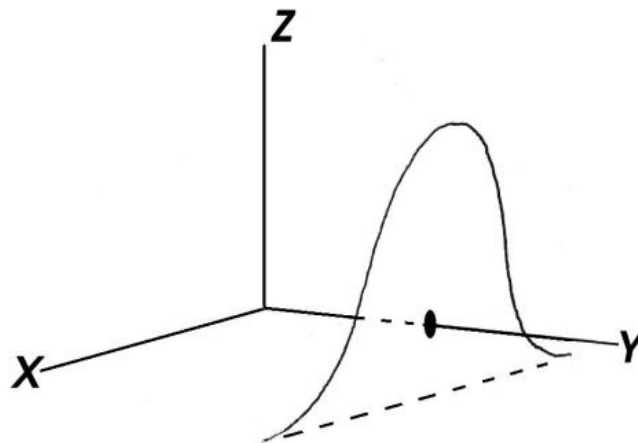
Рис. 2. Диапазон толерантности так называемой «фундаментальной ниши» (эллипс, ограниченный сплошной линией) к фактору «пресс конкурента» (толщина сплошной линии), стремится к нулю и не вмещает в себя значения, в действительности приемлемые для жизни популяции (эллипс, ограниченный прерывистой линией)

При этом обоснованием исключения тех или иных факторов из рассмотрения может быть только конкретный круг задач, решаемый в исследовании, то есть теряется возможность обобщения. Нет, на наш взгляд, и должного основания ограничивать факторы, формирующие экологическое гиперпространство, «ресурсными», по примеру В. В. Жерихина и А. С. Раутиана (1997), так как не существует критериев, с помощью которых эти «ресурсные» факторы можно было бы отграничить от прочих².

Тем не менее, это противоречие не является, на наш взгляд, неразрешимым. Однако для того, чтобы его преодолеть, нужно отказаться от понимания фундаментальной ниши как ниши, которую популяция принципиально, хотя бы и в неких гипотетических условиях, в состоянии занять. Рассмотрим хатчинсоновскую фундаментальную нишу с учетом проблемы «неудобных» осей. Для простоты рассуждений воспользуемся трехмерной моделью,

² Понятие ресурса в современной экологии вообще, на наш взгляд, плохо определено. Например, Бигон, Харпер и Таунсенд (1989), не давая строгого определения ресурса, приписывают ему такой признак, как способность уменьшаться по мере потребления организмами. В результате теряет смысл понятие «неисчерпаемые ресурсы». Характерно, что эти авторы в своем пособии избегают термина «экологический фактор», а говорят отдельно об «условиях» и о «ресурсах», противопоставляя их друг другу, но считая и те, и другие измерениями хатчинсоновского экологического гиперпространства.

предполагающей, что на популяцию действуют всего два фактора: «удобный» с точки зрения модели Хатчинсона (ресурс, например, пищевой) – ему соответствует горизонтальная ось X координатного пространства – и «неудобный» (угнетающий, например, численность популяции конкурирующего вида) – также горизонтальная ось Y . Кроме того, координатное пространство будет иметь вертикальную ось Z , по которой будет откладываться некий интегральный показатель благополучия популяции. Хатчинсоновская фундаментальная ниша в этом пространстве примет вид практически двумерной колоколообразной фигуры, соответствующей кривой толерантности популяции для фактора X при оптимальном значении фактора Y (рис. 3).



*Рис. 3. Упрощенная модель «фундаментальной» ниши Хатчинсона.
Пояснения – в тексте*

Что случится с этой кривой, если мы произвольно изменим значение фактора Y (то есть изменим численность конкурента)? Очевидно, что она сместится в координатном пространстве относительно оси Y . Однако очень вероятно, что ее изменения этим не ограничатся. Мы вправе ожидать, по меньшей мере, изменение общего благополучия популяции, в силу того, что условия ее существования стали отличаться от оптимальных по фактору Y . Это означает, с учетом закона ограничивающего фактора Либиха – Шелфорда, что высота кривой толерантности уменьшится и для «ресурсного» фактора X (рис. 4).

Еще интереснее то, что может измениться и диапазон толерантности популяции к фактору X .

