

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ имени А.И.ГЕРЦЕНА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ

Научные труды кафедры зоологии

Выпуск 9

Санкт-Петербург
2009

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 9 // СПб: ТЕССА, 2009. – 98 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, магистрантов 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:

Г.Л. Атаев, П.С. Горбунов, Д.О. Елисеев, П.В. Озерский

ISBN 5-94086-027-3

© Авторы, 2009

ПАМЯТИ КСЕНИИ МИРОНОВНЫ СУХАНОВОЙ



Суханова Ксения Мироновна
(1909-2002)

В 2009 году исполняется 90 лет со дня рождения заслуженного деятеля науки Российской Федерации, профессора, доктора биологических наук **Ксении Мироновне СУХАНОВОЙ**.

Ксения Мироновна Суханова – видный ученый, биолог и методист, компетентный организатор науки, внесший весомый вклад в развитие народного образования. Во многом ее судьба переплелась с историей факультета биологии и кафедры зоологии, она знала и работала с теми, кто участвовал в их становлении, ей довелось учиться и работать с ними.

Еще в школе Ксения Мироновна стала интересоваться биологией. Сразу после окончания школы, в 1936 году, она поступила на факультет естествознания (ныне факультет биологии) Ленинградского государственного педагогического института им. А.И. Герцена (ныне РГПУ им. А.И. Герцена). Тогда на факультете работали такие известные ученые-педагоги, как А.А. Стрелков, Е.М. Хейсин, Ю.И. Полянский. Она слушала их лекции, сдавала им экзамены.

Кафедру зоологии педагогического института в это время возглавлял ученик В.А. Догеля – профессор (впоследствии член-корреспондент Академии Наук) Юрий Иванович Полянской. Благодаря его активному участию учебная и научная деятельность кафедры зоологии в течение 30-х годов развивалась весьма интенсивно. В учебный план были введены новые предметы: генетика, эмбриология, зоогеография, спецкурсы зоологического профиля. Под руководством А.А. Стрелкова работал зоологический кружок, на базе которого студенты выполняли научные исследования, выступали с докладами, занимались в лабораториях кафедры, осваивали программу большого практикума по зоологии. На кафедре зоологии в 1932 г. была открыта аспирантура для подготовки молодых специалистов – будущих преподавателей высших учебных заведений. С 1937 г. в поселке Вырица Ленинградской области начала функционировать биологическая станция, и полевая практика по зоологии, генетике, ботанике и другим предметам биологического цикла прочно вошла в качестве важного звена в подготовку учителя биологии.

По окончании учебы в ЛГПИ им. А.И. Герцена, в 1940 г., К.М. Суханова по предложению Ю.И. Полянского поступила в аспирантуру. Однако с началом Великой Отечественной войны занятия в аспирантуре были прекращены. Будучи в эвакуации в городе Кирове, в годы войны Ксения Мироновна работала в Военно-Морской медицинской академии старшим лаборантом кафедры военно-морской гигиены.

После войны, в 1946 году, она вернулась на должность ассистента в ЛГПИ им. А.И. Герцена на кафедру зоологии и дарвинизма. Однако в результате трагических для отечественной биологии событий 1948 г., после того как Ю.И. Полянский, причисленный И.И. Презентом на августовской сессии ВАСХНИЛ к

лидерам «менделизма-морганизма», был освобождён от работы «как проводивший активную борьбу против мичуринцев и мичуринского учения и не обеспечивший воспитания советской молодёжи в духе передовой мичуринской биологии», К.М. Сухановой пришлось в числе других сотрудников кафедры оставить работу. Лишь в 1950 году, когда заведующим кафедрой зоологии и дарвинизма стал С.В. Герд, Ксения Мироновна смогла вернуться на кафедру и продолжить свою педагогическую деятельность, став ассистентом, а затем старшим преподавателем и доцентом.

1955 год стал переломным моментом в судьбе К.М. Сухановой. Был организован институт Цитологии АН СССР, и заведующим лабораторией цитологии одноклеточных организмов в нем стал Ю.И. Полянский. Он пригласил К.М. Суханову на работу к себе в лабораторию, и она не могла отказать своему учителю, хотя очень не хотела покинуть свою кафедру. В ЦИНе она проработала до 1976 г., пройдя путь от старшего научного сотрудника до заместителя директора института по научной работе. Плодотворная и многогранная деятельность К.М. Сухановой неоднократно поощрялась руководством института Цитологии, о чем свидетельствуют многочисленные записи в трудовой книжке, хотя сама она вспоминала, что административная работа ее особо не прельщала. Все эти годы Ксения Мироновна не прерывала связей с факультетом и кафедрой зоологии нашего университета. Она преподавала цитологию и зоологию беспозвоночных на ФПК, участвовала во всех мероприятиях кафедры, была членом Совета по защите диссертаций.

С 1976 года К.М. Суханова возобновила работу на кафедре зоологии в полном объеме вплоть до самых последних дней ее жизни.

Вернувшись на кафедру в качестве заведующей, Ксения Мироновна активно включилась в работу. В эти годы сотрудники кафедры проводили научные исследования по нескольким перспективным направлениям, включая генетику (П.Я. Шварцман, Л.В. Бондаренко, Т.Б. Ромашкина), эволюционное учение (З.Ф. Исаченко), паразитологию (М.А. Гвоздев), орнитологию (И.В. Покровская, Н.С. Серпокрьл, И.В. Прокофьева) и др. Активно работал ФПК (до 1992 г.), для преподавателей вузов, аспирантов и студентов ведущие специалисты кафедры читали лекции и проводили семинары по зоологии, генетике, цитологии. В связи с введением в

учебный процесс новой дисциплины цитологии (биологии клетки), К.М. Сухановой в соавторстве (А.С. Трошин, А.Д. Браун, Ю.Б. Вахтин, Л.Н. Жинкин) был написан учебник «Цитология» специально для студентов педагогических институтов.

Более 17 лет (1976–1993) К.М. Суханова возглавляла кафедру зоологии и в качестве заведующей проявила себя как умелый и опытный руководитель, демонстрируя в решении разнообразных научных и педагогических проблем инициативу и творчество, энергию и глубочайшую ответственность, незаурядную эрудицию и человеческую мудрость.



Профессор К.М. Суханова

Научная деятельность К.М. Сухановой была посвящена исследованиям одноклеточных организмов – протистов, изучению их жизненных циклов, особенностям их экологии и эволюции, роли в природе.

Многолетние исследования в 60-е годы были посвящены исследованию температурных адаптаций у эндопаразитических простейших амфибий в связи с особенностями их экологии и жизненного цикла (Температурные адаптации у простейших, 1968).

В 80-е годы ее исследования (совместно с сотрудниками одной из станций аэрации в Старом Петергофе) были посвящены выяснению

значения простейших в биологической очистке сточных вод города и показана та огромная роль, которая принадлежит гетеротрофным протистам (амебы, жгутиконосцы, инфузории) и бактериям в биологической очистке сточных вод в аэротенках (Фауна аэротенков, 1984).

В 90-х годах К.М. Суханова много уделяла внимания исследованию жизненных циклов раковинных корненожек микробиоты почвы леса Ленинградской области



Профессор К.М. Суханова и доцент Т.А.Иудина

Благодаря ей все проводимые на кафедре научные исследования получили определенную экологическую направленность. К.М. Суханова уделяла много внимания научной работе со студентами, руководила их курсовыми и дипломными работами. Это был всегда внимательный и чуткий руководитель, который всегда пользовался огромным уважением и авторитетом среди студентов и сотрудников факультета.

Будучи членом двух диссертационных советов, К.М. Суханова принимала активное участие в подготовке и аттестации научно-педагогических кадров России. За годы работы на кафедре зоологии успешно защитились 20 ее аспирантов и 5 докторантов, многие из них заведуют ныне кафедрами вузов ряда городов России (Абакана, Кызыла, Махачкалы, Читы, Хабаровска и др.) и стран ближнего зарубежья (Литвы, Латвии). Сегодня на кафедре зоологии успешно

работают ее ученики: проф. О.А. Корнилова, доц. П.С. Горбунов, доц. Т.А. Иудина, ст. преп. О.М. Баранова.



Профессор Суханова Ксения Мироновна и ее ученики
(Лапрун Т.А., Иудина Т.А., Горбунов П.С., Баранова О.М.)

Список научных и учебно-методических трудов К.М. Сухановой, изданных в академических и зарубежных издательствах, в сборниках научных трудов, учебниках и учебных пособиях, насчитывает свыше 130 публикаций.

Особо следует отметить то, что К.М. Суханова была одним из авторов школьного учебника «Общая биология», вышедшего в 1966 году и выдержавшего двадцать шесть изданий. Авторы, крупные специалисты в различных областях (профессора А.Д. Браун, Н.М. Верзилин, А.С. Данилевский, Л.Н. Жинкин, К.М. Суханова и доцент В.М. Корсунская), понимали, что «общая биология» – название школьной учебной дисциплины, а не раздела науки. Поэтому они построили книгу как сборник вводных очерков по эволюционной теории, биологии развития, цитологии, биохимии, экологии, генетике и селекции, сознательно придав всем разделам высокую степень «автономности».

Делать новое дело всегда нелегко, а результаты становятся видны со временем. Это в полной мере относится и к школьным учебникам, особенно к тем, судьба которых успешно состоялась.

Поэтому теперь, когда знаменитый учебник стал историей, уже никакого значения не имеют ни шероховатости в главе «Эволюционное учение», ни необычная для отечественной генетической литературы «моргановская» нумерация законов Менделя, ни некоторая устарелость, с современной точки зрения, главы по эмбриологии. Главное заключается в другом. По этой книге учились десятки миллионов людей. В их числе абсолютно все, кто сейчас занимается биологией в России, и тысячи биологов, которые ныне живут и работают в других государствах. Учебник продержался в отечественной средней школе до середины 1990-х годов. Он был переведен на французский, испанский и португальский языки, языки всех республик бывшего СССР. Суммарный тираж этого уникального произведения измеряется десятками миллионов экземпляров. Книга прекратила свое активное существование в школе только со смертью последнего члена авторского коллектива – профессора К.М. Сухановой.



Обложка школьного учебника «Общая биология» (1970)

К.М. Суханова является одним из авторов первой части первого тома долгожданного издания, названного «Протисты: Руководство по зоологии» (2000). Книга сочетает в себе черты нескольких жанров: научной монографии, в которой наряду со

сведениями, почерпнутыми из разных источников, приводятся оригинальные результаты; справочника с обширным списком литературы; учебного пособия для студентов и преподавателей вузов. Во всех этих жанрах книга выглядит как выдающееся достижение российской науки.

В 1993 г. К.М. Суханова передает руководство кафедрой зоологии доценту М.А. Гвоздеву. В это время, именно в начале 90-х годов XX в. учебный процесс кафедры и факультета в целом претерпевает серьезные изменения в связи с организацией института естествознания. В учебном плане появляются новые дисциплины, входящие в систему подготовки бакалавров и магистров. К.М.Суханова с преподавателями кафедры (М.А. Гвоздев, П.С. Горбунов, Т.А. Иудина, Т.Б. Ромашкина, Н.С. Серпоккрыл и др.) активно включается в работу над созданием программ новых учебных курсов, над организацией нового учебного процесса. Она успешно разрабатывает программы и внедряет в учебный процесс учебные дисциплины «История биологии» и «Общая биология» для студентов I и II курсов института естествознания.

Многогранная и плодотворная деятельность принесла К.М. Сухановой широкую известность и заслуженный авторитет среди специалистов – биологов и педагогов – в нашей стране и за рубежом. В 1998 г. ей было присвоено почетное звание «Заслуженный деятель науки Российской Федерации».

Биология сегодня – одна из наиболее развивающихся наук. К.М. Суханова постоянно работала над тем, чтобы больше знать, получать новые знания и включать их в учебные курсы. Благодаря блестящей памяти, широкой эрудиции, природному умению легко и доступно излагать материал, Ксения Мироновна читала неповторимые лекции.

У подавляющего большинства людей, которые сталкивались с ней на своем жизненном пути, К.М. Суханова оставила неизгладимый след в душе и в памяти.

Всею своею жизнью Ксения Мироновна Суханова показывала нам, каким должен быть настоящий Ученый и настоящий Гражданин. Светлая память о ней будет жить в ее многочисленных научных и научно-методических трудах и в сердцах всех, кому повезло знать этого яркого, целостного, безгранично талантливого, безгранично честного, безгранично порядочного Человека.

О СТРУКТУРЕ ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ И МЕСТЕ В НЕЙ ДЛЯ АУТЭКОЛОГИИ

В настоящей работе под экологией понимается раздел биологии, предметом которого являются биосистемы, относящиеся к надорганизменным уровням организации живого. Такая точка зрения не является оригинальной, она была сформулирована русским зоологом и экологом Н. П. Наумовым еще в 1973 г. Близок к ней был и Ю. Одум, рассматривавший экологию как интегрированную дисциплину, выходящую за рамки биологии, но, в то же время, писавший: «Экология изучает главным образом <...> системы выше уровня организма» (Odum, 1983, цит. по: Одум, 1986, с. 14) («Ecology is concerned largely with <...> the levels beyond that of the organism», Odum, 1953, с. 6). Из относительно недавних публикаций, в которых разделяется этот подход, следует назвать, например, учебное пособие для студентов-биологов Е. А. Нинбурга (2005), учеником которого много лет назад имел счастье быть автор настоящей работы. Возможно, это обстоятельство повлияло на принятую в ней трактовку науки экологии, однако последовательное руководство этой трактовкой, как представляется, не только не породило каких-либо трудностей, но, напротив, помогло упорядочить рассматриваемые здесь понятия и явления.

В то же время, следует иметь в виду, что принимаемое в настоящей работе понимание экологии не является не только единственной, но даже и господствующей точкой зрения на предмет этой науки. Прежде всего, широко распространена, в различных вариантах, трактовка экологии как науки, изучающей взаимоотношения между организмами и средой, в которой они существуют. Восходит она к самому первому определению экологии, данному Э. Геккелем¹, и поддерживается, например, в

¹ Naesckel, 1866a, с. 8-9: «Распространяя понятие биологии на этот самый всеохватывающий и самый широкий объем, мы исключаем узкий и ограниченный смысл, в котором часто (особенно в энтомологии) биологию смешивают с экологией, с наукой об экономии, об образе жизни, о внешних жизненных связях организмов друг с другом и т. д.» («Indem wir den Begriff der Biologie auf diesen umfassendsten und weitesten Umfang ausdehnen, schliessen wir den engen und

фундаментальных пособиях М. Бигона, Дж. Харпера и К. Таунсенда (Begon et al., 1986, цит. по: Бигон и др., 1989; Begon et al., 2006). Следует, однако, иметь в виду, что во времена Геккеля еще не существовало ни теории систем, ни представления о популяциях и биоценозах, ни концепции экосистемы, ни учений о биогеоценозе и биосфере. Последующее развитие наших знаний и представлений о живой природе неминуемо сделало геккелево определение экологии архаичным. В этом отношении понимание предмета экологии согласно Наумову значительно лучше соответствует современным представлениям об организации живой материи.

Важно заметить, однако, что принятие точки зрения Наумова на предмет экологии оставляет за рамками этой науки изучение организмов (особей) как таковых. На первый взгляд, это может показаться странным и даже ошибочным, особенно – в свете только что приведенного геккелева определения экологии. Кроме того, в руководствах и справочниках по экологии широко распространен взгляд на один из традиционно выделяемых в этой науке разделов, аутоэкологию, как на «экологию особи» (в лучшем случае – «экологию особи и вида», «экологию особи и популяции») – например, в отечественных публикациях он в той или иной мере представлен у Б. М. Миркина и Г. С. Розенберга (1983, с. 15-16: «раздел экологии, посвященный изучению видовых особенностей реагирования организмов (индивидуумов или популяций) на факторы среды и “образу жизни” популяций»), у Н. Ф. Реймерса (1990, с. 33: «экологическая дисциплина, изучающая взаимоотношения организма (вида, особи) с окружающей его средой»), у А. К. Бродского (1996, с. 12: «Взаимоотношение особей или групп особей того или иного вида с условиями среды составляет предмет <...> аутоэкологии»), в зарубежных – у Ю. Одума (Odum, 1953, с. 8: «Autecology deals with the study of the individual organism or an individual species»; Odum, 1971,

beschränkten Sinn aus, in welchem man häufig (insbesondere in der Entomologie) die Biologie mit der Oecologie verwechselt, mit der Wissenschaft von der Oeconomie, von der Lebensweise, von den äusseren Lebensbeziehungen der Organismen zu einander etc.»). Haeckel, 1866b, с. 286: «Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организма с окружающим внешним миром, куда мы можем причислить все “условия существования” в широком смысле» («Unter Oecologie verstehen wir die gesammte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle “Existenz-Bedingungen” rechnen können»).

цит. по: Одум, 1975, с. 13: «Аутэкология изучает организмы или отдельные виды»), у Р. Риклефса (Ricklefs, 1976, цит. по: Риклефс, 1979, с. 10: «аутэкология изучала организм со всем тем, что его окружает»). В действительности, однако, никакого противоречия здесь нет. Геккель, вводя термин «экология», рассматривал эту науку как особый раздел физиологии, «физиологию обменных отношений организмов с окружающим миром и друг с другом» («die Physiologie der Wechselbeziehungen der Organismen zur Aussenwelt und zu einander», Haeckel, 1866b, с. 236). В настоящее же время экологию в составе физиологии никто не рассматривает², при этом под последней понимают науку о функционировании и регуляции биосистем организменного и более низких уровней организации. Как нетрудно видеть, изучение внутренних механизмов, имеющих у организма и регулирующих его взаимоотношения с окружающей его средой (происходящие в форме обмена веществом, энергией и информацией) вполне вмещается в круг задач, решаемых физиологией в ее современном понимании. При этом вполне правомочным представляется выделение в рамках науки физиологии такого раздела, как экологическая физиология, предметом которой являются функции организма и составляющих его систем, ответственных за взаимодействия с окружающей организм средой и, таким образом, участвующих в формировании и функционировании надорганизменных биосистем. В то же время, если изучаются не только внутренние механизмы, свойственные организму, но и

² Интересно, что точка зрения Геккеля, согласно которой экологию следует считать разделом физиологии, впоследствии, уже в начале XX века, разделялась одним из классиков экологии, американским исследователем В. Шелфордом. «Экология, – писал Шелфорд, – это та часть физиологии, которая изучает организм как единое целое, его общие жизненные процессы, в отличие от более частной физиологии органов, и которая также рассматривает организм в его специфических взаимоотношениях с обычной для него окружающей средой» («ecology is that branch of general physiology which deals with the organism as a whole, with its general life processes, as distinguished from the more special physiology of organs <...>, and which also considers the organism with particular reference to its usual environment», Shelford, 1913, с. 1). Уже на новом уровне представление о родстве между физиологией и экологией возродилось в концепции Геи Дж. Лавлока (Lovelock, 1979).

обратные связи, имеющиеся между организмом и средой его обитания, то предметом такого исследования оказывается уже не организм как таковой, а надорганизменная биосистема, включающая в себя этот организм и окружающую его среду. При этом нельзя забывать, что надорганизменные биосистемы, как и всякие системы, обладают эмерджентностью, то есть их свойства не сводимы к свойствам составляющих их элементов (в данном случае – организмов). По-видимому, именно здесь и проходит тонкая грань между экологической физиологией и собственно экологией.

Определив предмет экологии (надорганизменные биосистемы), было бы целесообразно охарактеризовать структуру этой науки. Необходимо заметить, что объем и содержание традиционно выделяемых разделов экологии – аутэкологии, демэкологии и синэкологии – различными авторами понимаются по-разному, а в зависимости от этого разными оказываются и принципы выделения этих разделов. Как представляется, подробный анализ предметов и объема двух последних из них выходит за рамки задач настоящей работы, и, в то же время, требует привлечения обширного исторического материала, отражающего развитие представлений о предмете и структуре экологии. Поэтому соотношение между предлагаемым в настоящей работе структурированием экологии и местами, отведенными в этой науке для дем- и синэкологии, далее здесь обсуждаться не будет, а эти разделы будут пониматься в

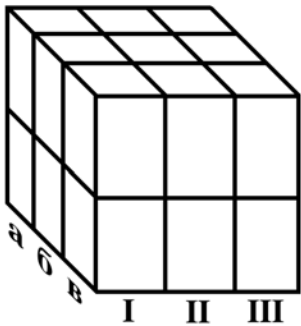


Рис. 1. Схематическая модель структуры теоретической экологии.
Пояснения в тексте

традиционном смысле – соответственно, как наука о структуре и динамике популяций и наука о биоценозах и экосистемах. В то же время, представляется, что очерчивание границ аутэкологии вполне укладывается в круг задач настоящей работы, и, более того, необходимо для их решения.

В настоящей работе для описания структуры экологии в целом предлагается схематическая модель 3-мерного «параллелепипеда $3 \times 2 \times 3$ » (рис. 1), отражающего 3 подхода, 2 системы отсчета и 3 уровня организации надорганизменных биосистем.

Представляется целесообразным выделить три основных подхода, используемых в экологии: I) **аутэкологический**, при котором внимание исследователя сосредоточено на взаимоотношениях между надорганизменной биосистемой и средой, в которой она существует (прежде всего, на характеристиках биосистемы в связи с воздействием на нее этой среды); II) **симфизиологический**³, при котором исследуются структурные и функциональные связи между элементами надорганизменной биосистемы, то есть эта биосистема «изнутри» (в том числе, например, внутри- и межвидовые взаимодействия различных типов); III) **экодинамический**⁴, при котором изучается феноменология пространственно-временных характеристик надорганизменной биосистемы, то есть эта биосистема «снаружи» (например, ее продуктивность, динамика численности и т. п.).

Также представляется целесообразным различать две системы отсчета, используемые в экологии: 1) **демоцентрическую**, при использовании которой за пространственные и временные границы объекта исследования принимаются границы популяции или ее естественного (т.е. обладающего свойствами системы) подразделения⁵; 2) **ценоцентрическую**, при использовании которой за пространственные и временные границы объекта исследования принимаются границы экосистемы или ее биоценоза (которые, как правило, в значительной мере совпадают друг с другом). Различение

³ Термин В. Н. Беклемишева (1951).

⁴ Под экодинамикой в настоящей работе понимается динамика любой надорганизменной биосистемы – предмета изучения науки экологии. В таком понимании она включает в себя, в частности, динамику популяций и динамику экосистем. В экологической и энвайронментологической литературе обычно этот термин, предложенный Э. Голдсмитом (Goldsmith, 1981), понимается в более узком смысле – как динамика экосистем того или иного масштаба, как, например, «глобальная экодинамика» («global ecodynamics») в монографии К. Я. Кондратьева и его соавторов (Konratyev et al., 2006).

⁵ Нередко в аутэкологических работах объектом исследования объявляется вид. В большинстве случаев, однако, при этом фактически речь идет не о виде целиком, а о какой-либо его популяции. Соответственно, систему отсчета, используемую в таких работах, можно считать демоцентрической.

этих систем отсчета актуально, если экологическое исследование рассматривает одновременно экосистемы и вовлеченные в их структуру популяции. В общем случае, пространственные и временные границы экосистемы и популяции при этом могут не совпадать (обзор: Арнольди, Арнольди, 1963). При этом в случае использования деоцентрической системы отсчета популяция рассматривается целиком, а экосистема (или экосистемы) – той частью (или частями), где присутствует эта популяция. Например, деоцентрической системе отсчета соответствует широко используемое в отечественных зоологических работах понятие станции как «части среды обитания, населенной популяцией данного вида» (К. В. Беклемишев, 1969, с. 7). В качестве же примера использования ценоцентрической системы отсчета можно привести понятие ценопопуляции, под которой в экологии растений понимается «совокупность особей одного вида в пределах фитоценоза» (Миркин, Розенберг, 1983, с. 122). Как представляется, это понятие может успешно применяться не только к растениям, но и к представителям других царств живой природы, в том числе и к животным. В последнем случае ценоцентрическая природа понятия ценопопуляции проявляется особенно отчетливо. Если у растений, как у форм, в целом, мало способных к переселению, ценопопуляции еще могут проявлять свойства более или менее целостных, в том числе в генетическом отношении, внутривидовых группировок, аналогичных демам у животных (обзор: Яблоков, 1987), – и то, эта целостность имеет сильную обратную зависимость от выраженности у этих растений эксплерентных свойств – то у подвижных животных границы между экосистемами и популяциями (или даже обособленными внутривидовыми группировками) могут не совпадать совершенно. В то же время, ценопопуляция таких подвижных животных, не будучи реально обособленной частью популяции и не обладая свойствами целостной системы, выступает как полноценный компонент биоценоза и экосистемы, как структурной, так и с функциональной точки зрения.

Наконец, третье измерение «параллелепипеда $3 \times 2 \times 3$ » соответствует трем уровням организации надорганизменных биосистем: а) популяционному; б) экосистемному; в) биосферному. Важно заметить, что в экологических исследованиях системы отсчета и изучаемые уровни организации биосистем вовсе не обязательно

должны совпадать: например, объектом изучения могут быть ценопопуляции, при этом изучаемым уровнем организации оказывается популяционный, а системой отсчета – ценоцентрическая. Наоборот, при изучении стадий, свойственных тому или иному биологическому виду, объект исследования соответствует экосистемному уровню организации, а система отсчета является деоцентрической.

Как видно из рис. 1, в экологических исследованиях возможны различные сочетания подходов, систем отсчета и изучаемых уровней организации надорганизменных биосистем, при этом одни из этих сочетаний достаточно распространены, другие же редки. Например, аутоэкологический подход по отношению к биосферному уровню организации может показаться чем-то экзотичным – хотя время от времени в науке возникают задачи исследования последствий воздействия на всю биосферу внешних по отношению к ней явлений, например, космической природы: достаточно вспомнить «метеоритную» гипотезу, претендующую на объяснение радикальной смены биоты нашей планеты на рубеже мезозоя и кайнозоя (обзор: Smit, 1990).

Исходя из изложенного, можно обозначить место аутоэкологии в структуре науки экологии следующим образом. **Под аутоэкологией в настоящей работе понимается раздел экологии, изучающий закономерности взаимоотношений всякой надорганизменной биосистемы со средой ее существования.** Такое понимание аутоэкологии нуждается в некоторых пояснениях. Прежде всего, вслед за Е. А. Нинбургом (2005), необходимо заметить, что аутоэкология – это не «экология особи». Особями экология занимается лишь в той мере, в какой они являются элементами надорганизменных биосистем. При этом, однако, изучение внутреннего устройства системы особь–среда как таковой (а не отдельных ее элементов) уже плохо вписывается в рамки собственно аутоэкологического подхода и соответствует скорее подходу симфизиологическому. Более того, как представляется, аутоэкология – это не обязательно и наука о популяциях. Объектом аутоэкологического исследования может быть всякая надорганизменная (в том числе, и многовидовая) биосистема, как единое целое взаимодействующая с факторами окружающей ее среды. Такие базовые аутоэкологические понятия, как действие экологического фактора, диапазон толерантности, экологический

оптимум, вполне применимы, например, к симбиотическим системам в самом широком смысле, в том числе к консорциям, а с определенными оговорками – также и к другим типам мероценозов и к целым биоценозам и экосистемам. Так, последствия воздействия внешних (прежде всего, антропогенных) факторов на экосистемы часто изучаются в исследованиях прикладного, в том числе природоохранного, характера (примером такой работы может послужить книга В. Ф. Шуйского и его соавторов (2004), в которой с широким привлечением аутэкологических понятий обосновываются методические подходы и математический аппарат для оценки состояния пресноводных экосистем на основании характеристик мероценозов макрозообентоса). Часто объектами исследования в подобных работах оказываются таксоцены – совокупности организмов, входящих в состав одного биоценоза и близких друг к другу с точки зрения систематического положения (Chodorowski, 1959⁶; К. В. Беклемишев, 1963, 1969; Жерихин, 1994; Седельников, Сергеев, 2004; Нинбург, 2005)⁷. Например, как в той или иной мере

⁶ Термин «таксоцен» («taxocene») был введен в науку в указанной статье польского эколога А. Ходоровского, в том же значении, в каком он используется в настоящей работе. Обсуждая структуру озерного биоценоза, автор термина писал: «Мы понимаем под таксоценами все так называемые ассоциации определенных систематических групп» («We mean by taxocenes all so called associations of particular systematic groups», с. 53).

⁷ Таксоцен нельзя рассматривать как вид мероценоза, так как его «единство» в рамках биоценоза и экосистемы, в общем случае, не является ни функциональным, ни структурным, оно лишь мнимое, обусловленное возможностями или удобством работы специалистов-систематиков, определяющих виды. Хотя члены одного таксоцена и могут обладать в той или иной степени выраженным экологическим сходством друг с другом, унаследованным от общего предка, сходство это, во-первых, может не распространяться на всех членов таксоцена и, во-вторых, может быть не большим, чем сходство с представителями других систематических групп, представленных в данном биоценозе. В то же время, таксоцен может рассматриваться как выборочная совокупность, на основании свойств которой могут оцениваться те или иные свойства биоценоза в целом, – хотя вопрос о репрезентативности и, соответственно, о пригодности для этих оценок такой выборочной совокупности в каждом случае должен решаться отдельно.

аутэкологические исследования таксоценов можно рассматривать такие работы, как «Влияние удобрений на продуктивность агроценоза и микробное сообщество серых лесных почв» (Селиверстова, 2009) (в которой, в частности, изучалось влияние органических и минеральных удобрений и климатических факторов на микробное сообщество почвы, в том числе на его видовой состав и соотношение между обилиями составляющих его видов микроорганизмов), «Антропогенное влияние на общее состояние пресноводного биоценоза» (Аванесян, Потапова, 2006) (изучалось влияние антропогенных факторов на качественные и количественные характеристики таксоценов моллюсков и насекомых в составе пресноводных биоценозов реки Оредеж в Ленинградской области) или «Влияние факторов среды на плотность личинок веснянок в метаритрале р. Кедровая (юг Дальнего Востока России)» (Тесленко, Холин, 2005) (изучалось влияние таких экологических факторов, как температура воды, скорость течения, глубина потока, количество детрита и листового опада, на качественные и количественные характеристики таксоценов личинок веснянок).

Таким образом, аутэкология выделяется в особый раздел экологии не на основании существования специфического для нее объекта исследования, а в силу существования особого, аутэкологического, подхода. Поэтому, при таком понимании аутэкологии, в ее составе, вопреки мнению, например, А. К. Бродского (1996), невозможно рассматривать демэкологию, если, вслед за ним, понимать под последней раздел экологии, задачей которого является «изучение структуры и динамики численности популяций отдельных видов» (с. 12), по крайней мере – если эти характеристики популяций рассматриваются безотносительно внешних факторов, их определяющих (если же эти факторы принимаются в исследовании во внимание, то работа должна расцениваться как одновременно и дем-, и аутэкологическая).

Литература

Аванесян А.В., Потапова И.С. 2006. Антропогенное влияние на общее состояние пресноводного биоценоза. В сб.: Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научн. тр. каф. зоологии. Вып. 6. СПб.: Тесса. с. 87-90.

- Арнольди К.В., Арнольди Л.В. 1963. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме. Зоол. журн. Т. 42. с. 161-183.
- Беклемишев К.В. 1963. Усовершенствование гидробиологической терминологии; работы Андрея Ходоровского по водной биоценологии. Океанология. Т. 3. № 1. с. 186-187.
- Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 289 с.
- Беклемишев В.Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 56. № 5. с. 3-30.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т 1. 667 с. Т.2. 477 с.
- Бродский А.К. 1996. Краткий курс общей экологии. СПб.: ДЕАН+АДИА-М. 164 с.
- Жерихин В.В. 1994. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей. В кн.: Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра. с. 13-20.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука. 136 с.
- Наумов Н.П. 1973. Теоретические основы и принципы экологии. В сб.: Современные проблемы экологии (доклады). М.: изд-во Моск. ун-та. с. 3-20.
- Нинбург Е.А. 2005. Введение в общую экологию (подходы и методы). М.: Товарищество научных изданий КМК. 138 с.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 742 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир. 376 с.
- Реймерс Н.Ф. 1990. Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль. 637 с.
- Риклефс Р. 1979. Основы общей экологии. М.: Мир. 424 с.
- Седельников В.П., Сергеев М.Г. 2004. Пространственно-временная структура и иерархия биоразнообразия: опыт формализации понятийно-терминологического аппарата. Сибирский экологический журнал. Т. 11. № 5. с. 589-598.
- Селиверстова О.М. 2009. Влияние удобрений на продуктивность агроценоза и микробное сообщество серых лесных почв. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М. 27 с.
- Тесленко В.А., Холин С.К. 2005. Влияние факторов среды на плотность личинок веснянок в метаритрали р. Кедровая (юг Дальнего Востока России). Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 3. с. 106-112.
- Шуйский В.Ф., Максимова Т.В., Петров Д.С. 2004. Изоболный метод оценки и нормирования многофакторных антропогенных

воздействий на пресноводные экосистемы по состоянию макрозообентоса. СПб.: изд-во МАНЭБ. 304 с.

- Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М.: Высш. школа. 303 с.
- Begon M., Townsend C. R., Harper J.L. 2006. Ecology. From individuals to ecosystems. 4th Ed. Malden—Oxford—Carlton: Blackwell Publishing. 750 p.
- Chodorowski A. 1959. Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. Vol. 6 (19). № 3. p. 33-73.
- Goldsmith E. 1981. Thermodynamics or ecodynamics? *The Ecologist*. Vol. 11. № 4. p. 178-195.
- Haeckel E. 1866a. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Bd. 1. *Allgemeine Anatomie der Organismen*. Berlin: Georg Reimer. 606 S.
- Haeckel E. 1866b. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Bd. 2. *Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*. Berlin: Georg Reimer. 622 S.
- Kondratyev K.Ya., Krapivin V.F., Varotsos C.A. 2006. Natural disasters as interactive components of global ecodynamics. Berlin: Springer. 616 p.
- Lovelock J. 1979. *Gaia. A new look at life on Earth*. Oxford: Oxford University Press. 185 p.
- Odum E. 1953. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia—London: W. B. Saunders Company. 392 p.
- Shelford V.E. 1913. Animal communities in temperate America, as illustrated in the Chicago Region; a study in animal ecology. *Bull. Geogr. Soc. Chicago*. Vol. 5. 362 p.
- Smit J. 1990. Meteorite impact, extinctions and the Cretaceous-Tertiary Boundary. *Geologie en Mijnbouw*. Vol. 69. P. 187-204.

P.V. Ozerski

**About the structure of theoretical ecology
and the place for the autecology in it**

SUMMARY

The relationships between different scientific definitions of ecology are discussed. A concept of «ecological parallelepiped» including three approaches, two readout systems and three levels of organization of life and a new definition of autecology are proposed.

Ю.И. Кружкова

ВЛИЯНИЕ БЛОКИРОВКИ МЕТАМОРФОЗА МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМЫ ЛИЧИНОК ШПОРЦЕВОЙ ЛЯГУШКИ (*Xenopus laevis*) НА РАЗВИТИЕ ПОПЕРЕЧНЫХ ОТРОСТКОВ ИХ ПОЗВОНКОВ

Поперечные отростки позвонков (диапофизы) *Anura* весьма разнообразны по форме и длине. Они четко различаются у представителей разных семейств и даже родов, что позволяет использовать эти признаки в систематике группы (Trueb, 1973). Кроме того, диапофизы различаются и в пределах одного позвоночника. Результаты проведенного ранее исследования нормального развития этих структур у представителей разных видов *Anura* дали основания предположить, что ведущим морфогенетическим фактором, определяющим особенности роста и разнообразие формы дефинитивных поперечных отростков является метаморфоз мышечной системы личинок (Кружкова, 2006). Во время метаморфоза под действием повышенной концентрации тироидных гормонов (ТГ) происходит расширение межмиомерных (септальных) пространств и разрушение волокон самих миомеров. Первое событие является необходимым условием для роста диапофиза в длину, второе – влияет на конфигурацию пространства, в котором развивается отросток и, соответственно, на форму будущего диапофиза. Было показано, что сдвиги во времени закладки и роста поперечных отростков относительно метаморфоза определяют разницу в форме и величине последних у разных видов, а также их изменчивость у особей одного вида.

Целью настоящей работы является экспериментальная проверка наличия влияния мышечных перестроек на рост поперечных отростков. Для достижения цели был поставлен эксперимент по содержанию личинок *Xenopus laevis* в растворе тиомочевина (ТМ). Известно, что тиомочевина подавляет синтез гормонов щитовидной железы (Smirnov, Vasil'eva, 2003 и др.). Учитывая это, следовало ожидать, что до тех пор, пока личинки содержатся в ее растворе, их миомеры и септы должны оставаться в неизменном виде. Соответственно, если для нормального роста и развития поперечных отростков (и ребер) позвонков *Anura* действительно необходимы

мышечные перестройки, у личинки любого возраста, содержащейся в ТМ, названные структуры в нормальном, характерном для этих животных виде, должны отсутствовать.

Материал и методы. Часть икры, полученной от одной пары производителей *X. laevis*, была помещена в 0,02% раствор тиомочевины (эксперимент), вторая часть – в чистую водопроводную отстоянную воду (контроль). После вылупления головастики содержались в этих же средах (по 70 экз. в каждой). Один раз в двое суток раствор тиомочевины, в котором содержались личинки, полностью заменялся на новый (той же концентрации). Личинки в контроле выращивались по стандартной методике (Детлаф, Руднева, 1975). Два раза в неделю регистрировались стадии онтогенеза у особей в каждой среде. Стадии развития личинок *Anura* определялись по таблицам нормального развития *X. laevis* (Nieuwkoop, Faber, 1956). В возрасте одного года экспериментальные животные были зафиксированы в формалине и дифференцировано окрашены на хрящ и кость по методике Вассерсуга (Wassersug, 1976). Всего исследовано 40 выращенных в тиомочевине особей. Из контрольных личинок, находящихся на разных стадиях развития (54-66) так же были изготовлены тотальные препараты и составлена серия по развитию (по 3-5 экземпляров на стадию).

Результаты. До 52 стадии личинки в чистой воде (контроль) и в растворе тиомочевины (эксперимент) в обеих средах развивались примерно с одинаковой скоростью (рис. 1). Они достигли этой стадии через двадцать суток после вылупления. С 52 по 57 стадию группа головастиков, которая выращивалась в тиомочевине, проходила в течение восьмидесяти суток, т.е. примерно в четыре раза медленнее, чем контрольная группа.

На 57 (58) стадии развитие внешних признаков (изменение формы головы, туловища, хвоста, передних и задних конечностей) у экспериментальных животных прекратилось. Оставаясь на этой стадии, они прожили еще примерно десять месяцев до момента их фиксации. В возрасте одного года длина тела экспериментальных личинок от кончика морды до кончика хвоста практически не отличалась от длины особей из контроля, зафиксированных на этих же стадиях развития, но в возрасте полутора месяцев.

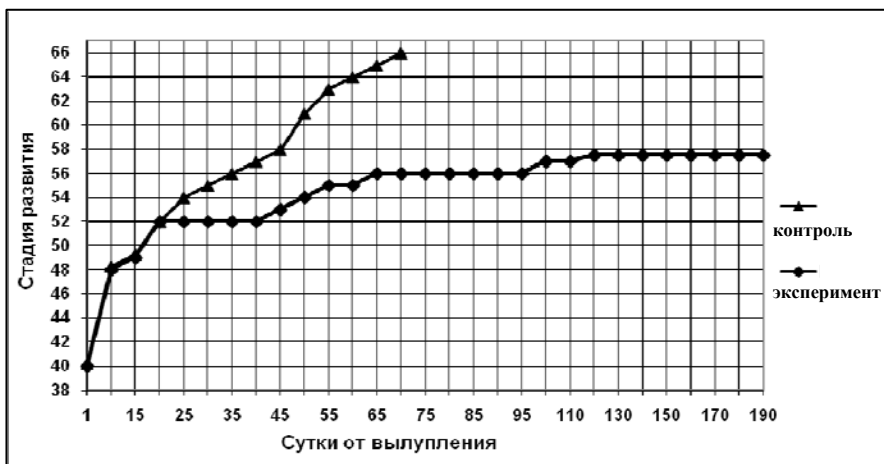


Рис. 1. Динамика развития личинок *X. laevis*, содержащихся в чистой воде (контроль) и в 0,02% растворе тиомочевины (эксперимент)

Строение осевого скелета личинок из контроля (рис. 2а). В позвоночнике много хряща. Тонкая костная манжетка покрывает только тела и восходящие части невральных дуг I-VIII позвонков. Невральные дуги не замкнуты над нервной трубкой. На II-IV позвонках видны хрящевые диапофизы и в этих же септах латеральное - начавшие охрящевевать ребра. На остальных позвонках следов поперечных отростков нет.

Строение осевого скелета личинок из эксперимента (рис. 2б). Тела и невральные дуги позвонков практически полностью покрыты костной манжеткой. Хрящевыми остаются только самые дорсальные участки невральных дуг и кончики зигапофизов. Все дуги кроме первой замкнуты над спинным мозгом. На II-IX позвонках есть зачатки диапофизов в виде очень низких хрящевых бугорков. Ребер нет.

Обсуждение. Согласно литературным данным во время личиночного развития *Anura* наблюдаются 2 резких подъема концентрации тироидных гормонов (ТГ) в плазме крови. Первый из них связан с началом активной работы щитовидной железы и фиксируется примерно на 53-54 стадии развития личинок. Показано, что головастики с удаленной щитовидной железой или с врожденным

ее отсутствием останавливаются в развитии на 53 ± 2 стадии (см. Rot-Nikcevic, Wassersug, 2003).

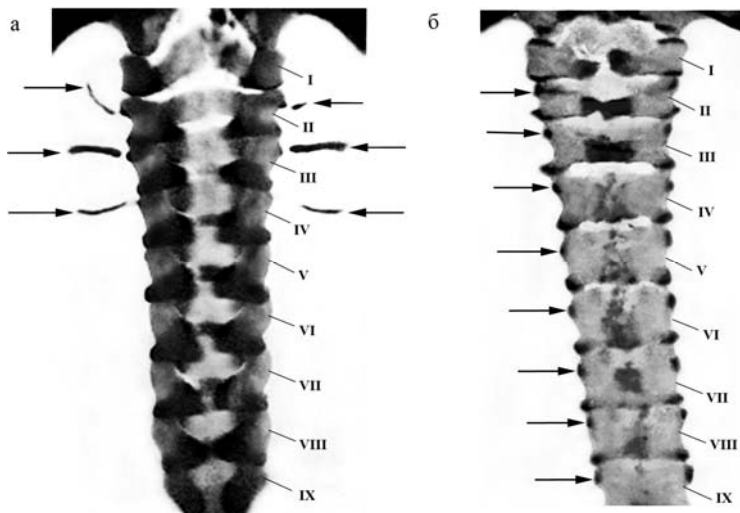


Рис. 2. Структура осевого скелета личинок *Xenopus laevis*, выращенных в воде (контроль - а) и в 0,02% растворе тиомочевины (эксперимент - б); фотографии тотальных просветленных препаратов (вид сверху)

Масштаб не соблюден. Степень развития внешних признаков обеих личинок соответствует 57 стадии. Стрелки указывают на ребра (а) и основания поперечных отростков (б). Римские цифры (I, II, III и т.д.) обозначен порядковый номер позвонка. Светло-серым цветом окрашена костная ткань, черным цветом – хрящевая.