Возможность его сужения (рис. 4Б, отрезки ab и cd) следует из возможности взаимодействия факторов X и Y , взаимно

ограничивающих диапазоны толерантности к ним популяции (рис. 5) (Федоров, Гильманов, 1980; Дажо, 1975).

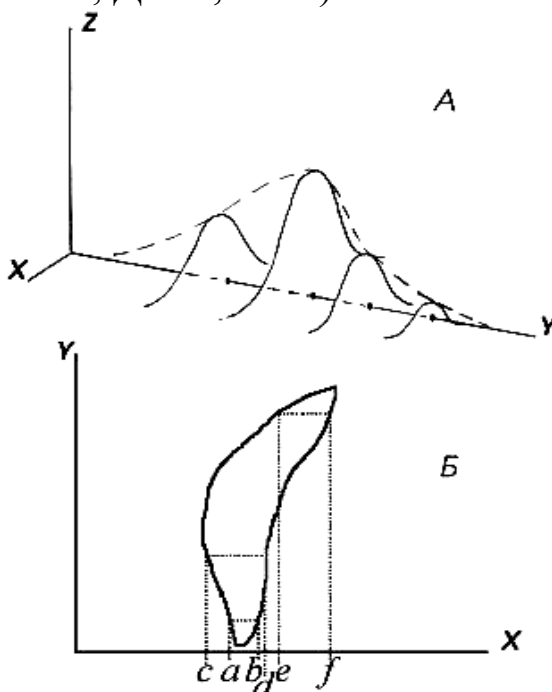


Рис. 4. Изменения диапазона толерантности к ресурсному фактору (X) в ответ на изменения значения фактора «пресс конкурента» (Y).

А – трехмерная схема. Сплошной линией обозначены частные диапазоны толерантности при 4 различных значениях пресса конкурента.

Б – двумерная схема. Пояснения – в тексте

Можно предположить и возможность его смещения вдоль оси «ресурсного» фактора (рис. 4Б, отрезки cd и ef), иллюстрацией чему может послужить принцип зональной смены стаций³, сформулированный Г. Я. Бей-Биенко (1966) (рис. 6).

Наконец, нельзя исключать возможности и расширения этого диапазона, и одновременных его смещения и изменения ширины.

Таким образом, в ходе перемещения вдоль оси угнетающего фактора кривая толерантности популяции к ресурсному фактору опишет сложной формы объемную фигуру, отражающую изменения диапазона толерантности к фактору X в ответ на изменения значений фактора Y. По высоте же (то есть по степени благополучия популяции) эта фигура будет в каждой точке соответствовать меньшей из двух величин: максимума кривой толерантности к фактору X для данного значения фактора Y и высоты кривой

³ Принцип зональной смены стаций состоит в том, что в разных географических зонах, в зависимости от температурных условий, одни и те же виды выбирают либо более сухие, либо более влажные местообитания.

толерантности к фактору Y в данной точке, что следует из закона ограничивающего фактора.

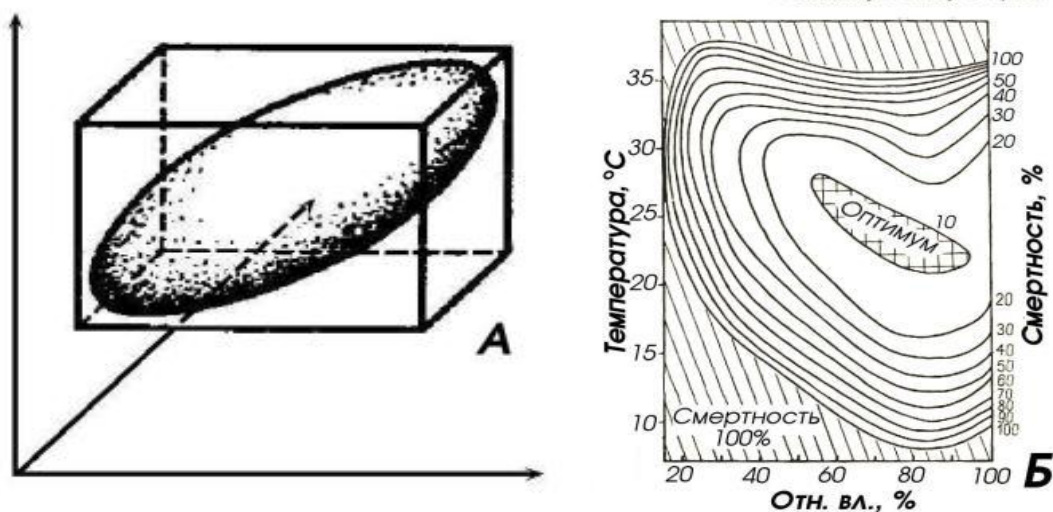


Рис. 5. Взаимное ограничение диапазонов толерантности. А – гипотетическая картина для 3-факторного пространства (по Федорову и Гильманову, 1980, упрощено).