Второй подъем происходит на 57-58 стадии и запускает собственно процесс метаморфоза (Nishikawa, Hayashi, 1994; Nakajima, Yaoita, 2003 и др.). В поставленном мной эксперименте головастики на 52-53 стадиях не прекратили, а лишь замедлили свое развитие по сравнению с контрольной группой (рис. 1). Остановка же развития экспериментальной группы произошла только на стадиях 57-58. Обращает на себя внимание и тот факт, что после остановки развития головастики, содержащиеся в ТМ практически не увеличивались в размерах. В возрасте одного года их длина от кончика морды до кончика хвоста была примерно равна длине личинок из контроля, достигших этих же стадий развития в возрасте 40-45 дней. Приведенные данные говорят о том, что ТМ не полностью блокирует

синтез ТГ, а лишь частично его подавляет. Однако, того уровня ТГ, которое щитовидной железе удастся поддержать в плазме крови личинки при действии ТМ, по-видимому, не достаточно для нормального развития головастика и тем более для запуска процесса метаморфоза. Наши данные относительно действия ТМ на организм амфибий совпадают с данными, полученными Смирновым и Васильевой на материале по Caudata (Smirnov, Vasil'eva, 2001). Эти авторы тоже пришли к выводу о том, что ТМ лишь частично подавляет синтез гормонов.

Невральные дуги и тела позвонков годовалых экспериментальных личинок (рис. 2б), оказались развиты в гораздо большей степени, чем таковые у головастика из контроля (рис. 2а), находящихся на той же стадии (57), но зафиксированных в возрасте сорока дней. При нормальном развитии эти части позвонков принимают такой вид только у закончивших метаморфоз животных (Коваленко, Бордукова, 1995). Тем не менее, у экспериментальных экземпляров нет ребер, которые у личинок из контроля уже на 57 стадии развиты хорошо и представляют собой длинные хрящевые стержни, лежащие в септальном (межмиомерном) пространстве (рис. 2а). Хотя в норме у *X. laevis* закладка разных диапофизов происходит в разное время (Кружкова, 2006) на всех позвонках (II-IX) экспериментальных личинок видны диапофизы, находящиеся на одной, самой начальной, стадии развития (рис. 2б).

Приведенные данные говорят о том, что подавление синтеза тироидного гормона у личинок *X. laevis* практически не влияет на процесс охрящевания и окостенения тел и невральных дуг позвонков, т.е. тех скелетных элементов, чье развитие происходит в пространстве не занятом первичной мускулатурой личинки. Также оно не влияет на процесс закладки оснований поперечных отростков, который тоже идет в пространстве свободном от мышц (между позвоночником и миомерами, Кружкова, 2006). Однако, в отсутствии нужной концентрации тироидных гормонов, т.е. в условиях сохранения целостности личиночной мускулатуры, дальнейший рост поперечных отростков невозможен (или затруднен).

Таким образом, результаты эксперимента подтвердили наше предположение о существенной роли метаморфоза мышечной системы личинок Апуга в развитии диапофизов.

Литература

- Детлаф Т.А., Руднева Т.Б. 1975. Шпорцевая лягушка *Xenopus laevis* Daudin. В сб.: Детлаф Т.А. (ред.). Объекты биологии развития. М.: Наука. с. 392–441.
- Коваленко Е.Е., Бордукова Т.А. 1995. Изменение формы крестца в онтогенезе шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae). Вестн. СПбГУ. Сер. 3. Вып. 2. № 10. с. 18–31.
- Кружкова Ю.И. 2006. Преобразование личиночной мускулатуры и формирование крестца у Anura. Зоол. Журн. Т. 85. № 8. с. 959–970.
- Nakajima K., Yaoita Y. 2003. Dual mechanisms governing muscle cell death in tadpole tail during amphibian metamorphosis. Dev. Dyn. V. 227. № 2. p. 246–255.
- Nieuwkoop P. D., Faber J. 1956. Normal Table of *Xenopus laevis* (Daudin): A systematical and chronological survey of the development from the fertilized egg till the end of metamorphosis. Amsterdam: North-Holland. p. 1–243.
- Nishikawa A, Hayashi H. 1994. Isoform transition of contractile protein related to muscle remodeling with an axial gradient during metamorphosis in *Xenopus laevis* // Dev. Biol. V. 165. p. 86–94.
- Rot-Nikcevic I. and Wassersug R.J. 2003. Tissue sensitivity to thyroid hormone in athyroid *Xenopus laevis* larvae. Develop. Growth Differ. V. 45. p. 321–325.
- Smirnov S.V. and Vassilieva A.B. 2001. The role of thyroid hormones in skull bone development in the ribbed newt *Pleurodeles waltl* (Urodela: Salamandridae). Dokl. Akad. Nauk. V. 379. № 5. p. 715–717.
- Trueb L. 1973. Bones, frogs and evolution. Evolutionary biology of the Anurans. Columbia, Missouri. p. 65–132.
- Wassersug R.J. 1976. Procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. Stain Techn. V. 51. № 2. p. 131–134.

Yu. I. Kruzhkova

The effect of muscle metamorphosis inhibition on the development of diapophyses in Xenopus laevis

SUMMARY

Anuran diapophyses (*processus transversus*) are highly variable structures. That is why this feature of postcranial skeleton is valuable for the systematic of this group. Earlier the comparative analysis of the development of diapophyses in several anuran species has been carried out (Kruzhkova, 2006). The results of this analysis allowed to suggest that the remodeling of larval muscular system during anuran

metamorphosis play the leading role in the arrangement of conditions for the formation of *processus transverses*. The inter- and intraspecific difference in size and shape of these structures were shown to be due to the nonconcurrency of this process and diapophysis development. In order to test these suppositions we raised the tadpoles of *Xenopus laevis* in 0, 02% solution of thiourea in the course of the year. Thiourea inhibited the endogenous synthesis of thyroid hormones and therefore - muscle metamorphosis. The current paper presents the results of this experiment. The experimental larvae stopped their development on Nieuwkoop-Faber developmental stages 57-58 and had been living on these stages for about nine months till fixation. Their trunk and tail muscle remained untouched. The structure and ossification degree of neural arches and vertebrae's bodies of one year old larvae corresponded to postmetamorphosis' stages (in control animals). Whereas diapophysis of all vertebrae were poorly developed (very small cartilaginous knobs) and ribs were absolutely absent. In control (pure water) tadpoles at corresponding developmental stages (57-58) at the age of 40 days had poor ossified vertebrae, half-developed ribs and only three anterior pairs of *processus transverses*. These results allowed to suggest that thyroid hormones inhibition does not affect the development of those structures, which lie in the muscle free space (vertebrae' bodies and neural arches). But it evidently arrests the development of septalies (diapophysis and ribs), which normally grow through the larva' muscle. These data support our hypothesis about the leading role of anuran larval muscle metamorphosis in the diapophysis development.

ВЫЛЕТ ПТЕНЦОВ ПЕНОЧКИ-ТРЕЩОТКИ ИЗ ГНЕЗДА

Пеночка-трещотка (*Phylloscopus sibilatrix* Bechstein, 1793) является обычным наземно-гнездящимся видом воробьиных птиц в Лужском районе Ленинградской области. Однако ростовые параметры птенцов и их поведение при вылете из гнезда мало изучены. Полевые сведения были собраны в июне с 2001 по 2008 год. Под наблюдением находилось 30 гнезд (191 птенец).

При сопоставлении ростовых параметров молодых пеночек-трещоток (в возрасте 12 суток постэмбриогенеза) на момент оставления гнезда с показателями взрослых птиц обнаруживается следующее. Величина массы тела молодых превышает показатели массы тела взрослых птиц. Развитие передней и задней конечности птенцов соответствует параметрам взрослых. Длина клюва молодых пеночек приближается к величине взрослых птиц. Крыло, четвертое первостепенное маховое перо птенцов составляют по длине около 70 % от соответствующих величин взрослых трещоток, длина рулевых перьев молодых достигает примерно 40 % длины хвоста взрослых.

Птенцы покидают гнездо обычно в течение одних суток в светлое время. Первыми в большинстве случаев вылетают птенцы, вылупившиеся раньше остальных, последними оставляют гнездо птенцы, вылупившиеся в выводке позднее всех. Птенец, готовящийся оставить гнездо, находится в непосредственной близости от летка. Затем, издав «пищащий» резкий звук, выпрыгивает из гнезда и отлетает в сторону. Во время полета птенец не набирает большую высоту. В сутки вылета слетки держатся недалеко от гнезда (в радиусе 15–20 метров) на деревьях. Периодически издают короткие, «пищащие» звуки, пересвистываясь между собой и взрослыми птицами, находящимися неподалеку. Иногда птенцы собираются тесной группой втроем на ветке дерева.

S.B. Koroleva

Fledglings wood warbler leave the nest

SUMMARY

In the work field facts about growth parameters of fledglings *Phylloscopus sibilatrix* (Bechstein, 1793) and their behaviour are submitted during the day while wood warbler young birds were leaving the nest in the Leningrad area.

ОТ ПАРАНЕКРОТИЧЕСКОЙ ГИПОТЕЗЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ МУТАЦИЙ М.Е. ЛОБАШЕВА ДО УНИВЕРСАЛЬНОГО КЛЕТОЧНОГО ОТВЕТА НА СТРЕСС

Паранекротическая гипотеза

Все живые организмы находятся в непрерывном взаимодействии с внешней средой. Если те или иные факторы среды (температура, излучение, химические вещества и др.) выходят за пределы физиологической нормы, это может вызвать состояние физиологического стресса, характеризующееся модификацией метаболизма и функционирования генома. Они могут привести к глубоким функциональным нарушениям, затрагивающим важнейшие клеточные структуры и функции. Однако эти нарушения не всегда необратимы, зачастую после окончания стрессорных воздействий клетка способна вернуть исходный метаболизм и целостность. Это свойство живой клетки восстанавливать индуцированные действием стрессорных факторов повреждения важнейших клеточных структур было открыто в 30-е гг. XX века Д.Н. Насоновым. Совокупность обратимых изменений клетки после действия повреждающих факторов была названа им паранекрозом. В основе паранекротической реакции живой протоплазмы лежат обратимые изменения ее белков. Паранекроз характеризует реакцию живой системы на изменения окружающей среды и является выражением одного из основных свойств живого вещества - раздражимости.

На основании этой теории М.Е. Лобашев в 1947 г. выдвинул физиологическую (паранекротическую) гипотезу мутационного процесса, предполагая, что при воздействии внешних факторов в генетических структурах клетки возникают обратимые изменения, которые при восстановлении нормальной жизнедеятельности могут либо вернуться к норме, либо реализоваться в мутации. Он предложил метод последовательного действия двух факторов, один из которых является мутагенным, а второй – модифицирующим действие первого.

На том этапе развития науки эти идеи рассматривались с точки зрения изучения модифицирующего влияния высокой температуры (+37°C) на мутационный процесс, индуцированный рентгеновским

облучением как классическим примером мутагена. Такие исследования долгие годы проводились на кафедре генетики и селекции СПбГУ (ЛГУ) в работах проф. М.М.Тихомировой с соавторами. Было показано, что хотя температура не обладает выраженным мутагенным эффектом, она, действуя после облучения, может значительно усиливать эффект рентгеновского облучения, который оценивали по частоте нерасхождения и потерь половых хромосом дрозофилы.

Система белков теплового шока

После открытия системы генов, экспрессия которых индуцируется тепловым шоком, а затем системы белков, названных белками теплового шока (БТШ) или белками стрессового ответа начался этап изучения роли этих белков в определении теплочувствительности организмов и клеток, в формировании временной устойчивости к тепловому воздействию (термотолерантности) и в обеспечении адаптации организмов к неблагоприятным факторам окружающей среды.

Дальнейшие исследования показали, что БТШ индуцируются при разнообразных стрессорных воздействиях на организм, например, гипертермии, гипоксии, ишемии, воспалении, заражении клеток вирусами, бактериальной инфекции, этанола, действии химических агентов. Подобный ответ на стрессорные воздействия был обнаружен у самых разных организмов, как эукариот, так и прокариот.

Повышенная экспрессия генов БТШ в ответ на гипертермию является универсальным ответом клеток различных организмов от бактерий до человека и непосредственно обуславливает феномен термотолерантности организмов, то есть приобретения клеткой устойчивости к жесткому тепловому воздействию после предварительной обработки более умеренной температурой. Таким образом, БТШ являются одним из основных факторов внутриклеточной адаптации и устойчивости к неблагоприятным воздействиям, включая гипертермию (Javid et al., 2007).

Ответ на повышенную температуру, токсические агенты и любой физиологический стресс универсален и осуществляется через индукцию высоко консервативного набора генов. Ответ на ТШ – охранительный механизм для выживания клеток при действии физиологического стресса. Температура, при которой развивается

ответ на ТШ, зависит от оптимальной температуры развития организма, обычно он проявляется, когда температура превышает оптимальную на 5-6°C.

Первоначально считалось, что при действии ТШ происходит полная остановка синтеза нормальных клеточных белков и синтезируется лишь строго определенный набор белков. Впоследствии было показано, что реакция клетки на ТШ сопровождается коренными изменениями активности всего генома: на фоне резкого уменьшения экспрессии ткане- и стадии-специфичных генов происходит усиление индукции специфической активности ограниченного числа хромосомных локусов.

Во время ТШ резко снижается число молекул РНК, которые транскрибируются, претерпевают процессинг и транспортируются в цитоплазму. Общей чертой ответа на стресс у эукариот является преимущественная трансляция мРНК для БТШ, что позволяет клетке за короткий период продуцировать значительное количество БТШ, необходимых для защиты клетки от повреждений, индуцируемых ТШ. При ТШ происходят стабильные изменения в трансляционном аппарате, обеспечивая предпочтительную трансляцию мРНК стрессовых белков. Снижение уровня синтеза нормальных клеточных белков во время ТШ связано с тем, что темп инициации и элонгации мРНК для нормальных белков снижается в 15-30 раз. У дрозофилы и млекопитающих мРНК нестрессовых белков присутствуют в клетке во время ТШ, что обеспечивает способность клетки возвращаться к исходному белковому синтезу после окончания стрессорных воздействий.

Молекулярный состав белков, относимых к БТШ, варьирует в четырех основных диапазонах. Это БТШ с молекулярной массой 80-110 кДа, наиболее изученное семейство БТШ с молекулярной массой 70 кДа, БТШ с молекулярной массой 15-30 кДа и самое низкомолекулярное семейство БТШ – убиквитины с молекулярной массой 8,5-12 кДа. У *D.melanogaster* выделяют три семейства БТШ: 1) БТШ70 и 68; 2) высокомолекулярный БТШ83; 3) низкомолекулярные БТШ22, 23, 26 и 27.

Многие БТШ относятся к так называемым молекулярным шаперонам. Шапероны представляют собой обширную группу клеточных белков, в нормальных условиях обеспечивающих разворачивание и транспорт полипептидных цепей через мембраны, а

также укладку вновь синтезированных полипептидов в третичную и четвертичную структуры. Молекулярные шапероны опосредуют активность различных киназ, рецепторов и факторов транскрипции (Palotai et al., 2008).

Основные области функционального назначения БТШ следующие: прежде всего АТФ-зависимое участие в поддержании правильной конформации белков, сопровождение вновь синтезированных белков в различные клеточные компартменты с последующей их организацией в мультимолекулярные комплексы; препятствие формированию внутриклеточных нерастворимых белковых агрегатов, участие в ренатурации денатурированных во время ТШ белков; стабилизация клеточных структур и предохранение их от повреждающего действия высокой температуры; сохранение системы сплайсинга; сохранение трансляции.

В литературе сейчас широко обсуждается роль БТШ в различных процессах, например, в адаптации, в развитии, в мутационном процессе, в регуляции апоптоза, опухолеобразования, старения, в развитии нервной системы, в развитии иммунного ответа, в прионизации белков, то есть образовании белковых агрегатов, которым обусловлены многие нервно-психические заболевания (Broadley S.A., Hartl F.U., 2009). Локализация некоторых БТШ в ядре после стрессорных воздействий может свидетельствовать о вовлечении данных белков в нормализацию генетических процессов и участия в стабилизации генетического аппарата клетки после стрессорных воздействий. Имеющиеся в настоящее время данные свидетельствуют о том, что БТШ являются чрезвычайно важной клеточной системой, функционирование которой необходимо как при стрессорных воздействиях окружающей среды, так и в нормальных условиях.

Мутантная линия *Drosophila melanogaster l(1)ts403*

Для понимания функций БТШ необходимо использование модельных систем, дающих возможность оценить, к каким последствиям приводит отсутствие, уменьшение количества или нарушение в работе БТШ при стрессорных воздействиях. Изучение последствий экспериментальных воздействий на генетический аппарат клетки в зависимости от характера функционирования системы БТШ позволяет не только понять конкретные функции этих

белков, но и открывает перспективы для управления изменчивостью данной системы. Такие возможности дает использование мутантной линии *Drosophila melanogaster l(1)ts403*, дефектной по синтезу белков теплового шока.

Эта мутация была получена Аркингом (1975) и описана им как термочувствительная клеточная леталь, приводящая к гибели клеток при повышенной температуре на всех стадиях развития. Позднее данная мутация была картирована в локусе 32,5 X-хромосомы и охарактеризована Евгеньевым с соавторами (1979) как дефектная по синтезу БТШ в ответ на тепловое воздействие. Продукт гена *l(1)ts403* имеет жизненно важное значение, так как делеция *Df(1)v^{L4}*, удаляющая данный ген, в гомозиготном состоянии имеет летальный эффект, также как и серия других летальных мутаций, аллельных мутации *l(1)ts403*. Мутация *l(1)ts403* идентифицирована как термочувствительная леталь в локусе *small bristles (sbr)*. По данному локусу имеется серия мутаций, характеризующихся сложными аллельными взаимоотношениями.

Было показано, что после 1 часа температурного воздействия (+37°C) уровень синтеза БТШ в клетках слюнных желез личинок мутантной линии *l(1)ts403* в 10 - 20 раз ниже, чем у линии дикого типа *Oregon-R*, выбранной в качестве контрольной. Было показано, что эффект данной мутации на синтез БТШ носит рецессивный характер.

Показано, что мутация *l(1)ts403* не только влияет на кинетику синтеза БТШ, но и изменяет спектр этих белков у личинок: наблюдается отсутствие БТШ83 и слабая индукция БТШ70, БТШ26 синтезируется эффективнее, а БТШ27 и 22 слабее по сравнению с линией дикого типа. В то же время у этого мутанта нормально образуются все пуфы ТШ. У мутантной линии *l(1)ts403* регрессия пуфов ТШ происходит медленнее, чем в случаях нормального функционирования системы БТШ (Мамон и др., 1999).

При сопоставлении данных по секвенированию геномов дрозофилы и человека было отмечено, что ген *sbr* является гомологом гена ТАР (tip associating protein) у человека и отвечает у дрозофилы за экспорт мРНК из ядра (Wilkie, 1999). Его гомологи известны не только у дрожжей и человека, но и у крысы, мыши, нематоды.

Впервые ген, названный ТАР, был описан у человека как ген, кодирующий белок, связывающийся с белком Tip (tyrosine kinase interacting protein) вируса герпеса Саймири. Tip представляет собой

продукт генома вируса, который в клетках культуры Т-лимфоцитов человека участвует в негативной регуляции передачи сигнала по сигнальному пути, в который вовлечена тирозин-киназа p56Lck. Белок Tip участвует также в активации системы STAT3 (signal transducers and activators of transcription). Все это указывает на связь продукта гена TAP с элементами системы передачи сигналов. Рассматривая различные проявления мутации *l(1)ts403*, возможно высказать предположение о возможной роли продукта гена *l(1)ts403* в системе передачи сигнала. Но связывание с белком Tip не является главной функцией белка TAP, а основная его функция – транспорт мРНК из ядра в цитоплазму.

Поскольку в эукариотической клетке процессы транскрипции и трансляции пространственно разделены, чрезвычайно важную роль для жизнедеятельности клетки приобретает транспорт белков и рибонуклеопротеиновых частиц через ядерную мембрану. Этот процесс осуществляется через ядерные поры с участием сложных макромолекулярных комплексов. Процесс транспорта мРНК из ядра в цитоплазму является термочувствительным и энергозависимым. В этом процессе участвуют как белки-компоненты ядерных поровых комплексов (нуклеопорины), так и белковые факторы, которые временно связываются с мРНК, сопровождают ее в цитоплазму, а затем возвращаются в ядро. Такие белки имеют домены связывания с РНК, последовательности ядерного экспорта и последовательности ядерной локализации. Как оказалось, продукт гена *sbr* является одним из таких факторов. Нарушение транспорта мРНК может служить объяснением широкого плейотропного эффекта исследуемой мутации (Мамон, 2005).

У данной мутантной линии нарушена экспрессия генов БТШ на посттранскрипционном уровне при действии ТШ.

Действие высокой температуры приводит к увеличению числа клеток с аномальной морфологией хроматина (пульверизация хромосом и агрегация хроматина) и к увеличению частоты метафазных пластинок со слипаниями хромосом в нервных ганглиях личинок линии *l(1)ts403*. Наблюдается и более продолжительный блок клеточной пролиферации.

Было показано, что у самок линии *l(1)ts403* после ТШ резко снижается плодовитость и происходит задержка яйцеоткладки в

первые сутки после воздействия. Возможно, высокая температура приводит к элиминации ооцитов у самок данной мутантной линии.

Высокая температура индуцирует нерасхождение и потери половых хромосом в ооцитах самок мутантной линии *l(1)ts403* с высокой частотой. При этом эффект наблюдается лишь в ооцитах, реализующихся в течение первых трех дней после воздействия.

Кроме того, нами были показаны чрезвычайно высокая, по сравнению с линией дикого типа, теплочувствительность ранних эмбрионов линии *l(1)ts403*, сильный стерилизующий эффект ТШ на самок, гемизиготных по данной мутации, влияние мутации *l(1)ts403* на частоту морфологических аномалий у взрослых потомков при тепловом воздействии на личинок и эмбрионов, а также на оогенез (Мамон и др., 1999).

Все эти свойства исследуемой мутации позволяют применить новый подход и использовать ее для моделирования патологии мозга с анализом ее связи с успешностью обучения и формирования памяти. Температурные воздействия в разные периоды развития мутанта будут служить инструментом для направленного разрушения структур мозга при их развитии. Так, известно, что в конце эмбрионального – начале личиночного периода развития дрозофилы происходит преимущественное деление нейробластов, впоследствии формирующих грибовидные тела. Формирование же центрального комплекса происходит в конце личиночного – начале кукольного развития. Обе эти стадии развития являются стадиями максимальной температурной чувствительности, и действие ТШ должно привести у мутанта *l(1)ts403* к резкому снижению синтеза БТШ и в результате, к возможному тератогенному эффекту на развитие этих двух структур мозга, причастных к формированию памяти. Основанием к постановке такого рода экспериментов служило то обстоятельство, что частота морфологических аномалий у имаго зависела от возраста личинок, подвергавшихся воздействию ТШ, и была особенно высокой в указанные критические периоды. Нами с помощью метода условно-рефлекторного подавления ухаживания произведена оценка способности к обучению и формированию памяти линии *l(1)ts403* при применении ТШ в критические периоды развития структур мозга, ответственных за формирование памяти. Выявлены нарушения процессов формирования памяти у данного мутанта при тепловом

воздействии в период формирования грибовидных тел (Никитина и др., 2003).

Данные исследования являются крайне актуальными, в связи с тем, что изучение структуры и функции генов, контролирующих жизненно важные клеточные функции, у модельных объектов приобретает в настоящий момент особое значение, так как подобные гены обычно проявляют эволюционный консерватизм, что открывает перспективы в понимании функций гомологичных генов у человека.

Литература

- Лобашев М.Е. 1947. Физиологическая (паранекротическая) гипотеза мутационного процесса. Вестник ЛГУ. № 8. с. 10 - 29.
- Мамон Л.А. 2005. Взаимоотношения между ядерно-цитоплазматическим транспортом и расхождением хромосом. *Цитология*. Т. 47. № 3. с. 263 - 276.
- Мамон Л.А., Бондаренко Л.В., Третьякова И.В., Комарова А.В., Никитина Е.А., Пугачева О.М., Голубкова Е.В. 1999. Последствия клеточного стресса при нарушенном синтезе белков теплового шока у дрозофилы. Вестник СПбГУ. Сер.3. Вып.4. № 24. с.100 - 114.
- Мамон Л.А., Никитина Е.А., Пугачева О.М., Голубкова Е.В. 1999. Влияние материнского и отцовского организмов на определяемую мутацией *l(1)ts403* теплочувствительность ранних эмбрионов *Drosophila melanogaster*. Генетика. Т. 35. № 8. с. 1078 - 1085.
- Насонов Д.Н. 1940. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.-Л.: Изд-во АН СССР.
- Никитина Е.А., Токмачева Е.В., Савватеева-Попова Е.В. 2003. Тепловой шок в период развития центральных структур мозга дрозофилы: формирование памяти у мутанта *l(1)ts403 Drosophila melanogaster*. Генетика. Т. 39. № 1. с. 33 – 40.
- Javid B., MacArgy P.A., Lehner P.J. 2007. Structure and function: heat shock proteins and adaptive immunity. *J. Immunol.* Vol. 79. № 4. p. 2035 - 2040.
- Palotai R., Szalay M.S. Csermely P. 2008. Chaperones as integrators of cellular networks: changes of cellular integrity in stress and diseases. *IUBMB Life.* Vol. 60. № 1. p. 10 - 18.
- Broadley S.A., Hartl F.U. 2009. The role of molecular chaperones in human misfolding diseases. *FEBS Lett.* Vol. 583. № 16. p. 2647 - 2653.
- Arking R. 1975. Temperature-sensitive cell-lethal mutants of *Drosophila*: isolation and characterization. *Genetics.* Vol. 80. p.519 - 537.

- Evgen'ev M.B., Levin A.V., Losovskaya E.R. 1979. The analysis of temperature-sensitive (ts) mutation influencing the expression of heat shock-inducible genes in *D. melanogaster*. Mol. Gen. Genet. Vol. 176. p.275 - 280.
- Wilkie G.S. 1999. *Drosophila melanogaster* mRNA for tip associating protein (*sbr* gene). GenBank/EMBL/DDBJ 1999.12.21 :AJ251947 ([http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Search&db=Nucleotide&doptcmdl=GenBank&tool=FlyBase&term=AJ251947\[ACCN\]](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Search&db=Nucleotide&doptcmdl=GenBank&tool=FlyBase&term=AJ251947[ACCN])).

E.A. Nikitina

From M.E.Lobashev paranecrotic hypothesis of mutagenesis to universal cellular response to stress

SUMMARY

The structure and function of many genes are homologous in *Drosophila* and humans. Therefore, a study of pathological process in *Drosophila*, especially neurodegenerative processes accompanied by progressive memory loss, helps to understand the etiology of such human disorders and to develop therapeutic strategies. A large number of neurodegenerative diseases are now known to share a common pathological feature of abnormal brain deposits. It is believed, that formation of abnormal brain deposits results from the alterations in the functioning of heat shock/chaperone machinery. Therefore, the *Drosophila* mutant *l(1)ts403* with defective synthesis of heat shock proteins was used for the study of learning and memory in test of conditioned courtship suppression following heat shock given at different developmental stages. High learning indices were registered immediately and 30 min after training both in the intact controls and in flies subjected to different developmental heat shocks. This was indicative of normal learning and memory acquisition in the mutant. At the same time memory retention (3 hr after training) suffered to different extent depending on the developmental stage. The remote effects of heat shock given during formation of the mushroom bodies were indicative of the important role of this brain structure in memory formation. The observed memory defects might result from alterations either mRNA transport or in functions of molecular chaperones in the mutant *l(1)ts403*.

**ОСНОВНЫЕ ФАЗЫ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ
РАКОВИННЫХ АМЕБ
(*Rhizaria*, *Cercozoa* Cavalier-Smith, 2005)**

Раковинные амёбы представляют многочисленную группу протистов, обитающих преимущественно в верхнем горизонте – Ао почвы леса (лесная подстилка).

Раковинные корненожки по современной системе относятся к типу *Cercozoa* Cavalier-Smith, 1998, emend. Adl et al., 2005, класс *Silicofilozea* Adl et al., 2005, отряд *Euglyphida*, Cavalier-Smith, 1997, семейство *Trinematidae* Hoogenraad and De Groot, 1940.

Подробно стадии репродуктивного цикла раковинных амёб изучены лишь у почвенных корненожек рода *Corithion*. Поэтому задачей данного исследования явилось изучение основных фаз жизненного цикла у филозей семейства *Trinematidea*.

Материал и методы. Объект настоящего исследования – раковинные амёбы родов *Trinema*, *Assulina* и *Euglypha*, обитающие в верхнем горизонте лесных почв Ленинградской области. Образцы лесной подстилки отбирали по общепринятым методикам, размером 10 см² и глубиной 2 см (Гельцер и др., 1985; Rauenbusch, 1987). Определение видов проведено на живых зрелых трофозоидах по таблицам и атласам, которые представлены в работах разных авторов (Laidy, 1879; Penard 1890; Лепинис, 1973; Гельцер и др., 1995; Мазей, Цыганов, 2006; Bovee, 1985).

Для изучения основных фаз жизненных циклов использовали природный материал (микрокосмы) и лабораторные культуры (Иудина, 1998). Опытным путем установили, что наилучшей средой для культивирования раковинных амёб является мясо- пептонный агар (МПА), который представляет универсальную плотную среду, широко используемую для культивирования бактерий. Рецепт приготовления МПА изложен в практических руководствах по микробиологии (Аникиев, Лукомская, 1983; Amtlas 1993).

С целью наблюдений над процессами размножения, инцистирования, развития и роста особей из природных образцов лесной подстилки выделяли корненожек и получали временные

индивидуальные культуры. Индивидуальные культуры содержали на предметных стеклах в водяной бане при комнатной температуре.

Trinema lineare Penard, 1890

Результаты исследования природного материала и индивидуальных культур показали, что основными фазами жизненного цикла *Trinema lineare* являются: трофозоиты, предцисты, цисты покоя, копулирующие трофозоиты, цисты зиготы, материнские особи со спорами.

Трофозоит (рис. 1). Раковинка имеет эллиптическую форму. В поперечном сечении она округлая. Размеры раковинки: длина 14,25–48,45 мкм, ширина 5,7–22,8 мкм. Устье расположено эксцентрично, находится на переднем конце вентральной стороны и в профиль косо срезано. Форма устья округлая, оно немного углублено внутрь раковинки. Устье окаймляют мелкие, налегающие друг на друга пластинки, имеющие небольшой заостренный зубец на стороне, направленной к устью. Размеры псевдостома: диаметр устья 2,85–11,4 мкм. Пластинки раковинки (идиосомы) состоят из кремнезема (Hedley, Ogden, 1974; Rauenbusch, 1987).

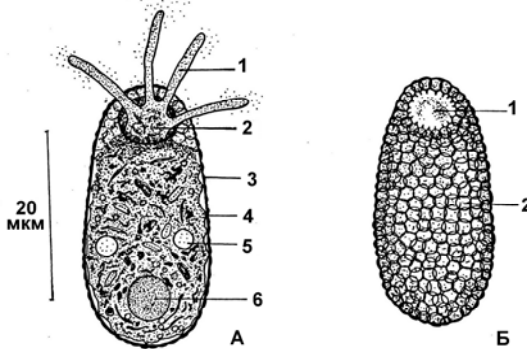


Рис. 1. Трофозоит *Trinema lineare* (ориг.)

(А – живая особь, вид с брюшной стороны: 1 – филоподии, 2 – псевдостом, 3 – раковинка, 4 – эпиподии, 5 – сократительная вакуоль, 6 – ядро;

Б – строение раковинки: 1 – псевдостом с мелкими зубцами по краю, 2 – кремнеземные пластинки)

Размеры пластинок различны: крупные, округлой формы, слегка изогнутые; между ними расположены мелкие овальные или округлые пластинки. Число крупных пластинок около 50 и их диаметр

достигает 4-5,5 мкм при толщине 0,12–0,2 мкм, длина мелких пластинок 2,4–3,5 мкм и толщина 0,11–0,2 мкм (Thomas, 1958; Hedley, Ogden, 1974). Поверхность пластинок гладкая.

Псевдоподии филозного типа без анастомозов (филоподии). Ядро одно, находится в верхней части тела. Оно пузырьковидного типа, округлой формы. Диаметр его варьирует от 5 до 11,5 мкм.

Цитоплазма заполняет не всю внутреннюю полость раковинки. Между внутренней стороной стенки раковинки и цитоплазмой имеется полость, которая отсутствует только в зоне устья, где цитоплазма контактирует с приустьевыми пластинками. Эпиподии почти не видны.

Сократительные вакуоли 2, они расположены по бокам в передней трети тела. Митохондрий много. Они мелкие, округлые или овальные, не большие 1–2 мкм и расположены во всем объеме цитоплазмы. По данным электронной микроскопии, кристы митохондрий – тубулярные (Hedley, Ogden, 1974). В цитоплазме, окружающей ядро, концентрируются резервные пластинки – раковинки, которые формируются в зоне гранулярной эндоплазматической сети. Над ядром расположен аппарат Гольджи. Первичные лизосомы сосредоточены над ядром и в средней части клетки.

Также в цитоплазме сосредоточены “цементные” микротельца, включающие материалы органического цемента, скрепляющий пластинки раковинки (Hedley, Ogden, 1974).

Резервные вещества (нейтральный жир и полисахарид типа гликоген) содержатся в цитоплазме в очень небольшом количестве.

Пищеварительных вакуолей много и они разнообразны по форме и размерам. Пищу составляют бактерии и мелкие частицы детрита.

Циста покоя (рис. 2). Под действием неблагоприятных условий внешней среды (изменения температуры, влажности, дефицит пищи) происходит инцистирование. Трофозоит закрывает устье раковинки «пробкой», которая состоит из запасных пластинок, поступающих из цитоплазмы и скрепляющих их веществ гликопротеидной природы. К «пробке» снаружи могут прикрепляться мелкие частицы детрита. Цитоплазма совершает ротационные движения, клетка округляется и покрывается плотной оболочкой, в составе которой имеются запасные пластинки раковинки. В цисте

находится одно центрально расположенное ядро. Цитоплазма цисты плотная, в ней содержится большое количество округлых зерен резервных веществ.

Диаметр цисты покоя варьирует у разных особей от 14,25 до 19,95 мкм. В состоянии цист покоя особи могут находиться длительное время (до года и более).

Копулирующие формы (рис. 3). Трофозоиты соединяются попарно без каких-либо изменений морфологии с помощью цитоплазматического мостика, образующегося за счет филоподий. Слияние происходит в зоне их устья. Затем, цитоплазма одной клетки начинает перемещаться в раковинку партнера. Перемещаются все органеллы и ядро. В результате копуляции происходит объединение цитоплазмы и ядер двух трофозоитов в одной из раковинок. Оба ядра сливаются и формируется зигота с одним ядром, которое называется синкарион. Зигота покрывается плотной оболочкой и превращается в цистозиготу.

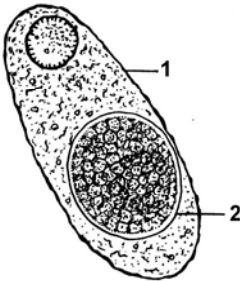


Рис. 2. Циста покоя *Trinema lineare* (ориг.)

(1 – раковинка, 2 – оболочка цисты)

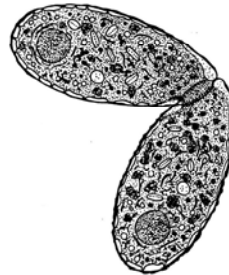


Рис. 3. Копуляция трофозоидов *Trinema lineare* (ориг.)

Развитие цистозиготы (рис. 4). После некоторого периода покоя происходит эксцистирование цистозиготы. Развивается особь, к которой переходит все содержимое зиготы. Ядро начинает делиться. Сначала можно видеть 2, а затем 4 ядра. Отсюда следует, что ядро претерпевает 2 деления, и в результате формируется 4 одноядерные клетки, которые покрываются плотной оболочкой, образуя 4 споры (рис. 5). Они округлой формы, диаметром 5,7-6,0 мкм. Размеры спор не превышают размера устья материнской раковинки. Дальнейшее

развитие спор связано с выходом их во внешнюю среду, где они прорастают и дают начало развитию нового поколения трофозоитов. (Суханова, Иудина, 1990).

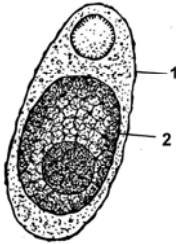


Рис. 4. Зигочиста *Trinema lineare*
(Суханова, Иудина, 1993)
(1 – раковинка материнской особи, 2 – оболочка цистозиготы)

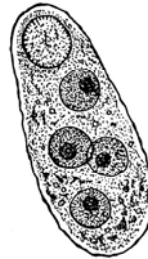


Рис. 5. Материнская раковинка *Trinema lineare* с 4 спорами
(Суханова, Иудина, 1993)

Assulina muscorum Geef, 1888

Трофозоит (рис. 6). Раковинка яйцевидная, иногда широкояйцевидная, сильно уплощенная. Поперечное сечение чечевицевидное или узкоэллиптическое. Устье эллиптическое, окружено мелкими зубцами неправильной формы из основного органического вещества раковинки. Цвет от желтоватого (у молодых особей) до шоколадно-коричневого. Покрытие из мелких идиосом, края которых перекрываются. Длина 28–60 мкм, ширина 19–50 мкм, устье 6–16 мкм, идиосомы 3–4 мкм. Филоподии тонкие, удлинённые, без анастомозов.

Амебодная клетка при помощи тонких эпиподий прикрепляется к внутренней поверхности раковинки. Между цитоплазмой и раковинкой имеется небольшая полость. В цитоплазме сосредоточены все органониды необходимые для жизнедеятельности клетки-организма. Сократительных вакуолей две, они расположены по бокам. Пищеварительных вакуолей много, их форма и размеры варьируют в зависимости от пищевых ресурсов (количества и качества). Питаются бактериями и мелкими частицами детрита. Ядро одно, пузырьковидного типа, располагается в верхней части летки.

Цистопокая (рис. 7). Инцистирование летки происходит под воздействием неблагоприятных условий. Это могут быть

разнообразные факторы: изменение температуры, влажности, pH, дефицит пищи. Внутри раковинки формируется одна циста округлой формы, покрытая плотной оболочкой.

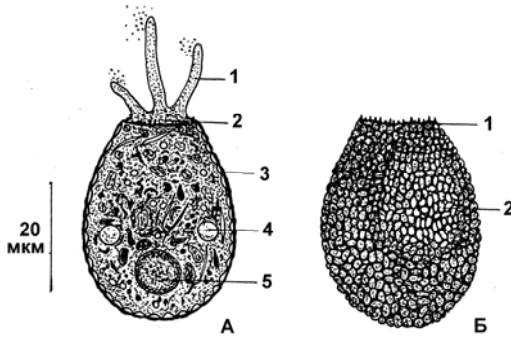


Рис. 6. Трофозоит *Assulina muscorum* (ориг.)

(А – живая особь, вид с брюшной стороны: 1 – филоподии, 2 – псевдостом, 3 – раковинка, 4 – сократительная вакуоль, 5 – ядро;
 Б – строение раковинки: 1 – псевдостом с мелкими зубцами по краю, 2 – кремнеземные пластинки

Цитоплазма цисты содержит большое количество запасных питательных веществ. Когда наступают благоприятные условия особи эксцистируются.

Копулирующие особи (рис. 8). Пара трофозоитов соединяются в области устья без каких-либо изменений морфологии. Копуляция осуществляется при помощи цитоплазматического мостика. Далее цитоплазма одной клетки начинает перемещаться в раковинку партнера. С цитоплазмой перемещаются органеллы и ядро. Происходит объединение цитоплазмы и ядер двух трофозоитов в стационарной раковинке. Два ядра сливаются и формируется зигота с одним ядром. Затем зигота покрывается плотной оболочкой и превращается в цистозиготу (рис. 9). Через промежуток времени и при определенных условиях цистозигота эксцистируется, ядро делится и в раковинке образуется 4 споры (рис. 10). Споры выходят во внешнюю среду, прорастают и превращаются в амeboидные организмы.

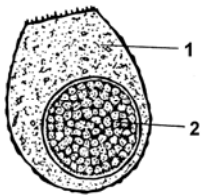


Рис. 7. Циста покоя *Assulina muscorum* (ориг.)

(1 – раковинка, 2 – оболочка цисты)

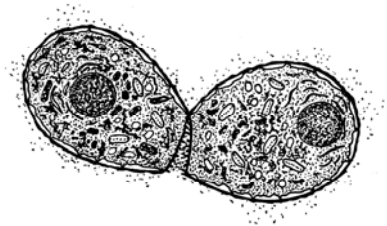


Рис. 8. Копулирующие трофозиты *Assulina muscorum* (ориг.)

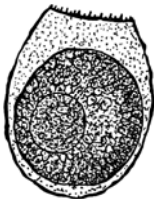


Рис. 9. Зигочиста *Assulina muscorum* (ориг.)



Рис. 10. Материнская раковинка *Assulina muscorum* с 4 спорами (ориг.)

Euglypha laevis Perty, 1849

Трофозоит (рис. 11). Раковинка маленькая, яйцевидная, слабо уплощенная. Поперечное сечение широкоэллиптическое. Устье эллиптическое, окружено 6–8 заостренными приустьевыми зубцами. Идиосомы овальные, относительно крупные, прозрачные, перекрывающиеся. Иглы отсутствуют. Длина 22–60 мкм, ширина 10–30 мкм, устье 5–15 мкм. Филоподии тонкие, удлинненные. Между внутренней поверхностью раковинки и цитоплазмой располагаются эпиподии. В цитоплазме имеются две сократительные вакуоли, расположенные по бокам. Много пищеварительных вакуолей, разнообразных по форме и содержанию. В верхней части клетки расположено одно ядро.

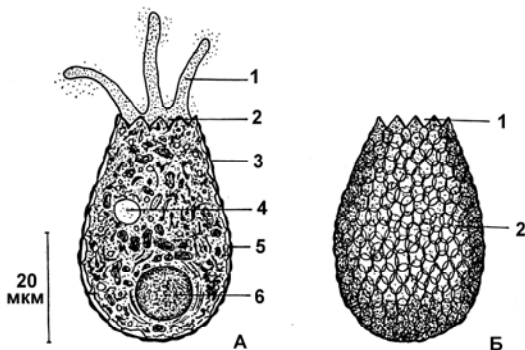


Рис. 11. Трофозоит *Euglypha laevis* (ориг.)