Диапазоны толерантности по 3 факторам образуют параллелепипед, но вид использует только вписанный внутрь него эллипсоид, так как в углах параллелепипеда сосредоточены особо неблагоприятные сочетания факторов. Б – совместное влияние температуры и влажности на смертность куколок яблонной плодовой жоржки (по Шелфорду из Даждо, 1975) – пример подобного взаимодействия 2 факторов.

Остается понять, чем будут определяться границы этой фигуры по оси Y . Казалось бы, очевиден ответ: диапазоном толерантности популяции к фактору Y . Однако этот ответ, в действительности, не полон. Дело в том, что сам по себе этот диапазон не есть нечто раз и навсегда заданное, он зависит от значения фактора X , подобно тому, как диапазон толерантности к фактору X зависит от конкретного значения фактора Y .

Очевидно, что границы фигуры по оси Y очертили некий интегральный диапазон толерантности, представляющий собой объединение частных диапазонов толерантности к фактору Y для разных значений фактора X (рис. 4А, прерывистая кривая). При этом очевидна неравноценность разных участков этого диапазона: одни из них могут быть реализованы популяцией при более разнообразных значениях фактора X , другие – при их более ограниченных наборах.

Если мы повторим такие же рассуждения, поменяв оси местами, то окажется возможным построить аналогичную

трехмерную фигуру, только она будет уже отражать изменения диапазона толерантности к «угнетающему» фактору Y в ответ на изменения значений «ресурсного» фактора X.

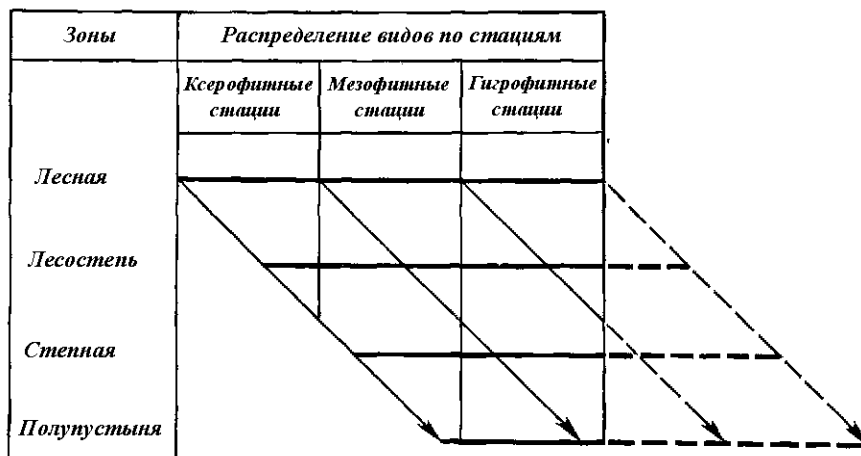


Рис. 6. Диаграмма, иллюстрирующая принцип смены станций (по Бей-Биенко, 1966)

Однако эти две фигуры пространственно полностью совпадут. Наконец, если мы распространим эти рассуждения на N-мерную модель, то придем к следующему выводу: каждому значению любого i-го из N факторов в пределах диапазона толерантности к нему популяции будет соответствовать свой **частный гиперобъем** мерности N-1. Интегральную совокупность этих частных гиперобъемов (форма которой не будет зависеть от выбранной нами оси отсчета) мы и предлагаем считать **фундаментальной экологической нишей** (рис. 7). Фундаментальная экологическая ниша при таком ее понимании по своим свойствам очень близка к фундаментальной нише Хатчинсона. В частности, все возможные к реализации экологические ниши популяции будут полностью вписываться в этот гиперобъем, а фундаментальные ниши разных видов будут пересекаться у потенциальных конкурентов. В то же время, возможность расширения реализованной ниши до фундаментальной перестает рассматриваться как сама собой разумеющаяся. В действительности, таковая если и возможна, то лишь как частный случай.