(А – живая особь, вид с брюшной стороны: 1 – филоподии, 2 – псевдостом, 3 – раковинка, 4 – сократительная вакуоль, 5 – эпиподии, 6 – ядро;
 Б – строение раковинки: 1 – псевдостом, 2 – кремнеземные пластинки)

Циста покоя (рис. 12). Если наступают неблагоприятные условия для жизнедеятельности: дефицит пищи, изменения температуры, изменения влажности, летка из активного состояния – трофозоит переходит к пассивному, превращаясь в цисту покоя.

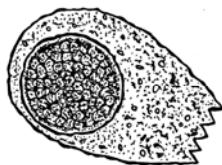


Рис. 12. Циста покоя *Euglypha laevis* (ориг.)

Клетка перестает активно питаться, процессы жизнедеятельности замедляются, цитоплазма покрывается плотной оболочкой, выполняющей защитную функцию. В состоянии цисты покоя клетка может находиться продолжительное время, пока не настанут благоприятные условия для эксцистирования.

Копулирующие формы (рис. 13). Зрелые трофозоиты соединяются попарно в зоне устья за счет цитоплазматического мостика. Затем ядро одной клетки (подвижной) с током цитоплазмы через цитоплазматический мостик мигрирует в раковинку партнера

(стационарную). Ядра двух клеток сливаются и образуется зигота, имеющая одно ядро – синкарион. Зигота покрывается плотной оболочкой, формируется цистозигота. Дальнейшее развитие зиготы включает в себя ее эксцистирование и формирование трофозои, который проходит несколько метагамных делений с образованием спор, дающих начало новому поколению трофозоитов (рис. 14).

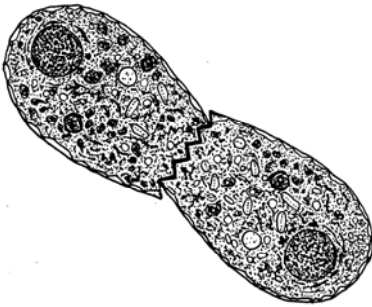


Рис. 13. Копулирующие особи *Euglypha laevis* (ориг.)

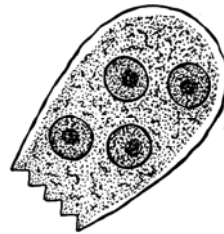


Рис. 14. Материнская раковинка *Euglypha laevis* с 4 спорами (ориг.)

Постмейотическое деление может протекать как синхронно, с образованием 8, 12, и 16 спор, так и асинхронно (рис. 14, 15). При этом в раковинках материнских особей формируется от 3 до 15 дочерних клеток.



Рис. 15. Половые споры *Euglypha ciliate* (ориг.)

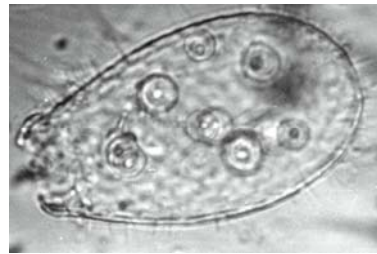


Рис. 16. Половые споры с ядрами *Euglypha compressa* (ориг.)

Половой процесс у раковинных амёб чередуется с бесполом размножением (рис. 17, 18).



Рис. 17. Начальный этап формирования новой раковинки *Euglypha laevis* (ориг.)



Рис. 18. Завершение формирования дочерней раковинки *Euglypha laevis* (ориг.)

Проведенное исследование также позволило выделить в почве лесной подстилки хвойных, смешанных и лиственных лесов Ленинградской области основные стадии жизненного цикла у *Trinema complanatum*, *Trinema enchelys*, *Euglypha compressa*, *Euglypha cristata*, *Nebela bohémica*, *Nebela tinctoria*, *Assulina seminulum*, *Heleopera sylvatica*, *Arcella vulgaris*.

Жизненные циклы у этих видов сходны по фазам, основными из которых можно считать: трофозоиты, циста покоя, копулирующие особи, зигота, материнская раковинка со спорами (рис. 19-24).



Рис. 19. Половые споры *Arcella vulgaris* (ориг.)

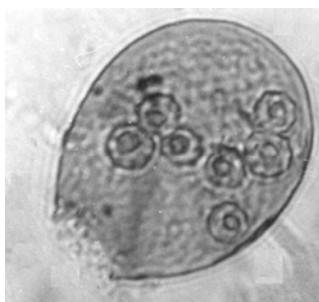


Рис. 20. Половые споры с ядрами *Assulina seminulum* (ориг.)

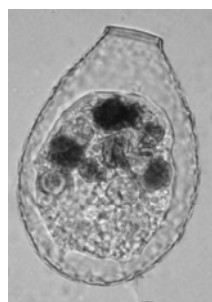


Рис. 21. Зигота *Nebela tinctoria* (ориг.)

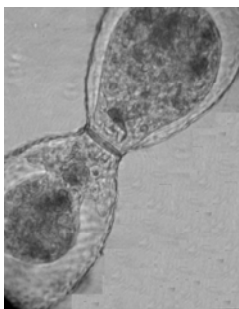


Рис. 22. Копулирующие особи *Nebela tincta* (ориг.)



Рис. 23. Копулирующие особи *Euglypha laevis* (ориг.)



Рис. 24. Копулирующие особи *Heleopera sylvatica* (ориг.)

Особенности жизненных циклов у раковинных амёб, выделенных из лесных почв Ленинградской области, изучены в природных и экспериментальных условиях с применением морфологических, цитохимических, и морфометрических методик, включая и впервые разработанный для изучаемых видов тестацей метод лабораторной культуры. У *Trinema lineare*, *Trinema complanatum*, *Trinema enchelys*, *Euglypha laevis*, *Euglypha compressa*, *Euglypha cristata*, *Nebela bohémica*, *Nebela tincta*, *Assulina muscorum*, *Assulina seminulum*, *Heleopera sylvatica*, *Arcella vulgaris* обнаружен сложный жизненный цикл, в котором выделен ряд фаз: трофозоиты, цисты покоя, копулирующие трофозоиты, зигоцисты, особи со спорами в раковинке. Половой процесс представляет собой одну из примитивных форм изогамной копуляции трофозоитов, идентичных по своим морфологическим признакам. Копуляция происходит только между трофозоитами одного и того же вида, что подтверждает его генетическое единство.

Литература

- Аникиев В.В., Лукомская К.А. 1983. Руководство к практическим занятиям по микробиологии. М.: Просвещение. 127 с.
- Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. 1985. Практическое руководство по идентификации почвенных тестацей. М.: Изд. МГУ. 82 с.

- Иудина Т.А. 1998. Метод культивирования филозей. Сборник научных трудов. Вып. 2. Омск. С. 101–107.
- Иудина Т.А. 2000. Биология клетки и жизненный цикл раковинной амёбы *Corythion delamarei*. Цитология. Т. 42, №7. с. 613 – 623.
- Лепинис А.К. 1993. Определитель Protozoa почв Европейской части СССР. Вильнюс. 172 с.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. 2006. Пресноводные раковинные амёбы. Москва: Товарищество научных изданий КМН. 300 с.
- Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. 1995. Определитель почвообитающих раковинных амёб. М.: Изд. МГУ. 88 с.
- Суханова К.М., Иудина Т.А. 1990. Экология и жизненный цикл пресноводной раковинной корненожки *Trinema lineae* Penard. Экология морских и пресноводных свободноживущих простейших. Сер. Протозология. Вып. 13. Л.: Наука. С. 133 – 142.
- Amtlas R.M. 1993. Handbook of Microbiological Media. E.d. L.C. Parks. C. R. C. Press. London, Tokyo. 1079 p.
- Hedley R.H., Ogden C.G. 1974a. Observation on *Trinema lineare* Penard (Testasea, Protozoa). Bull. Mus. (Nat. Hist.) Zool. Ser. Vol. 153. P. 187-189.
- Hedley R.H., Ogden C.G. 1974b. Adhesion plaques associated with the production of daughter cell in Euglypha (Testacea, Protozoa). Cell Tiss. Res. Vol. 153. P. 216-268.
- Laidy J. 1879. Fresh-water Rizopods of North America. Rep. VS Geol. Surv. Terr. No. 12. 324 p.
- Penard E. 1890. Etudes sur les Rhizopodes d eau douce. Mem. Soc. Phys. Hist. Nat. Geneve. T. 31, №2. Pt.1. P. 1-230.
- Rauenbusch K. 1987. Biologie und Feinstruktur (REM-Untersuchungen) terrestrischer Testaceen in Waldboden (Rhizopoda, Protozoa). Arch. Protistenk. Bd. 134. S. 191-294.
- Thomas R. 1958. Sur quelques Euglypha nouvelles ou peu connues observtts en Afrique. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. T. 49.

T.A. Iudina

**Main phases of the life cycles of testate amoebae
(Rhizaria, Cercozoa Cavalier-Smith, 2005)**

РАЗМНОЖЕНИЕ ДОЧЕРНИХ РЕДИЙ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВА PSILOSTOMATIDAE (TREMATODA)

Вопрос о природе размножения редий и спороцист волнует исследователей уже на протяжении 150 лет (Dobrovolskij, Ataev; 2003). Одна из причин затянувшегося спора – дефицит работ, в которых было бы описано размножение конкретных видов трематод. Наименее изученными в этом плане оказались виды с редиоидным типом развития. В то же время, именно редии сохранили целый набор архаичных признаков (Гинецинская, 1968; Добровольский и др., 1983; Галактионов, Добровольский, 1998). Соответственно, изучение механизмов их размножения могло бы приблизить нас к ответу на вопрос о происхождении и природе партенит. Данная статья специально посвящена особенностям размножения редий двух видов архаичного семейства *Psilostomatidae*.

Материалы и методы

Объектом исследования послужили природные инфрапопуляции двух видов трематод, *Psilotrema tuberculata* и *Shpaeridiotrema globulus* (сем. *Psilostomatidae*), использующих в качестве первых промежуточных хозяев моллюсков *Bithynia tentaculata*.

В работе применялась световая микроскопия. Основным методом исследования явилось гистологическое изучение парафиновых срезов толщиной 5-6 мкм, окрашенных гематоксилином Эрлиха с последующей подкраской водным раствором эозина. Материал фиксировался в жидкости Буэна. Строение партенит изучалось также на тотальных препаратах, окрашенных кармином.

Для описания герминальных масс (ГМ) редий каждого вида детально изучено более 200 особей партенит разных возрастов.

Результаты

Редии *Psilotrema tuberculata*. Дочерние редии *P. tuberculata* локализуются преимущественно в гонаде, и только разрушив ее, поражают гепатопанкреас (печень). При этом они располагаются

исключительно по периферии печени, со стороны половой системы. Молодые партениты могут встречаться за пределами гепатопанкреаса и гонады: в почке, белковой железе, в синусах гемоцеля, омывающих пищевод и глотку.

Размер новорожденных редий *P. tuberculata* составляет около 300×80 мкм. Глотка несколько вытянута в длину (73×65 мкм). Кишка длинная, достигает уровня локомоторных выростов. Обособленной ГМ к моменту отрождения редии еще нет. В толще паренхимы заднего конца тела располагается компактная группа недифференцированных и созревающих генеративных клеток (ГК). Зрелых ГК у новорожденных редий обнаружить не удастся, они достигают зрелости только спустя некоторое время после отрождения редии. Зрелые ГК приступают к дроблению. Вокруг первых эмбрионов начинает формироваться схизоцель. По мере увеличения количества зародышей и, соответственно, расширения схизоцеля, ГМ оказывается на границе паренхимы и зародышевой полости. К этому времени в редии развивается от 5 до 7 эмбрионов.

У молодых редий (размером до 650×150 мкм), содержащих многочисленные зародышевые шары, ГМ имеют вид компактных образований с плотным расположением многочисленных клеток (рис. 1а). При этом в них всегда обнаруживаются недифференцированные клетки, созревающие и зрелые ГК (от 4 до 7), а также структурные клетки. Межклеточного матрикса мало. ГМ сильно выступает в схизоцель. По ее периферии располагаются эмбрионы. Последних насчитывается от 3 до 9. У более молодых особей от ГМ к стенкам тела (в том числе к противоположной) отходят пластинчатые структуры (рис. 1а).

Перед началом отрождения особей следующего поколения в ГМ редий видны ГК ($2,8 \pm 2,5$; $n=8$) и эмбрионы ($5,3 \pm 2,5$; $n=49$). Однако не у всех у них удастся обнаружить недифференцированные клетки и созревающие ГК. Количество последних, в среднем, составляет $2,8 \pm 2,7$ ($n=8$). В ряде случаев ГК, как и структурные клетки, находятся на начальных этапах пикнотизации.

В схизоцеле зрелых редий хорошо видны зародыши церкарий и партенит. Средние размеры зрелых редий – $784,8 \pm 305,5 \times 209,8 \pm 43,6$ мкм ($n=25$). Общее количество эмбрионов в зрелых особях – от 19 до 65. Из них до 25 составляют эмбрионы церкарий с обособленными зачатками присосок, глотки и хвоста.

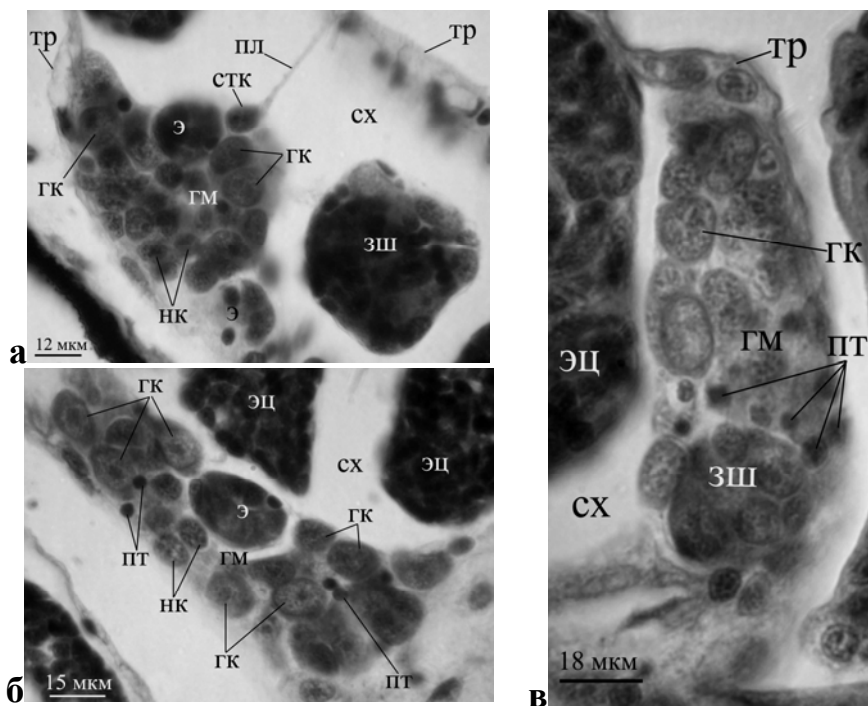


Рис. 1. Гистологические срезы дочерних редий *Psilotrema tuberculata* (развивавшихся в *Bithynia tentaculata*) в районе герминальной массы (а – молодая редия; б – редия перед началом отрождения особей следующего поколения; в – зрелая редия)

Обозначения: гк – генеративная клетка; гм – герминальная масса; зш – зародышевый шар; нк – недифференцированная клетка; пл – пластинчатая структура; пт – пикнотические тела; стк – структурная клетка герминальной массы; сх – схизоцель; тр – тегумент редии; э – эмбрион; эц – эмбрион церкарии

ГМ зрелых редий компактная, состоит из небольшого числа клеток (суммарное количество клеток и пикнотических тел – $57,7 \pm 11,7$; $n=7$). В большинстве случаев более половины клеток ГМ встали на путь пикнотизации или уже превратились в пикнотические тельца (количество пикнотических тел в ГМ – около 13). Расположение клеток в ГМ обычно становится менее плотным, чем у молодых особей. Не у всех зрелых редий в ГМ удастся найти недифференцированные клетки, созревающие и зрелые ГК. При этом

обычно некоторые из них или все имеют признаки дегенерации (рис. 1в). Количество эмбрионов в ГМ зрелых редий – $4,3 \pm 2,9$ ($n=63$). У 12% зрелых редий не удалось обнаружить ГМ.

Локализация ГМ меняется в течение жизни редии. У новорожденной редии ГМ имеет вид компактной группы клеток позади кишки. Далее, по мере роста организма и формирования схизоцеля, ГМ оказывается либо непосредственно за кишкой, либо сбоку от ее заднего конца. У некоторых зрелых особей ГМ располагается на стенке тела, противоположной кишке (то есть вентрально). Все эти варианты локализации являются результатом смещения ГМ в процессе формирования схизоцеля.

Редии *Shpaeridiotrema globulus*. Локализация дочерних редий в теле моллюска сходна с описанной выше для партенит *Psilotrema tuberculata*.

Размер новорожденных редий *Shpaeridiotrema globulus* составляет $267,8 \pm 58,3 \times 91,8 \pm 37,5$ мкм ($n=14$). Диаметры их глотки – около 78×64 мкм. Новорожденные особи обладают длинным кишечником (около 185 мкм), достигающим до уровня локомоторных выростов (их длина – около 28 мкм). К моменту отрождения редии ее ГК еще не приступают к дроблению. Первые эмбрионы появляются позже, они локализируются позади кишки. Схизоцель формируется также после отрождения.

Молодые редии, содержащие несколько зародышевых шаров, обладают компактной ГМ, состоящей из небольшого числа клеток. Она располагается в схизоцеле или погружена в паренхиму, сохраняющуюся в заднем конце тела. Если ГМ выступает в полость, то она дополнительно прикрепляется к стенке пластинчатыми структурами.

У более крупных редий, содержащих многочисленные зародышевые шары, ГМ обычно имеют вид компактных образований, значительно выступающих в схизоцель. Часто ГМ соприкасаются с задним концом кишки или связаны с ней пластинчатыми структурами. В составе ГМ всегда обнаруживаются недифференцированные клетки, ГК и ранние эмбрионы. Количество последних колеблется от 3 до 9. Они располагаются на поверхности ГМ со стороны схизоцеля.

По мере созревания эмбрионов церкарий ГМ редии увеличивается в размерах, сохраняя при этом компактную структуру. Она всегда покрыта пластинчатыми структурами. Отсутствуют они

только в местах разрушения, связанных с выходом эмбрионов. Клетки в составе ГМ расположены плотно (рис. 2б). В ней хорошо видны недифференцированные клетки (более 3), созревающие (до 6) и зрелые ГК (до 4). Размер зрелых ГК составляет около 13×10 мкм, диаметр их ядра – 10 мкм. Часто наблюдаются митозы. Пикнотические тельца есть, но их очень мало. Таким образом, ГМ редий, не приступивших к продукции церкарий, – это активно функционирующий орган.

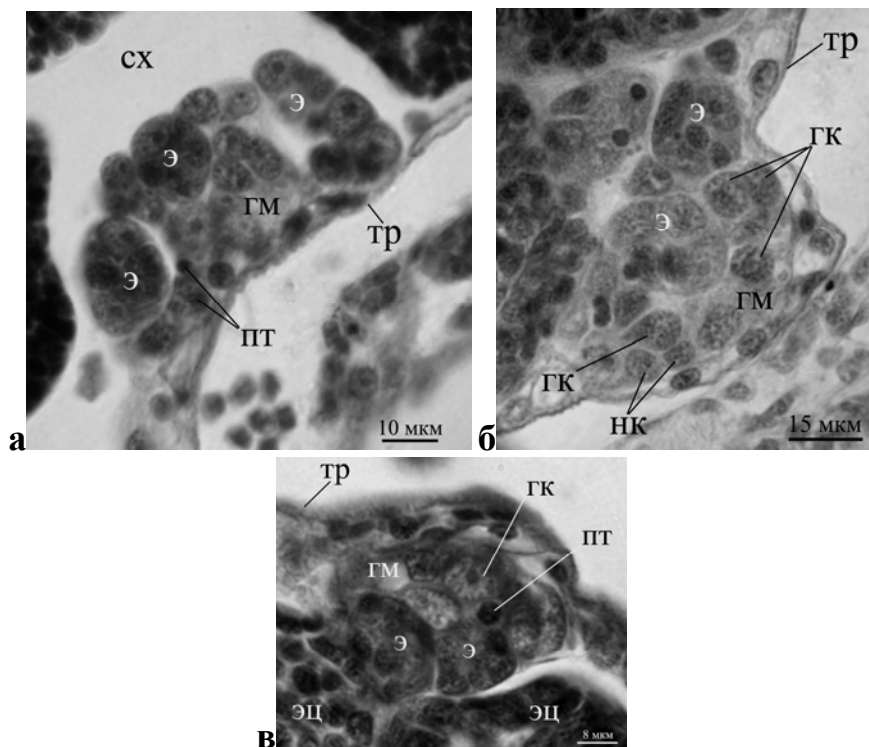


Рис. 2. Гистологические срезы дочерних редий *Shpaeridiotrema globulus* (развивавшихся в *Bithynia tentaculata*)

(а, б – редии, не приступившие к продукции церкарий: а – герминальная масса располагается на стенке тела, б – герминальная масса располагается в локомоторном выросте; в – зрелые редии)

Обозначения те же, что и на рисунке 1.

Большинство партенит перед началом отрождения церкарий имеют крупную ГМ, сильно выступающую в полость тела (рис.2а, 2б). Пр этом по всей ее поверхности располагаются мелкие эмбрионы (около 4). У трети изученных редий этого возраста ГМ прижимают к стенке развивающиеся зародыши, в результате чего она расплывается вдоль стенки. Одновременно уменьшается количество структурных элементов и ГК, 5–8 эмбрионов плотным слоем окружают остатки ГМ. В таких ГМ отмечается большее количество пикнотических телец (до половины клеток ГМ).