Очевидно, что разные участки фундаментальной ниши будут неравноценны: одни из них будут представлены в большем количестве частных гиперобъемов, другие – в меньшем.

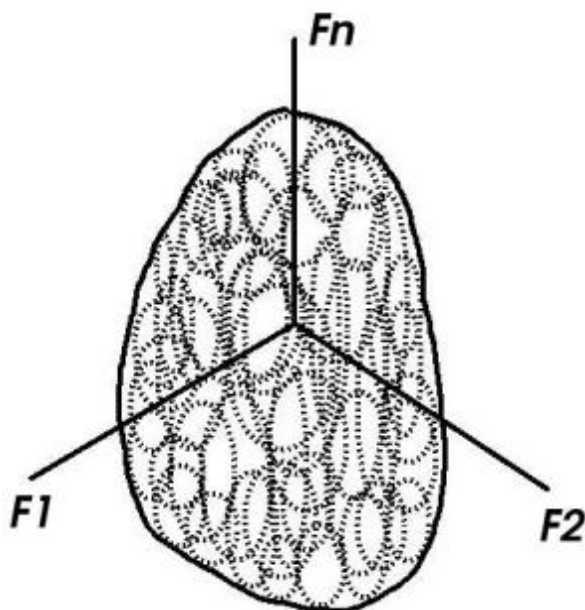


Рис. 7. Фундаментальная ниша (ограничена сплошной линией) как совокупность частных гиперобъемов (ограничены прерывистыми линиями) в пространстве N факторов (F1 – Fn)

Эту характеристику можно назвать **плотностью ниши**. На рис. 8 различия в плотности фундаментальной ниши представлены различиями в интенсивности закрашки.

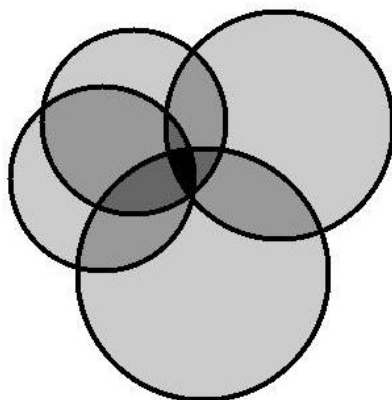
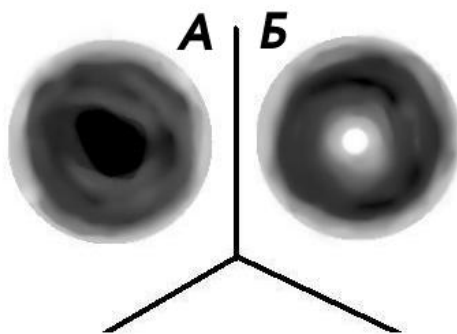


Рис. 8. Схема, поясняющая понятие «плотность фундаментальной ниши».
Пояснения – в тексте

Предельными значениями плотности ниши являются 0 и N (вся совокупность) экологических факторов. Участок ниши с плотностью, равной N факторам, может быть интерпретирован как ее устойчивое «ядро» (рис. 9А), складывающееся из тех частей кривых толерантности, которые не смещаются ни при каких допустимых (входящих в диапазон толерантности) значениях любого фактора. По-

видимому, возможны разные соотношения между объемами этого ядра и ниши в целом, от их полного совпадения до полного отсутствия «ядра».



*Рис. 9. Ниши с разным распределением плотности
А – с «ядром», Б – с «дырой»*

Плотность, равная 0 факторам, соответствует зонам экологического гиперпространства вне экологической ниши и представляет собой сочетания значений факторов, ни при каких условиях не могущие быть приемлемыми для популяции. Можно предположить возможность существования внутри ниш «дыр» с нулевой плотностью (рис. 9Б). Можно также представить себе ниши с несколькими «ядрами» и с несколькими «дырами».