В зрелых редиях развиваются зародыши церкарий и партенит. Размер самых крупных редий – 1600×290 мкм, но чаще они мельче – около 800 мкм. Общее количество эмбрионов в зрелых особях составляет от 23 до 65.

Зрелые редии *S. globulus* чаще всего имеют компактную ГМ, прижатую к стенке формирующимися эмбрионами церкарий, часто – с большим количеством пикнотизирующихся клеток (рис. 2в). В ряде случаев от ГМ остается лишь несколько структурных клеток и пикнотических телец, вокруг которых расположены эмбрионы и зародышевые шары. У 13 % изученных зрелых редий не удалось обнаружить ГМ. Таким образом, мультипликация генеративных элементов в ГМ редий *S. globulus*, как и у *Psilotrema tuberculata*, завершается вскоре после начала отрождения особей следующего поколения.

Обсуждение

Мы подтвердили высказанное ранее предположение (Dobrovolskij, Ataev, 2003) о том, что герминальная масса является единственным органом размножения партенит (в том числе и у представителей семейства Psilostomatidae). Последняя закладывается еще в ходе эмбрионального развития и исходно занимает каудальное положение. Однако в процессе развития и роста редий она может несколько смещаться вперед.

ГМ дочерних редий *Shpaeridiotrema globulus* и *Psilotrema tuberculata* представлены компактными образованиями, покрытыми снаружи пластинчатыми структурами. В процессе развития ГМ обособляется из паренхимы, выступает в схизоцель, прикрепляясь к стенке тела участком поверхности. Далее она прижимается к стенке крупными эмбрионами, уменьшается в размерах, перестает

функционировать и разрушается. Процессы дегенерации ГМ наиболее ярко проявляются у редий, приступивших к отрождению церкарий или партенит.

Еще до начала отрождения первых особей следующего поколения у дочерних редий изученных видов исчерпывается запас недифференцированных клеток. Далее количество ГК постепенно уменьшается, часть из них к этому времени уже приступила к дроблению, остальные подвергаются дегенерации. Процесс образования новых эмбрионов завершается ко времени отрождения первой особи следующего поколения или сразу после этого.

Вероятно, раннее завершение мультпликации ГК характерно для достаточно широкого круга редиоидных видов. Ранее это явление было показано нами для материнских и дочерних редий *Echinostoma caproni* (Атаев и др., 2007; Исакова, 2008).

Морфология ГМ разнообразна. В зависимости от степени обособленности ГМ от паренхимы, ее полярности (расположения зон пролиферации, созревания и дробления) и площади поверхности, контактирующей с схизоцелем и, соответственно, обеспечивающей выход эмбрионов, мы выделяем несколько типов ГМ.

Наиболее примитивный тип организации ГМ описан у отдельных представителей семейства Echinostomatidae. Их ГМ весь период функционирования остается «впянной» в паренхиму заднего конца тела. Она ничем не отделена от окружающих ее мышечных клеток и цитонов тегумента, то есть является частью паренхимной организации. Выход эмбрионов в схизоцель возможен только на небольшом протяжении границы паренхимы и полости. Учитывая архаичность эхиностоматид, можно предположить, что подобный тип организации герминального материала имели предковые формы, перешедшие к паразитизму в моллюсках.

У большинства изученных в этом отношении партенит ГМ закладывается как диффузный яичник, и лишь в процессе развития достигается некоторая компактизация этого образования и постепенный переход к ее свободному расположению в схизоцеле. Стадия же «впянной» в паренхиму ГМ для большинства партенит – один из этапов развития этого органа. Так, редии *Sphaeridiotrema globulus* и *Psilotrema tuberculata* проходят ее на начальных стадиях постэмбрионального развития.

Для редий ряда представителей семейств Echinostomatidae, Psilostomatidae, Paramphistomatidae, Opisthorchidae и некоторых других характерно обособление ГМ от окружающих ее соматических клеток пластинчатыми структурами и перемещение ее в сторону зародышевой полости. При этом она вплотную прилегает к стенке тела. Положение ГМ обычно строго каудально, реже она может несколько смещаться на боковую стенку. Для этого типа организации ГМ, как и для предыдущего, характерна гетерополярность в расположении зон пролиферации, созревания и дробления. Однако, по сравнению с первым типом, несколько облегчается выход эмбрионов. В большинстве случаев этот тип организации ГМ является временным: редии проходят его в начале жизни. Далее ГМ развивается и приобретает черты третьего, четвертого или пятого типа.

Следующий тип организации характерен для Notocotylidae. Их ГМ отчетливо гетерополярны (характеризуются последовательным расположением зон пролиферации, созревания и дробления).

Четвертый тип организации ГМ, являющийся также производным от второго, отмечен у редий некоторых представителей семейств Echinostomatidae и Psilostomatidae. Их ГМ сильно выступают в схизоцель. Соответственно, генеративные элементы в них ранжированы радиально. За счет дальнейшего выдвижения ГМ в зародышевую полость облегчается выход эмбрионов. ГМ этого типа располагаются каудально или на боковой стенке тела. Часто от них отходят пластинчатые структуры.

У редий Halipegidae и некоторых видов Echinostomatidae (например, *Echinostoma caproni*) ГМ свободно располагаются в схизоцеле и связаны со стенкой тела одной или несколькими ножками, образованными пластинчатыми структурами. Последние с одной стороны, являются продолжением эндоцисты, а с другой, переходят в сеть пластинчатых отростков звездчатых клеток ГМ. Благодаря такому положению изменяется ориентация зон: они располагаются концентрически. Эмбрионы могут выходить из такой ГМ почти по всей поверхности.

Логическим завершением данного ряда все большего обособления ГМ от паренхимы являются флотирующие ГМ некоторых дочерних спороцист (Strigeida и многие Plagiorchiida). В этом случае полностью утрачивается связь ГМ со стенкой тела, и она

переходит к свободному перемещению в зародышевой полости. Расположение зон пролиферации, созревания и дробления становится концентрическим.

Важно отметить, что границы между этими типами в достаточной степени условны. В течение жизни редии/спороцисты ГМ изменяется и, соответственно, может обладать чертами то одного, то другого типа. У редий, обладающих ГМ третьего, четвертого и пятого типа, зачаток ГМ, представленный группой недифференцированных клеток и ГК, закладывается в толще паренхимы, занимающей заднюю треть тела зародыша. По мере развития редии ГМ обособляется от паренхимы пластинчатыми структурами. Далее, уже после отрождения редии, ГМ постепенно выдвигается в схизоцель, сохраняя связь со стенками тела посредством многочисленных пластинчатых структур.

Приведенный выше ряд отражает эволюционную схему преобразований ГМ. Исходно предки партенит обладали гонадой диффузного типа (созревающие и зрелые ГК непосредственно контактировали с паренхимой). Далее в процессе развития ГМ стала обособляться от окружающих ее соматических структур благодаря появлению звездчатых клеток. На этом этапе эволюции мы и застаем большинство представителей семейств Echinostomatidae, Psilostomatidae, Paramphistomatidae, Opisthorchidae. Выдвижение ГМ в схизоцель, вероятно, в конце концов привело к появлению флотирующих ГМ, характерных для дочерних спороцист (Strigeida и многие Plagiorchiiida). В этом случае полностью утрачивается связь ГМ со стенкой тела, и она переходит к свободному перемещению в зародышевой полости.

Литература

- Dobrovolskij A., Ataev G. 2003. The nature of reproduction of trematodes rediae and sporocysts. Taxonomy, ecology and evolution of metazoan parasites. Vol. 1. Presses Universitaires de Perpignan. 249–272.
- Атаев Г.Л., Исакова Н.П., Добровольский А. А. 2007. Размножение партенит трематод *Echinostoma caproni* (Trematoda: Echinostomatidae). Паразитология. 41 (6): 512—525.
- Атаев Г.Л., Исакова Н.П. 2007. Герминальные массы партенит *Echinostoma caproni* (Trematoda: Echinostomatidae). Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Сборник научных трудов

кафедры зоологии РГПУ им. А.И. Герцена. Выпуск 7. СПб: ТЕССА. стр. 62 – 69.

- Исакова Н.П. 2008. Размножение партенит редиоидных видов трематод: Диссертация на соискание уч. степени кандидата биол. наук. СПб.
- Cort W.W., Ameel D.L., Van der Woude A. 1948. Studies on germinal development in rediae of the trematode order Fasciolatoidea Szidat, 1936. Journ. of Parasitol. 34: 428–451.
- Cort W.W., Ameel D.J., Van der Woude A. 1949. Germinal masses in redia embryos of an echinostoma and a psilostome. Journal of Parasitology 35, 6 (1): 579–582.
- Cort W.W., Ameel D.J., Van der Woude A. 1954a. Germinal development in the sporocysts and rediae of the digenetic trematodes. Experimental Parasitology 3: 185–225.
- Галактионов К.В., Добровольский А.А. 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб: Наука. 404 с.

N.P. Isakova

Reproduction of the daughter rediae of Psilostomatidae (Trematoda)

SUMMARY

Dynamics of the parthenites reproduction of the trematodes *Sphaeridiotrema globulus* and *Psilotrema tuberculata* (Psilostomatidae) was observed. These processes and early stages of embryogenesis are taking place only in special reproductive organ – germinal mass. Germinal mass always formed placed at the back part of the body. Really the process of reproduction had been finishing to the beginning of the generating of new age by parthenites.

П.С. Горбунов, А.Е. Зайцева, Ю.А. Лишафаева

**МОРФОЛОГИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ
КЛЕТОК ГЕМОЛИМФЫ ЛИЧИНОК СТРЕКОЗ
КОРОМЫСЛО БОЛЬШОЕ *AESCHNA GRANDIS*
(ODONATA, AESCHNIDAE)**

Гемолимфа насекомых разных отрядов, семейств, родов и видов различается по ее функциональной активности, химическому составу плазмы, по количественному и качественному составу гемоцитов. В настоящее время для характеристики состояния популяций и прогнозирования численности видов насекомых стали использовать анализ клеточного состава гемолимфы (Сиротина, 1961; Миселюнене, 1976; Запольских, 1983; Сагды, 1991; Лопатина, 1999 и др.). Исследование гемолимфы ряда насекомых показало, что морфология и количественное соотношение гемоцитов изменяется при действии патогенных факторов (Лескова, 1964; Бартнинкайте, Крищонене, 1986; Горбунов, 1989 и др.). Для осуществления гематологического контроля необходимо знать структуру гемолимфы в норме. Среди наиболее изученных, в этом аспекте, отрядов насекомых называются чешуекрылые, перепончатокрылые, жесткокрылые и двукрылые (Горбунов, 2004). Тем не менее, даже в этих отрядах исследователи отмечают недостаточность данных о форменных элементах гемолимфы отдельных видов (Запольских, 1976, 1977). Эта ситуация сохраняется и по сей день. Стрекоз, клопов, равнокрылых, веснянок, ручейников относят к наиболее плохо изученным группам насекомых, что представляет широкие перспективы для изучения гемолимфы насекомых данных отрядов в будущем (Gupta, 1985).

Морфофункциональная структура популяции гемоцитов стрекоз (Odonata) по данным разных авторов противоречива: от двух типов клеток (плазматоциты и гранулоциты) до шести-восьми (цистоциты, подоциты, тромбоциты, сферулоциты, эноцитойды, прогемоциты, фагоциты, макронуклеоциты) (Champan, 1969; Brehelin, Zachary, Hoffmann, 1978; Gupta, 1985; Крюкова и др., 1998; Горбунов, 2004; Муромцева, 2004).

Настоящая работа предпринята для изучения функциональной морфологии клеток гемолимфы личинок стрекоз коромысло большое (*Aeschna grandis*).

Материал и методика. Материал был собран в окрестностях п. Вырица Ленинградской области (биологическая станция РГПУ им. А.И. Герцена). Гемолимфу здоровых личинок I-IV возрастов исследовали на мазках, фиксированных метиловым спиртом и жидкостью Карнуа. Мазки окрашивали по Гимза (стандартный метод и с предварительным гидролизом в HCl). Гемоциты изучались также после прижизненного окрашивания нейтральным красным (1: 10 000).

Клетки измеряли на мазках фиксированных метиловым спиртом и окрашенных по Гимза при помощи светового микроскопа ЛОМО микмед-1 при увеличении ок. 20х об. 40. Микрофотографирование проведено на световом микроскопе (Leica DM5000). Для выведения гемоцитарных формул подсчитывали количественное соотношение гемоцитов разных групп на 100 клеток в 5 мазках и выводили средние данные.

Результаты и обсуждение. В гемолимфе личинок стрекоз *Aeschna grandis* можно выделить следующие 5 типов гемоцитов: сферулоциты, веретенovidные фагоциты, амeboидные фагоциты, прогемоциты и макронуклеоциты (по Сиротиной и Черной, 1965). При этом основную массу клеток гемолимфы составляют фагоциты, макронуклеоциты и прогемоциты. Размеры всех клеток представлены в таблице 1. На любой стадии развития даже у одной особи размеры гемоцитов могут значительно варьировать, что особенно характерно для фагоцитов. Для каждого возраста личинок характерно свое число групп гемоцитов и их процентное соотношение.

Прогемоциты на всех стадиях личиночного развития *A. grandis* представлены мелкими, округлыми клетками, которые имеют крупное ядро и незначительный объем цитоплазмы. Ядро имеет одно, реже два ядрышка. Хроматин ядра выявляется в виде плотного клубка, или сконденсирован в мелкие глыбки. Разная степень конденсации хроматина прогемоцитов связана с прохождением клеток разных стадий клеточного цикла, что характерно и для прогемоцитов других насекомых (Запольских, 1993). Прогемоциты имеют высокий митотический индекс, мультипотентны и способны к дальнейшей

дифференциации, приводящей к образованию специализированных клеток гемолимфы.

Макронуклециты встречаются в гемолимфе личинок III и IV возраста и проявляют некоторое морфологическое сходство с прогемоцитами. Клетки имеют округлую форму с неровной поверхностью, образующейся за счет мелких цитоплазматических выростов, указывающих на фагоцитарные свойства и способность поглощать вещества из гемолимфы, в результате чего в цитоплазме появляются вакуоли. Ядра макронуклецитов содержат одно-два ядрышка. Хроматин представлен плотно расположенными глыбками. Клетки сохраняют способность к митотическому делению, особенно высока митотическая активность в гемолимфе личинок IV возраста.

Прогемоциты и макронуклециты личинок стрекоз *A. grandis* являются малодифференцированными клетками гемолимфы и сходны с прогемоцитами других насекомых. Данные клетки участвуют в восстановлении состава гемоцитов, образуя при дифференциации все типы гемоцитов.

Фагоциты гемолимфы личинок стрекоз *A. grandis* представляют морфологически гетерогенную группу и встречаются в гемолимфе всех личиночных возрастов насекомого. Различие морфологии фагоцитов позволяет разделить их на два класса.

1-й класс: **веретенovidные фагоциты** являются крупными клетками, форма овальная или веретенovidная, с двумя тонкими цитоплазматическими отростками. Молодые веретенovidные фагоциты окрашиваются интенсивно азур-эозином, почти не имеют вакуолей. Зрелые клетки имеют овальное, рыхлое, зернистое ядро, хроматиновые глыбки расположены в виде продольных рядов. Цитоплазма окрашивается азур-эозином слабо, присутствуют мелкие вакуоли в удлинённых частях клетки.

2-й класс: **амебoidные фагоциты** являются крупными клетками, форма которых определяется количеством и формой цитоплазматических отростков. Ядро овальное, хроматин сконденсирован в крупные глыбки, обнаруживаются ядрышки. Цитоплазма мелкозернистая. Имеет хорошо развитую систему вакуолей

Материалы исследования фагоцитов личинок стрекоз *A. grandis* свидетельствуют о способности веретенovidных и амeбoidных фагоцитов к фагоцитозу, что позволяет рассматривать их

как защитные клетки гемолимфы. Возможно, фагоциты личинок стрекоз выполняют и трофические функции, что было отмечено для других видов насекомых (Тыщенко, 1976).

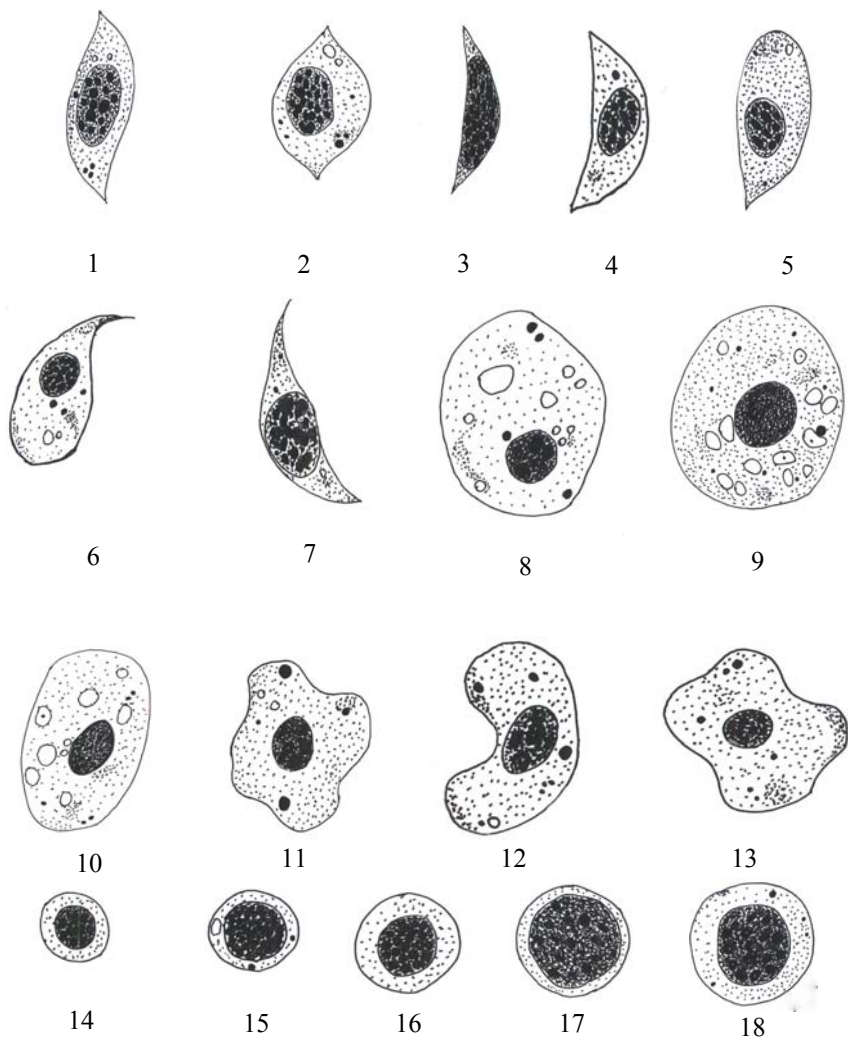


Рис. 1. Гемоциты личинок стрекоз коромысло большое (*Aeschna grandis*)
 1-7 – веретеновидные фагоциты; 8-10 – сферулоциты; 11-13 – амебoidные фагоциты; 14, 15 – прогемоциты; 16, 17, 18 – макрофаноциты

Сферулоциты встречаются у личинок *A. grandis* всех возрастов. Сферулоциты крупные, округлые клетки. Молодые клетки мелкие с плотным ядром, с возрастом оно разрыхляется. В ядре, как правило, одно крупное ядрышко. В цитоплазме сферулоцитов иногда встречаются крупные гранулы и обычны вакуоли разных размеров дающие различную окраску по Гимза. Сферулоциты обладают способностью выделять содержимое вакуолей и гранулы в окружающую плазму, что свидетельствует об их секреторной активности (Devauchelle, 1971).