Очевидно, что соотношение между общим размером фундаментальной ниши и размером ее «ядра» может служить мерой экологической пластичности популяции: чем меньший относительный объем имеет «ядро», тем выше пластичность. Очевидно, также, что эта пластичность хотя и связана с экологической валентностью (степенью эврибионтности) популяции, но не тождественна ей. Не тождественна пластичность также и плотности приспособленности, характеристике ниши, предложенной Э. Пианкой (цит. по: Пианка, 1981) и отражающей степень приспособленности популяции к данному сочетанию значений экологических факторов. Все эти соображения требуют дальнейшей теоретической разработки и построения формализованной математической модели. Мы предполагаем, что данная модель была бы ценна для понимания закономерностей взаимодействия конкурирующих видов в сообществах и механизмов разделения ниш.

Автор выражает искреннюю признательность за участие в обсуждении идеи данной работы к.б.н. Л.Н.Анисюткину (Зоологический институт РАН), к.б.н. Г.И.Дубенской и к.б.н. Д.О.Елисееву (Российский государственный

педагогический университет им. А.И.Герцена), д.б.н. В.Ф.Левченко (институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М.Сеченова РАН), к.б.н. В.М.Хайтову и И.В.Черепанову (Санкт-Петербургский городской Дворец творчества юных), д.б.н. В.Ф.Шуйскому (РГПУ им. А.И.Герцена) и другим петербургским биологам.

Литература

- Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. - М.: Высшая школа, 1966. - 496 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. - М.: Мир, 1989. - Т. 1. - 667 с.; т.2, 477 с.
- Дажо Р. Основы экологии. - М.: Прогресс, 1975. - 416 с.
- Жерихин В. В., Раутиан А. С. Филогенез и эволюционные кризисы (не ранее 1997 г.) // <http://www.macroevolution.narod.ru/rautian2.htm>.
- Левченко В. Ф. Модели в теории биологической эволюции. - СПб : Наука, 1993. - 383 с.
- Левченко В. Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. - СПб.: Наука, 2004. - 166 с.
- Макаркин В. Н. О «типах фауны» А. И. Куренцова // Чтения памяти А.И. Куренцова. Выпуск I-II. - Владивосток, 1992. - С. 21-29.
- Пианка Э. Эволюционная экология. - М.: Мир, 1981. - 400 с.
- Старобогатов Я. И., Левченко В. Ф. Экоцентрическая концепция макроэволюции // Журн. общ. биологии. - 1993. № 4. - С. 389-407.
- Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. // М.: Изд-во МГУ, 1980. - 463 с.
- Grinnell J. Field tests of theories concerning distributional control // Amer. Nat. 1917. Vol. 51. P. 115-128.
- Günther K. Über Evolutionfaktoren und die Bedeutung des Begriffs «ökologische Lizenz» für die Erklärung von Formenerscheinungen in Tierreichs. // Ornithologie als biologische Wissenschaft. 28 Beiträge als Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann (22 November, 1949). Heidelberg, C. Winter-Universitätsverlag. S. 23-54.
- Hutchinson G. E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quart. Biol. 1957. Vol. 22. P. 415-427.
- Hutchinson G. E. The niche. An abstractly inhabited hyper-volume // The ecological theater and the evolutionary play. New Haven, 1965. P. 26-78.

P.V. Ozerski

On the Hutchison's concept of ecological niche: a contradiction and a way of its correction

SUMMARY

This work demonstrates a contradiction in the G. E. Hutchinson's concept of ecological niche as a hypervolume. Because of this contradiction, a realized niche could not be a subset of the fundamental niche. A new definition of the fundamental niche is proposed, and a new term "niche density" related to the ecological valenty is introduced.

О.А. Корнилова, С.М. Тугин

Постановка некоторых экспериментов по сравнительному изучению поведения домашних собак

Многие студенты и школьники интересуются изучением поведения различных животных. Они хотят проводить этологические эксперименты и готовы отчитываться о них в курсовых и дипломных работах, в докладах и на конференциях. Однако далеко не каждый из этих молодых исследователей ясно представляет, как именно он собирается проводить экспериментальную работу. Мы можем предложить несколько несложных методик по изучению поведения домашней собаки. Обязательное условие - иметь возможность проводить работу с несколькими особями собак разного пола, возраста и пород на протяжении нескольких недель, месяцев.

Изучение распределения времени на различные формы поведения собаки во время выгула. Выгул собак осуществляется регулярно, без поводка, по определенному маршруту, за одинаковый промежуток времени (например, 30 минут, 45 минут, 1 час). Все формы поведения собаки отмечаются в дневнике наблюдений, и фиксируется их продолжительность по секундомеру. Среди обычных форм поведения можно назвать дефекацию и мочеиспускание, пробежки, мечение территории, обнюхивание предметов, контакт с другими собаками, с людьми, кошками, птицами и т.д. Некоторые собаки катаются по земле, копают землю, привлекают к игре человека, например, приносят брошенные предметы. При многократном повторе наблюдений можно выяснить бюджет времени каждой собаки во время выгула. Сравнение данных по распределению времени у собак разного пола, или возраста, или породы позволит провести оценку психофизиологических свойств каждой особи домашней собаки и всего вида в целом.

Изучение возрастных изменений слуха у домашних собак. Это исследование можно проводить на небольшом числе собак на протяжении нескольких лет, или на большой выборке единовременно. В первом случае у собаки сначала вырабатывают условный рефлекс на ультразвуковой свисток, затем регулярно проверяют его. С возрастом слух у собак ухудшается, и они перестают реагировать на свисток. Во втором случае проверяется моментальная ориентировочная реакция собак на незнакомый звук

ультразвукового свистка. Сравнение также проводится с учетом возраста животного.

Изучение цветового зрения. Этот метод использует выработку у собаки условного пищевого рефлекса на кормушку, окрашенную в яркий цвет. Несколько кормушек одинаковой формы, окрашенные в оттенки серого цвета, и одну цветную кормушку такой же формы располагают на значительном удалении друг от друга. В цветную кормушку помещают какое-нибудь лакомство, не имеющее сильного запаха, и не заметное на расстоянии. Собаку приводят, показывают ей издали все кормушки, затем отпускают и засекают направление. Цветовое зрение у собак слабое, однако некоторые цвета, особенно коротковолнового спектра (синий, фиолетовый) они все-таки иногда различают.

Изучение отсроченной реакции. В присутствии собаки, у нее на виду, кладут лакомство под одну из трех одинаковых коробок. Затем собаку уводят на определенное время (5 мин., 10 мин., 30 мин., 1 час, 3 часа и т.д.), после чего приводят вновь и отпускают. Некоторое время собака помнит о спрятанном лакомстве и сразу начинает его искать под определенной коробкой. Но при долгом отсутствии собака забывает, под какой именно коробкой спрятана приманка, или вообще забывает об этом факте. Сравнительная оценка результатов эксперимента позволяет уточнить психофизиологические свойства отдельных особей собак, породы и вида в целом.

Кроме этих экспериментов, можно разработать ряд других, пригодных для использования в обычных условиях городской квартиры, парка, сада. Полученные числовые данные позволяют наполнить текст курсовой или дипломной работы по этологии не только словесным описанием наблюдений, но и интересными статистическими расчетами, графиками, диаграммами.

O.A. Kornilova, S.M. Tugin

Some experiments on comparative studying behaviour of dogs

Участие студентов и школьников в изучении поведения птиц

Во всем мире существует практика привлечения к орнитологическим наблюдениям простых жителей городов и сел. В некоторых городах нашей страны принято обращаться за помощью к школьникам и студентам при массовых обследованиях орнитофауны, особенно в период сезонных миграций птиц. Вместе с тем, заслуживают внимания самостоятельные работы учащихся по изучению поведения определенной группы или вида птиц, которые проводятся на протяжении нескольких лет.

Так, например, студентами факультета биологии РГПУ им. А.И.Герцена были проведены интересные работы по обследованию зимующих в городе крякв, по их численности и пространственному распределению в разные периоды зимнего сезона. Результаты этого исследования были переданы орнитологам Зоологического института РАН.

Регулярно проводятся наблюдения за гнездовым поведением серой вороны в разных районах Санкт-Петербурга. Были выяснены интересные тенденции по выбору птицами для гнездования деревьев определенного вида и высоты. Поведение других видов городских птиц также является частым объектом для выполнения курсовых и дипломных работ студентов.

Особое место в научных исследованиях студентов биофака и геофака занимают наблюдения за поведением птиц на полевых практиках. Накоплены многолетние данные по весеннему прилету, гнездованию, питанию птиц в окрестностях географической станции "Железо" и биологической станции в пос. Вырица Ленинградской области.