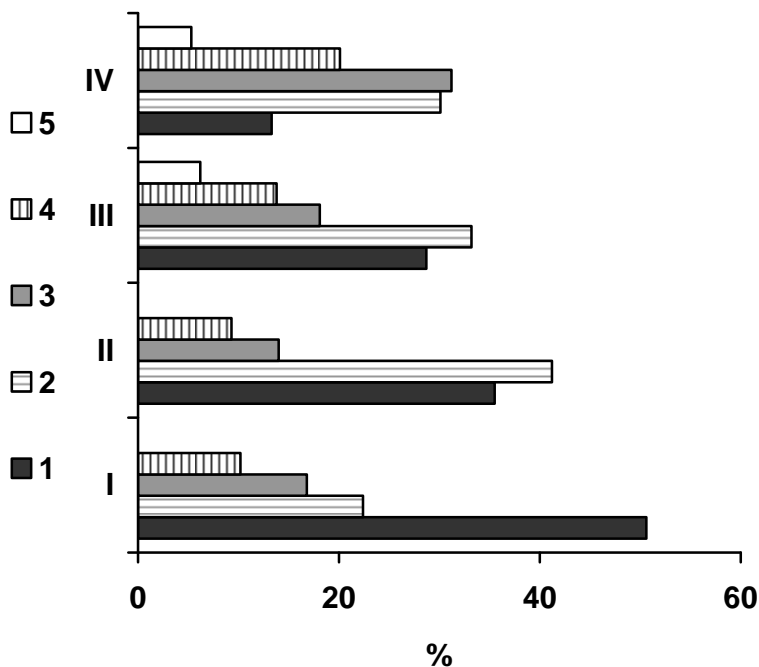


Рис. 2. Процентное соотношение различных типов гемоцитов в гемолимфе личинок разных возрастов (I-IV) стрекоз *A. grandis*
 1 – прогемоциты; 2 – веретеновидные фагоциты; 3 – амебоидные фагоциты; 4 – сферулоциты; 5 – макронуклеоциты

*Таблица 1. Морфометрическая характеристика гемоцитов личинок I возраста стрекоз *A. grandis**

Типы клеток	Размеры ядра, мкм ($M \pm m, \text{lim}$)		Размеры клетки, мкм ($M \pm m, \text{lim}$)	
	длина	ширина	длина	ширина
Прогемоциты	$5,1 \pm 0,44$ (0,8 – 11,0)	$4,4 \pm 0,40$ (1,1 – 10,9)	$7,2 \pm 0,46$ (3,1 – 13,1)	$6,9 \pm 0,54$ (2,4 – 17,1)
Веретеновидные фагоциты	$8,8 \pm 0,23$ (2,7 – 12,8)	$6,5 \pm 0,19$ (3,2 – 11,4)	$16,8 \pm 0,66$ (4,6 – 31,7)	$10,0 \pm 0,58$ (4,9 – 27,0)
Амебоидные фагоциты	$6,5 \pm 0,40$ (3,7 – 9,4)	$6,8 \pm 0,53$ (4,6 – 11,2)	$12,9 \pm 0,98$ (8,0 – 22,9)	$11,8 \pm 1,19$ (6,2 – 22,9)
Сферулоциты	$7,9 \pm 0,41$ (5,8 – 11,0)	$7,2 \pm 0,44$ (4,9 – 9,9)	$14,3 \pm 1,06$ (9,4 – 21,1)	$14,4 \pm 1,66$ (8,0 – 27,0)

*Таблица 2. Морфометрическая характеристика гемоцитов личинок II возраста стрекоз *A. grandis**

Типы клеток	Размеры ядра, мкм ($M \pm m, \text{lim}$)		Размеры клетки, мкм ($M \pm m, \text{lim}$)	
	длина	ширина	длина	ширина
Прогемоциты	$5,3 \pm 0,44$ (2,8 – 9,0)	$5,4 \pm 0,40$ (2,1 – 9,9)	$7,8 \pm 0,46$ (3,1 – 11,1)	$7,9 \pm 0,54$ (2,4 – 12,1)
Веретеновидные фагоциты	$7,7 \pm 0,40$ (2,4 – 11,2)	$7,5 \pm 0,38$ (3,2 – 12,6)	$15,6 \pm 1,32$ (4,8 – 32,0)	$11,8 \pm 1,04$ (4,0 – 29,1)
Амебоидные фагоциты	$8,5 \pm 0,41$ (6,4 – 9,6)	$7,0 \pm 0,65$ (4,0 – 10,4)	$11,4 \pm 0,47$ (9,7 – 13,1)	$16,6 \pm 1,31$ (9,6 – 20,8)
Сферулоциты	$8,2 \pm 0,24$ (6,2 – 10,4)	$7,8 \pm 0,31$ (5,6 – 12,5)	$18,4 \pm 1,38$ (8,0 – 34,4)	$13,7 \pm 0,85$ (6,4 – 25,6)

Таблица 3. Морфометрическая характеристика гемоцитов личинок III возраста стрекоз *A. grandis*

Типы клеток	Размеры ядра, мкм ($M \pm m$, lim)		Размеры клетки, мкм ($M \pm m$, lim)	
	длина	ширина	длина	ширина
Прогемоциты	6,3 ± 0,44 (2,8 – 10,0)	6,5 ± 0,40 (2,1 – 10,9)	8,8 ± 0,16 (3,1 – 11,1)	8,9 ± 0,59 (2,4 – 12,1)
Веретеновидные фагоциты	7,5±0,07 (4,7 – 12,8)	5,9±0,07 (2,2 – 10,0)	17,8±0,87 (10,6 – 37,8)	8,4±0,18 (5,6 – 16,9)
Амебоидные фагоциты	8,2 ± 0,28 (1,9 – 12,8)	7,2 ± 0,39 (4,9 – 9,4)	23,4±1,17 (12,8 - 34,7)	14,1±0,58 (6,56 – 20,0)
Сферулоциты	8,9 ± 0,44 (6,8 – 11,4)	8,1 ± 0,51 (5,9 – 12,9)	19,4 ± 0,38 (9,0 – 33,4)	15,7 ± 0,95 (7,4 – 21,6)
Макронуклециты	6,7 ± 0,17 (4,2 – 11,5)	6,5 ± 0,16 (2,5 – 9,0)	10,3 ± 0,29 (6,1 – 17,6)	10,1 ± 0,23 (5,4 – 15,7)

Таблица 4. Морфометрическая характеристика гемоцитов личинок IV возраста стрекоз *A. grandis*

Типы клеток	Размеры ядра, мкм ($M \pm m$, lim)		Размеры клетки, мкм ($M \pm m$, lim)	
	длина	ширина	длина	ширина
Прогемоциты	7,2±0,04 (3,7 - 11,9)	6,3±0,04 (2,8 - 11,6)	8,4±0,03 (3,7 - 12,1)	7,8±0,02 (4,1 - 11,8)
Веретеновидные фагоциты	8,1 ± 0,26 (7,2 – 9,0)	6,1 ± 0,33 (4,9 – 7,2)	18,5 ± 0,87 (15,8 – 21,1)	7,8 ± 0,19 (7,2 – 8,5)
Амебоидные фагоциты	9,06±0,06 (5,6 - 11,3)	8,0 ± 0,26 (4,9 – 12,8)	13,6 ± 1,11 (9,3 – 22,4)	13,1 ± 0,48 (8,0 – 20,8)
Сферулоциты	10,9±0,11 (7,8 – 15,9)	9,1±0,04 (6,5 – 12,8)	24,1±0,44 (19,0 – 33,7)	17,2±0,22 (11,8 – 23,4)
Макронуклециты	10,6±0,2 (5,9 – 16,9)	8,4±0,18 (4,4 – 14,4)	14,0±0,04 (12,8 – 18,7)	10,6±0,12 (6,5 – 15,3)

Типы гемоцитов, выявленные в ходе нашего исследования у личинок стрекоз *A. grandis* ранее не однократно указывались для разных групп насекомых (Горбунов, 2005). Описание морфологии гемоцитов соответствует аналогичным описаниям из литературы.

Прогемоциты, фагоциты и сферулоциты характерны для личинок *A. grandis* всех возрастов. Прогемоциты являются мультипотентными клетками гемолимфы. Фагоциты принимают активное участие в процессах гистолиза при линьке и выполняют трофическую функцию. Сферулоциты участвуют в обмене и коагуляции гемолимфы в отсутствие специализированных клеток (коагулоцитов). Макронуклециты появляются в гемолимфе только у личинок старшего возраста (III и IV) и в процессе дифференцировки превращаются в специализированные клетки. Появление их на старших возрастах свидетельствует о подготовке организма личинки к метаморфозу (Горбунов, 2005).

По результатам исследований, проведенных Муромцевой Л.Н. (2004) было установлено четыре типа гемоцитов у имаго стрекозы желтой *Sympetrum flaveolum* (прогемоциты, макронуклециты, энцитоида и фагоциты: округлые и веретеновидные) и три типа у стрекозы черной *Sympetrum danae* (прогемоциты, плазматоциты и фагоциты: округлые и веретеновидные). Морфологически все типы гемоцитов сходны с аналогичными клетками других насекомых, подавляющее большинство из них представлено фагоцитами (Муромцева, 2004).

Клетки гемолимфы других отрядов насекомых с неполным превращением изучены мало или данные отсутствуют. В своей обзорной работе А. Гупта (1985) сообщает о том, что клеточный состав гемолимфы богомолов (Mantoptera) представлен – прогемоцитами, плазматоцитами, гранулоцитами и сферулоцитами; веснянок (Plecoptera) – прогемоцитами, плазматоцитами, гранулоцитами, сферулоцитами и коагулоцитами; поденок (Ephemeroptera) – прогемоцитами, плазматоцитами, гранулоцитами и энцитоидами; ухверток (Dermaptera) – прогемоцитами, плазматоцитами, гранулоцитами, сферулоцитами и коагулоцитами. Исследования клеточного состава ухвертки обыкновенной в России позволили выделить только прогемоциты, фагоциты (плазматоциты) и гранулоциты (Муромцева, 2003).

Приведенные данные свидетельствуют, что у одних и тех же видов насекомых разными авторами выявлены различные типы гемоцитов. Так прямокрылые, полужесткокрылые и равнокрылые насекомые по данным Ларченко (1940, 1946, 1956) характеризуется клеточным составом из прогемоцитов, амeboцитов, веретенovidных клеток (лейкоциты) и микронуклеоцитов, а ряд исследователей считает, что у насекомых с неполным превращением этих отрядов гемоциты представлены: прогемоцитами, гранулоцитами, плазматocитами, энoцитoидами, сферулоцитами и цистocитами (Champan, 1969; Price, Ratcliffe, 1974; Brehelin, Zachary, Hoffmann, 1978 и др.). Существует мнение, что у этих групп насекомых имеется не меньше типов гемоцитов по сравнению с насекомыми с полным превращением (Богоявленский, 1932).

Клеточный состав гемолимфы личинок стрекоз *A. grandis* может служить показателем нормального состояния популяции данного вида насекомых и использоваться для прогнозирования их численности.

Литература

- Бартнинкайте И.С., Крищюнене Р.А. 1986. Морфология и функциональная активность клеток гемолимфы колорадского жука в онтогенезе // Тр. АН Лит. ССР. 1/93. С. 42-52.
- Богоявленский К. 1932. О форменных элементах крови насекомых // Арх. анат. гистол. и эмбриол. 11. 2. С. 361-387.
- Горбунов П.С. 1989. Патологические изменения гемоцитов пчел при нозематозе и варроатозе // Функциональная морфология клеток гемолимфы насекомых. Бирск: БирГПИ. С. 14-20. (Рукопись деп. в ВИНТИ 03.07.89 № 4372-В89).
- Горбунов П.С. 2004. Исторический обзор исследования клеточного состава гемолимфы насекомых // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научные труды кафедры зоологии РГПУ им. А.И.Герцена. Выпуск 4. Под ред. проф. М.А. Гвоздева. СПб.: ТЕССА. С. 134-170.
- Горбунов П.С. 2005. Морфология и функциональная активность клеточных элементов гемолимфы насекомых // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научные труды кафедры зоологии РГПУ им. А.И.Герцена. Выпуск 5. Под ред. проф. М.А. Гвоздева. СПб.: ТЕССА. С. 114-148.

- Запольских О.В. 1976. Морфологический и цитохимический анализ клеток гемолимфы рабочей пчелы // Цитология. 18. 8. С. 956-963.
- Запольских О.В. 1977. О новом типе гемоцитов тополевого пилильщика (*Heterarthrus ochropodae* Kl.) // Цитология. 19. 7. С. 818-820.
- Запольских О.В. 1983. Клетки гемолимфы трутневого расплода при варроатозе // Пчеловодство. 9. С. 17-18.
- Запольских О.В. 1993. Морфо-физиологические принципы классификации клеток гемолимфы насекомых. Бирск: БирГПИ. 53 с. (Рукопись деп. в ВИНТИ № 2724-В93).
- Крюкова Н.А., Глухов В.В., Харитонов А.Ю. 1998. Морфофункциональная структура популяции гемоцитов стрекоз рода *Aeschna* F. (Odonata) // Пробл. энтомол. в России. 1. С. 218-219.
- Ларченко К.И. 1940. Специализация клеток крови насекомых как экологическая основа их развития и размножения // Вестник защиты растений. 4. С. 23-32.
- Ларченко К.И. 1946. Роль клеток крови и жирового тела в цикле развития виноградного червеца (*Pseudococcus citri*) // Известия АН СССР, отд. биол. наук. 2. 3. С.203-210.
- Ларченко К.И. 1956. Закономерности онтогенеза насекомых // Тр. ЗИН АН СССР. 23. С. 5-214.
- Лескова А.Я. 1964. Патологические изменения гемолимфы гусениц яблоневой моли при заражении их эндобактерином // Исследования по биол. методу борьбы с вред. сельского и лесного хозяйства. Новосибирск. С. 61-64.
- Лопатина И.К. 1999. Сравнительное морфо-функциональное исследование клеток гемолимфы шмелей рода *Bombus*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург. 17 с.
- Миселюнене И.С. 1976. Изменения морфологии и соотношения различных типов клеток гемолимфы у гусениц капустной белянки при заражении энтобактерином // Цитология. 18. 10. С. 1220-1225.
- Муромцева Л.Н. 2003. Морфологический анализ гемоцитов имаго ухвертки обыкновенной // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Выпуск 3. СПб: ТЕССА. С. 92-95.
- Муромцева Л.Н. 2004. Морфология гемоцитов имаго стрекозы желтой *Sympetrum flaveolum* L. и стрекозы черной *Sympetrum danae* Sylz. // Омская биологическая школа. 1. С. 1-5.
- Сагды Ч.Т. 1991. Сравнительная и функциональная морфология гемоцитов жуков семейства чернотелки. Кызыл: Тувинское книжное изд-во. 143 с.
- Сиротина М.И. 1961. Гематологический контроль при разработке микробиологической борьбы с колорадским жуком // Докл. АН СССР. 140. 3. С. 720-723.

- Сиротина М.И., Черная Г.С. 1965. Анализ гемолимфы вредителей // Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих вредителей в лесах СССР. М.: Лесная промышленность. С. 137-170.
- Тыщенко В.П. 1976. Основы физиологии насекомых. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 364 с.
- Brehelin M., Zachary D., Hoffmann J. 1978. A comparative ultrastructural study of blood cells from nine insect orders // Cell and Tissue Res. 195. 1. P. 45-57.
- Chapman R.F. 1969. The insects, structure and function. London. 819 p.
- Devauchelle G. 1971. Etude ultrastructurale des hemocytis du coleoptere *Melolontha melolontha* (L.) // J. Ultrastruct. Res. 34. 5-6. P. 492-516.
- Gupta A.P. 1985. Cellular elements in the hemolymph // Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology / Edited by G.H.Kerkut, L.I.Gilbert. Oxford. 3. P. 401-451.
- Price C.D., Ratcliffe N.A. 1974. A reappraisal of insect haemocyte classification by the examination of blood from fifteen insect orders // Z. Zellforsch. 147. P. 537-549.

P.S. Gorbunov, A.E. Zaitseva, U.A. Lishafaeva

Morphology and functional activity of hemolymph cells in the larvae of *Aeschna grandis* (Odonata, Aeschnidae)

SUMMARY

The cell composition of hemolymph has been studied at the larvae of the dragonfly, *Aeschna grandis*. The following types of hemocytes were isolated and described: prohemocytes, macronucleocytes, phagocytes, sphaerulocytes. The dynamics of the qualitative and quantitative composition of hemocytes was observed with respect to the insect developmental stage and age.

ЗНАЧЕНИЕ СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ ДЛЯ СТАБИЛЬНОСТИ ГЕННЫХ ЧАСТОТ В ПОПУЛЯЦИЯХ С ОГРАНИЧЕННОЙ ЧИСЛЕННОСТЬЮ

В настоящее время сохранение исчезающих видов животных продолжает оставаться одной из актуальных научных и организационных проблем биологов и специалистов разного направления. Более конкретно, в области разведения животных, эта проблема превратилась в проблему охраны не вида, а его породного разнообразия. Породы в этом случае по рангу выступают в роли популяций, образующих в природе эволюционно динамическую структуру вида.

Ввиду ряда специфик в биологии и технологии использования птиц она отчетливо и раньше, чем в других отраслях, проявилась в птицеводстве. Интенсивное развитие промышленного птицеводства, с одной стороны, позволило резко поднять эффективность производства мяса и яиц, но с другой стороны, ввиду использования в этих целях специально созданных, исключительно высокопродуктивных промышленных кроссов, создало неблагоприятные условия, угрожающие существованию многих сотен пород разных видов сельскохозяйственных птиц.

Целесообразность сохранения малочисленных пород птиц, являющихся генетически структурным компонентом вида, но терпящих угрозу исчезновения, теперь, мало у кого вызывает сомнения. Поскольку содержание птиц требует соответствующих затрат труда и времени, притом их размеры прямо пропорциональны объему поголовья, встает неизбежный вопрос до каких пределов можно сократить численность животных в группе, которая будет генетически репрезентативно представлять породу.

Известно, что выживаемость любой популяции зависит от численности особей, поло-возрастной структуры и темпов размножения животных (Шафер, 1989; Уоррен и др., 1989). Эти параметры определяют динамику генетического равновесия в сообществах замкнуто размножающихся особей. Поэтому для создания генофондных групп определенной породы отбор птиц, определение их численности, соотношение самцов и самок должны осуществляться с учетом биологии размножения, особенностей их

онтогенеза по объективно обоснованным критериям, а не произвольно, исходя из соображения экономической целесообразности. Конечно, на сегодняшний день существует множество моделей, предложенные разными авторами, удовлетворяющие в разной степени вышеизложенные требования, но до сих пор остается не доказанным их применимость при длительном разведении птиц, данными экспериментальных исследований (Lerner, 1950; Jaar, 1963).

Целью настоящей работы было показать с помощью моделирования генетические последствия изменения соотношения полов в стаде (с поголовьем 120 самок и 120 самцов), предназначенного для охраны генофонда исчезающих пород птиц.

Динамику изменчивости генных частот в зависимости от числа особей с различными соотношениями полов можно было бы промоделировать на мышах или дрозофилах, создав группы с особями, отличающиеся 5-6 парами контрастно наследуемыми признаками при заданных концентрациях генов и фиксировать результаты панмиксии по поколениям. Однако, ввиду отсутствия у нас такой возможности, мы были вынуждены апробировать эту идею на игровом лототроне. Естественно, нам было необходимо исходить из ряда допущений: 1) спаривание самцов и самок происходит случайно и равновероятно; 2) генетический вклад каждой особи в формировании генофонда следующего поколения равнозначен; 3) отсутствует давление отбора и мутаций.

Условно было принято, что необходимое поголовье птиц для генофондного стада в каждом поколении отбирается из 400 (200 самок и 200 самцов) голов животных. Особи отличаются по одной паре альтернативных признаков с аллелями A и a с концентрациями по 0,5, т.е 100 гол с генотипом AA , 200 – Aa и 100 – aa . На игровых шарах эти генотипы были обозначены соответственно черной, голубой и белой окраской, кроме того половина шаров была помечена знаком, обозначающим пол самца.

Было промоделировано 4 варианта генетических событий, происходящих в течение 20 поколений отбора особей. Во всех вариантах по всем поколениям количество самок оставалось неизменным и равнялось 120 головам (отбиралось в каждом поколении из числа 200 самок). Тогда как число самцов в 1 варианте составляло – 60 голов или 1/2 от поголовья самок, во 2-м – 40 или 1/3,

в 3-м – 24 или 1/5 и в 4-м – 12 или 1/10. В каждом варианте и в каждом поколении они отбирались из числа 200 самцов.

Случайный отбор имитировался выемкой соответствующего количества шаров, подвергнутых тщательному перемешиванию. По количеству шаров разного цвета определили генотипический состав популяций и рассчитали концентрации каждой аллели. В соответствии полученным результатом определяли число особей разных генотипов у «птиц» следующего поколения с поголовьем 400 голов. $C_v(\%)$ рассчитали по формуле $C_v = \frac{\overline{x}}{\sigma} \times 100$, где σ – стандартное отклонение, \overline{x} – средняя арифметическая. Во всех вариантах $N = 20$ (число поколений отбора), число степеней свободы 1.

Анализируя данные, представленные таблице 1, прежде всего, следует сказать, что поскольку число самок во всех вариантах было одно и то же, основная доля увеличения изменчивости генотипов обусловлена соответствующим уменьшением числа самцов в каждом варианте.

Таблица 1.

Зависимость величины изменчивости генотипов и концентрации аллелей от числа особей и соотношения полов в группе

Варианты	Соотношение ♀ и ♂ и число особей	Генотипы (C_v , %)			Концентрация аллелей (C_v , %)	
		AA	Aa	aa	A	a
I	120/60 (1/2)	15.8	10.3	13.6	2.3	3.0
II	120/40 (1/3)	24.5	13.3	25.2	4.1	4.4
III	120/24 (1/5)	36.1	22.7	31.4	6.3	5.5
IV	120/12 (1/10)	39.8	29.0	73.0	27.7	25.8

В целом из таблицы 1 видно, что результаты «эксперимента» находятся в русле теоретически ожидаемых колебаний, т.е., чем меньше объем выборки, тем больше размах случайных колебаний, ведущих к падению генетической стабильности в группе. Но здесь обнаруживается более конкретная картина ожидаемых изменений. Так, в первом варианте, где «размножаются» 120 самок и 60 самцов величина изменчивости (попадание соответствующих генотипов в

группу, отобранных особей в течение 20 поколений) генотипов и концентраций аллелей по сравнению со всеми другими вариантами наименьшая, а в 4 варианте – наибольшая.

Изменчивость концентрации аллелей A и a на уровне 27.7 и 25.8% в 4 варианте в 8-10 раз превышает уровень первого варианта, хотя разница в числе самцов между ними составляет 5 раз или 12 против 60. Иначе говоря, этот пример просто напросто красочно показывает на характер проявления эффекта малого числа для случайных событий. Теперь, если допустить, что организована некая генофондная ферма, состоящая из 120 самок и 12 самцов (4 вариант), то нетрудно представить достаточно реальную картину, что аллели, которые имеют концентрацию на уровне 0.1-0.2 могут быть утеряны за небольшой срок – 10-15 поколений их размножения. А если, таких генов в группе немало и притом, если они же определяют генофондную ценность этой группы, то само собою следует однозначный вывод, что этот вариант должен быть исключен, как малонадежный для поставленной цели.