Участие школьников и студентов в подобной исследовательской работе формирует у них полезные навыки наблюдений, а также обеспечивает знание местной орнитофауны.

О.А. Kornilova, S.M. Tugin

Participation of students in studying behaviour of birds

СОДЕРЖАНИЕ

<i>В.Ф. Шуйский, Т.В. Максимова</i> Влияние первичной продукции планктона на скорость роста личинок хирономид (<i>Chironomidae: Diptera</i>) с фильтрационным типом питания (на примере <i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg.)	3
<i>П.В. Озерский</i> Акустический мониторинг – перспективный подход к контролю состояния наземных экосистем	12
<i>О.А. Корнилова</i> Эндобионтные инфузории млекопитающих	21
<i>С.С. Рябова, Т.А. Иудина</i> Эколого-фаунистическая характеристика почвенных протистов прикорневой зоны ячменя	79
<i>А.В. Аванесян, И.С. Потапова</i> Антропогенное влияние на общее состояние пресноводного биоценоза	87
<i>Е.Е. Прохорова</i> Основные подходы к изучению генетических основ резистентности гастропод	91
<i>Л.В. Иванова, А.А. Дзюбина</i> Предварительные данные о пресноводных губках Или-Балхашского бассейна	102
<i>П.С. Горбунов, А.А. Медведева</i> Морфологический анализ клеточного состава гемолимфы шмелей <i>Vombus terrestris</i>	108
<i>Н.С. Серпокрыл</i> О постэмбриогенезе болотной камышевки (<i>Acrocephalus palustris</i> Vechst., 1798)	114
<i>Е.Ю. Зуева</i> Коммуникация в группе лемурув Ленинградского зоопарка	126
<i>П.В. Озерский</i> О концепции экологической ниши Хатчинсона: противоречие и путь его устранения	137
<i>О.А. Корнилова, С.М. Тугин</i> Постановка некоторых экспериментов по сравнительному изучению поведения домашних собак	147
<i>О.А. Корнилова, С.М. Тугин</i> Участие студентов и школьников в изучении поведения птиц	149

**Авторы
научных статей сборника
«Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных»**

1. Аванесян А.В. – к.б.н., доцент кафедры зоологии РГПУ (Санкт-Петербург); alina-a@mail.ru
2. Горбунов П.С. – к.б.н., доцент кафедры зоологии РГПУ (Санкт-Петербург); pgorbunov@rambler.ru
3. Зуева Е.Ю. – студентка 5 курса факультета биологии РГПУ (Санкт-Петербург)
4. Иванова Л.В. – к.б.н., доцент кафедры зоологии РГПУ (Санкт-Петербург)
5. Иудина Т.А. – к.б.н., доцент кафедры зоологии РГПУ (Санкт-Петербург)
6. Корнилова О.А. – к.б.н., доцент кафедры зоологии РГПУ (Санкт-Петербург); quail2004@rambler.ru
7. Медведева А.А. – магистрант кафедры зоологии РГПУ (Санкт-Петербург)
8. Озерский П.В. – к.б.н., доцент кафедры зоологии РГПУ (Санкт-Петербург); ozerski@list.ru
9. Прохорова Е.Е. – ассистент кафедры зоологии РГПУ (Санкт-Петербург)
10. Рябова С.С. – методист ДДТ Московского района (Санкт-Петербург)
11. Серпокрыл Н.С. – к.б.н., доцент кафедры зоологии РГПУ (Санкт-Петербург)
12. Шуйский В.Ф. – д.б.н., профессор кафедры зоологии РГПУ (Санкт-Петербург)

Научное издание

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ**

Научные труды кафедры зоологии
РГПУ им. А.И.Герцена

ВЫПУСК 6

Научный редактор М.А.Гвоздев
Технический редактор П.С.Горбунов

Лицензия ИД № 01957 от 05.06.2000

Подписано в печать 01.12.06. Формат 60x88 1/16
Бумага офсетная. Печать оперативная.
Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л. 9.4
Тираж 500 экз. Заказ

ООО «ТЕССА»
190121, Санкт-Петербург, Английский пр., 2

Отпечатано в типографии РГПУ им. А.И.Герцена
СПб, наб. реки Мойки, 48