Изменчивость анализируемых показателей во втором варианте «опыта» на 20-40 % меньше, чем в третьем, а по сравнению с первым – настолько же больше. Это совершенно закономерно, так как число самцов в разные стороны от второго варианта отличается почти на одинаковую величину – на 20 и 16 голов соответственно. Следовательно, идеальным вариантом для нашей цели может быть только стадо, состоящее из 120 самок при наличии в нем так же 120 самцов (соотношение 1:1).

Однако, если учесть, что самцы кур, индеек, гусей, уток и многих других видов птиц полигамные животные, то стадо с таким количеством самцов будет представлять арену бурных драк и установления жестких иерархических отношений в спаривании с самками, т.е., произойдет нарушение основополагающего принципа теоретических основ свободного спаривания и сокращение фактического соотношения полов до уровня существующего в природных популяциях. Следовательно, при содержании полигамных птиц в больших группах, состоящих из нескольких семей, не возможно, получить равное число потомства от каждой родительской особи. Но, зато материальный ущерб от драк самцов (в таких условиях начнут драться и самки) будет значительным.

Без дальнейшего углубления в детальные подробности этого анализа можно сказать, что будет совершенно логичным выбор нечто среднего между двумя крайностями, который наполовину удовлетворяет требования каждой из сторон. Тогда таким средним, само собою разумеющимся вариантом, очевидно, будет соотношение полов 1:5 для стад из 120 самок. Однако, надо сказать, что при таком безвыходном положении, такое соотношение полов, скорее всего, подошло бы для разведения птиц с более легкими и подвижными самцами, чем для птиц мясных пород и видов, так как у последних самцы более спокойные и драки между ними возникают реже, чем у первых. Поэтому, исходя из этого рассуждения, для последних можно было бы выбрать вариант с соотношением полов – 1:4. Однако, несмотря на обоснованности предлагаемых вариантов логическими доводами и данными моделирования, следует признать, что все это будет соответствовать выделению множеств семей полигамных птиц «коммунальное жильё», которое является источником тяжелых стрессов.

Если, все же, сохранение генов в генофонде породы с наименьшей их изменчивостью является приоритетной задачей перед остальными хозяйственно-экономическими вопросами, то очевидно, что следует выбрать соотношение полов в стаде с ограниченной численностью 1:1. Однако, такая генетическая «роскошь» будет реализована на самом деле, при условии, если, только окажется возможным формировать 5-6 групп из 120 самцов (отобранных в раннем возрасте и выращенных изолированно) и если, так же окажется реальными возможности их использования попарно с коротким интервалом (1-2 дня) в период воспроизводства птиц, т.е., когда каждый самец имеет равные шансы в воспроизводстве себе подобных в равных количествах наравне с другими конкурентами.

В свете этих требований, перспективным способом, нам кажется, является искусственное осеменение птиц со смешанной спермой самцов, а еще лучше – создать банк глубоко замороженных зигот. Повышение гетерозиготности птиц так же может быть одним из способов стабилизации динамики изменчивости генных частот в охраняемых популяциях (табл. 1). Однако эти идеи подлежат предварительной экспериментальной проверке.

Выводы

1. В малочисленных (240 голов) популяциях снижения численности самцов оказывает непропорционально возрастающее влияние на размах изменчивости генных концентраций.

2. Максимальную стабильность колебания генных частот в малочисленных (модельных) популяциях можно обеспечить только при соотношении полов 1:1.

3. Для полигамных птиц соотношение полов 1:1 при содержании их в общем стаде, вероятно, не дает ожидаемый генетический эффект ввиду установления половой иерархии между самцами.

Предложения

1. Равенство самцов по числу потомства в малочисленных популяциях при соотношении полов 1:1 может быть обеспечено за счет ротации самцов небольшими группами, состоящих из «ужившихся» в условиях изолированного воспитания особей.

2. Соотношение полов 1:5 и 1:4 может быть установлены для сохранения генофонда соответственно яичных и мясных пород разных видов птиц при наличии 120 самок в стаде.

Литература

- Шаффер М. 1989. Минимальные жизнеспособные популяции: как быть с неопределенностью. Сб. Жизнеспособность популяций. М., Мир.
- Уоррен Дж. и др., 1989. Минимальная численность, обеспечивающая выживание популяции в условиях катастроф. Сб. Жизнеспособность популяций. М., Мир.
- Jaap R. 1963. Minimum population size and source of stock for gene pool. World's Poul. 21, 2.
- Lerner N. 1950. Population genetics and animal improvement. Cambridge University Press. London.

К.К. Karimov

The role of sex ratio for the stability of gene frequencies in populations with limited number of specimens

К.К. Каримов

ПРИМЕРНАЯ ПРОГРАММА УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ ПРИКЛАДНАЯ ЗООЛОГИЯ

УЧЕБНАЯ ДИСЦИПЛИНА ПРИКЛАДНАЯ ЗООЛОГИЯ (Модуль – Прикладная биология)

Направление: естественнонаучное 050102.65

Специальность: биология

Специализация/Профиль: биология и экологический туризм -050102.65/01

Курс: 5

Квалификация - бакалавр

Форма обучения - очная

Семестр: 10

Трудоемкость:

Количество часов на дисциплину всего: 88

Количество аудиторных часов на дисциплину: 44

из них: лекции – 22; лабораторные занятия – 22; самостоятельная работа – 44.

Текущая аттестация: решение тестовых задач, выполнение самостоятельных работ, усвоение терминов и основных понятий по предмету.

Итоговая аттестация: зачет с учетом результатов текущей аттестации, посещаемости и ответов на вопросы по предмету для зачета.

Цель освоения дисциплины: формирование базовых знаний и практических умений в соответствии с требованиями профессиональных компетенций.

Задачи дисциплины:

- интеграция научных знаний из разных отраслей биологии для обеспечения целостного представления теоретических основ прикладной зоологии;
- освоение методических основ организации работы по разведению животных разных видов для хозяйственного использования.

Принципы отбора содержания и организации учебного материала

Обеспечение наукоемкости - включение в содержание предмета достоверных научных данных и знаний, использование материалов, развивающих научное мышление, расширение сферы применения творческого подхода при решении текущих и внештатных задач, построение

курса, нацеленное на закрепление в сознании принципа причинно - следственных связей биологических явлений и процессов.

Обеспечение фундаментальности - базируется на методологии и принципах организации образовательной технологии классической и современной педагогической науки; исходит из необходимости обеспечения долговременной и эффективной работоспособности программы согласно требованиям отечественных и международных образовательных стандартов.

Место дисциплины в структуре ОПП бакалавриата

Взаимосвязь дисциплины с другими частями ООП – для освоения материалов дисциплины студенты имеют достаточный объем знаний и практических умений по общебиологическим дисциплинам, изученных ими на предыдущих курсах: зоология, ботаника, анатомия и физиология человека и животных, генетика, эмбриология, гистология, цитология, органическая и биологическая химия и др.

Требования к "входным" знаниям: знание фундаментальных положений, законов и закономерностей организации и функции живых систем, по вышеперечисленным общебиологическим дисциплинам.

Компетенции обучающегося

В результате освоения дисциплины обучающийся должен:

ЗНАТЬ: историю развития животноводства, современные направления технологического, селекционно-генетического и экономического прогресса в разных отраслях животноводства, роль науки в этих качественных преобразованиях, производственную характеристику основных пород домашних и сельскохозяйственных животных.

УМЕТЬ: эффективно использовать знания и умения по соответствующим отраслям животноводства в практике преподавания для обогащения учебного материала данными из живой действительности сельскохозяйственной практики; квалифицированно консультировать по вопросам воспроизводства, выращивания, кормления и содержания животных разных видов.

ВЛАДЕТЬ: способностью оценивать племенную и товарную ценность молодняка и взрослых животных, отличать животных основных пород разных видов, организовать мини производства по кролиководству и птицеводству.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ПРОГРАММЫ

Введение. Предмет и задачи прикладной зоологии. Прикладная зоология как наука, предмет и задачи, исторические

этапы ее развития, структура прикладной зоологии. Происхождение, очаги и время одомашнивания разных видов животных. Системные изменения в анатомо-морфологическом строении, в строении и функции органов и тканей, изменения хозяйственно-полезных и продуктивных признаков.

Животноводство – отрасль производственной деятельности человека. Производственные ресурсы разных отраслей животноводства – породы разных видов животных, средний уровень их продуктивности, биологически полезные свойства продуктов животноводства, нормы потребления, фактический уровень их производства и среднегодового потребления на душу населения по странам мира. Сырьевые продукты и их экономическое значение, культурно-эстетическая ценность животных, использование их в научных экспериментах, производстве биологически активных и медицинских препаратов. Спортивные игры с участием разных видов животных, использование их в исполнении культовых обрядов.

Породообразование как способ повышения производительности труда. Понятие о породе, экономические предпосылки создания высокопродуктивных пород в прошлом, породы – памятники доисторического, античного животноводства. Факторы породообразования – экономические стимулы, наличие исходного материала, природно-климатических условий, уровень развития науки и техники, менеджмент. Структура породы – линия и семейство, их определение и значение для прогресса породы. Принципы классификации пород – зоологическая, географическая и производственная. Высококультурные заводские породы, местные и аборигенные породы разных видов животных.

Системы разведения животных – технологическая основа производства товарной и племенной продукции. Принципы чистопородного разведения- разведения по линиям и семействам – основной метод поддержания и совершенствование породы. Вводное скрещивание – метод исправления недостатка породы. Поглотительное скрещивание – метод преобразования примитивных пород в культурную высокопродуктивную породу. Промышленное скрещивание – метод получения высокопродуктивных товарных животных. Заводское скрещивание – метод создания исходного материала для создания новой породы. Межвидовая гибридизация –

метод получения исходного материала для селекции и производства товарных животных.

Онтогенез – закономерности роста и развития особи - факторы эффективности производственной технологии. Особенности эмбрионального развития плода разных видов животных, технологические приемы получения приплода, уход за молодняком в период новорожденности и до отъема от матерей. Сроки хозяйственного использования животных, техника воспроизводства животных – вольная и ручная случка, искусственное осеменение – методы получения семени, оценка качества семени, способы улучшения качества семени, способы длительного хранения семени. Преимущества и эффективность применения искусственного осеменения. Меры преодоления, возможных, негативных последствий широкомасштабного использования семени единичных высокоценных самцов производителей.

Теоретические основы селекции животных. Закономерности наследования породных и продуктивных признаков, оценка взаимодействия генотип и среда в наследовании количественных признаков, методы оценки наследования признаков продуктивности. Понятия о нормальном распределении, среднеарифметическом, среднеквадратическом отклонении, ошибке среднеарифметической, достоверности различия, коэффициенте наследуемости и корреляции.

Современные методы повышения эффективности животноводства.

Теоретические основы и технологические принципы организации крупномасштабной селекции, эффективность их применения в разных отраслях животноводства. Селекционный центр, эливер, банк гамет и зигот, АСУ селекционным процессом. Методы оценки самцов производителей по качеству потомства, методы выявления носителей генетических аномалий. Применение методов биотехнологии и геной инженерии в получении трансгенных, химерных и имплантатных животных.

Технология производства молока и говядины. Производственная характеристика молочных пород крупного рогатого скота: голландская порода – коренная порода европейских молочных пород, голштинофризы – высокоудойная порода американской селекции, айрширская порода – высокоудойная жирномолочная

порода. Отечественные молочные породы – черно-пестрая, холмогорская, ярославская. Способы доения и оценка качества молока, учет молочной продуктивности коров.

Мясные и мясомолочные породы крупного рогатого скота: скороспелые специализированные мясные породы крупного рогатого скота – герефорд, шортгорн, абердино-ангусская, лимузин, шаролье, голловейская, санта-гертруда, особенности использования зарубежных пород в производстве говядины. Симментальская, костромская породы. Казахская белоголовая - мясная порода степных зон. Показатели оценки мясной продуктивности крупного рогатого скота, факторы повышения эффективности производства говядины.

Технология производства свинины. Производственная характеристика основных пород свиней: английская крупная белая, ландрас, дьурок, брейтовская, кемеровская, уржумская. Технология выращивания и откорма гибридных поросят. Количественные и качественные показатели оценки мясной продуктивности свиней. Факторы повышения эффективности производства свинины.

Технология производства продуктов птицеводства. Методы создания и эффективность использования кроссов птиц. Показатели оценки яичной продуктивности гибридных несушек. Производственная характеристика зарубежных и отечественных яичных кроссов кур. Мясное птицеводство – показатели продуктивности птиц бройлерных кроссов кур, уток и индеек. Использование гусей, перепелов и голубей для производства мяса птиц. Производство гусяной печени. Технология и режим инкубации яиц. Факторы повышения эффективности производства продуктов птицеводства.

Кормление – главный фактор эффективности животноводства. Современные методы кормопроизводства. Классификация кормов. Переваримость кормов, факторы, влияющие на показатели кормов. Методы оценки переваримости кормов. Питательная ценность кормов и методы ее оценки. Факторы, обуславливающие разный уровень потребности животных в питательных веществах. Нормы кормления, методы их определения, принципы нормированного кормления. Техника составления рациона. Факторы повышения эффективности кормления.

Темы ЛЕКЦИЙ

1. Предмет и задачи прикладной зоологии
2. Животноводство - отрасль производственной деятельности человека
3. Породообразование – фактор повышения производительности труда
4. Системы разведения животных – технологическая основа производства товарной и племенной продукции
5. Онтогенез - закономерности роста и развития – факторы эффективности производственной технологии
6. Теоретические основы селекции
7. Современные методы повышения эффективности животноводства
8. Технология производства молока и говядины
9. Технология производства свинины
10. Технология производства продуктов птицеводства
11. Кормление – главный фактор эффективности животноводства

Темы ЛАБОРАТОРНО-ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАНЯТИЙ

1. Составление и обсуждение схемы взаимосвязи признаков экстерьера, конституции, интерьера и продуктивности животных
2. Экстерьер: стати тела, пороки и недостатки экстерьера
3. Типы конституции, описание и оценка типов конституции
4. Измерение животных, вычисление индексов телосложения
5. Глазомерная оценка экстерьера животных
6. Ознакомление с экстерьером, типом телосложения и продуктивностью животных разных пород крупного рогатого скота
7. Составление родословных, определение степени родства, вычисление коэффициента инбридинга
8. Мечение животных, оформление племенных карточек, анализ записи ГПК
9. Оценка общей племенной ценности и определение племенной категории животных
10. Определение переваримости и питательной ценности кормов
11. Составление рациона для разных групп животных

Темы САМОСТОЯТЕЛЬНЫХ РАБОТ

1. История выведения орловских рысаков и современные направление племенной работы с ними
2. Тяжеловозные породы лошадей Франции, история их использования в российском коневодстве
3. Технология производства, химический состав и полезные свойства кумыса
4. Служебные породы собак России, поголовье, распространение и особенности племенной работы
5. Охотничьи породы собак России, поголовье, распространение и особенности племенной работы

6. Декоративные породы собак в России, поголовье, распространение и особенности племенной работы
7. Породы кошек
8. Содержание и разведение канареек
9. Содержание волнистых попугайчиков
10. Техника дрессировок служебных собак
11. Технология производства и полезные свойства йогурта
12. Методы глубокого замораживания гамет и зигот
13. Методы леофилизации гамет и зигот
14. Полезные свойства молочнокислых продуктов
15. Биотические и абиотические компоненты аквариума, их оптимальные соотношения
16. Опасные инфекционные болезни домашних птиц, их лечение и профилактика
17. Опасные инфекционные болезни собак, их лечение и профилактика
18. Опасные инвазионные болезни собак, лечение и профилактика
19. Опасные инвазионные болезни кошек, лечение и профилактика
20. Режимы инкубации яиц домашних птиц
21. Разведение мясных пород кроликов в личном подворье
22. Декоративные породы кур
23. Декоративные породы кроликов
24. Карликовые породы свиней
25. Породы пони
26. История и география игр петушиных боев
27. История возникновения и развития испанской корриды
28. Овцы в культовых обрядах
29. Высшая школа верховой езды
30. Конкур
31. Гусиные бои в России - в истории и в наши дни
32. Хаски друг и помощник человека
33. Конрад Лоренц и его серые гуси
34. Критический анализ "Соломоново кольцо" К.Лоренца
35. Гусиная печень – деликатес, способы приготовления и полезные свойства
36. Пищевая ценность яиц водоплавающих птиц
37. Генетика масти лошадей
38. Разведение коз, породы, полезные свойства козьего молока
39. Термическая обработка мяса и ее влияние на вкусовые качества и полезные свойства изделий из него
40. Лошади участники великих военных сражений (в картинах художников)
41. Собаки участники сражений в Великой отечественной войне (в литературных произведениях)
42. Собаки охранники государственной границы

43. Яки в жизни горцев
44. Буйволы - неумомимые и выносливые землепашцы
45. Мораль "Собачье сердце" М.Булгакова

Темы КУРСОВЫХ РАБОТ

1. Технология заготовки и способы улучшения кормовых достоинств сенажа
2. Значение витаминов А и Е в повышении плодовитости свиней
3. Повышение качества овчины за счет минеральной подкормки овец
4. Использование простагландинов в повышении плодовитости коров
5. Межпородное скрещивание для повышения мясной продуктивности кроликов
6. Особенности зоотехнической и племенной работы, использованные в создании орловских рысаков
7. Перспективы разведения ондатры в неволе
8. Создание оптимальных условий для выращивания цыплят

Темы ВЫПУСКНЫХ КВАЛИФИКАЦИОННЫХ (ДИПЛОМНЫХ) РАБОТ

1. Исследование динамики частот аллелей по 3 парам независимо наследуемых генов в зависимости от изменения соотношения полов и числа особей в генофондных популяциях кур
2. Усиление иммунной защиты для снижения заболеваемости кроликов пастереллезом
3. Аномалии в развитии эмбрионов при нарушении режима инкубации куриных яиц
4. Межпородные различия в устойчивости к кокцидиозу кроликов биологической станции
5. Влияние разных сроков отъема крольчат на конечный результат их мясной продуктивности

МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ САМОСТОЯТЕЛЬНЫХ РАБОТ

Самостоятельной работой является: изучение специальных тем и разделов теоретического курса, вынесенных за рамки аудиторных занятий по рекомендованным литературным источникам, выполнение курсовых работ, написание реферат - докладов, создание презентаций.

При выполнении любых из этих видов самостоятельной работы является важным:

1. Глубокое осмысление сути работы.
2. Обосновать актуальность изучаемой темы или вопроса.
3. Указать ожидаемые результаты и область их применения.

4. Точная формулировка цели работы.
5. Определение задачи - как ряд способов достижения, намеченной цели.
6. Составление плана логической схемы последовательного изложения материала.
7. Распределение материала по схеме.
8. Логический анализ материалов изложения.
9. Обобщения материалов изложения.
10. Сформулировать выводы по результатам анализа и обобщений изученного материала.
11. Составление отчета, написание текста доклада, снабжение их иллюстративным материалом, создание презентации.
12. Указать библиографию, интернет - ресурсы, приложить список рекомендуемой литературы.

ВОПРОСЫ ЗАЧЕТА

1. Порода, ее структура и функции структурных групп породы.
2. Факторы породообразования, значение породы в повышении производительности труда.
3. Принципы классификации пород, древние и античные породы домашних и сельскохозяйственных животных.
4. Высококультурные заводские и аборигенные породы отечественной и зарубежной селекции.
5. Заводская и генеалогическая линии и их роль в совершенствовании пород.
6. Семейство, методы, цель и задачи его создания.
7. Производственная характеристика голландской, голштинофризской и ярославской пород крупного рогатого скота.
8. Производственная характеристика симментальской и костромской пород крупного рогатого скота.
9. Принципы организации и ведения крупномасштабной селекции, предпосылки ее экономической эффективности.
10. Сравнительная характеристика лошадей арабской, орловской и чистокровной английской пород.
11. Инбридинг и аутбридинг, цель и задачи их применения в разведении животных.
12. Генетические предпосылки производства гибридных животных, экономическая эффективность их производственной эксплуатации.
13. Английская крупная белая порода и ландрас – основы производства гибридных поросят и повышения эффективности производства свинины.
14. Очаги и время одомашнивания, биологические свойства, обуславливающие хозяйственно полезные ценности крупного рогатого скота.
15. Романовская порода овец и ее уникальные свойства продуктивности.

16. Орловские рысаки, история создания, современное состояние племенного дела по ее совершенствованию.
17. Тонкорунные породы овец, показатели качественной оценки тонкой шерсти и руна.
18. Биологически полезные свойства продуктов животноводства, нормы их потребления.
19. Методы создания промышленных кроссов сельскохозяйственных птиц.
20. Закономерности лактации и факторы молочной продуктивности коров.
21. Закономерности наследования количественных признаков - удой, мясная, яичная продуктивность, показатели их оценки.
22. Сущность и необходимость вычисления коэффициента инбридинга.
23. 10 преимуществ искусственного осеменения самок по сравнению с ручной и вольной случкой.
24. Государственная племенная книга и ее значение в чистопородном разведении животных.
25. Методы получения химерных животных и перспективы их широкомасштабного хозяйственного использования.
26. Генетическая опасность широкомасштабного использования высокоценных генотипов, методы выявления носителей рецессивных мутаций.
27. Методы (биотехнологии) повышения генетического вклада самок в прогрессивное развитие породы.
28. Цель и задачи, примеры использования методов вводного скрещивания животных.
29. Понятие об общей племенной ценности животных и методы ее оценки.
30. Методы получения трансгенных животных, состояние и перспективы их широкомасштабного применения в разведении животных.
31. Экстерьер, стати тела, измерение животных и методы оценка экстерьера животных.
32. Производственная характеристика пород шаролье, лимузин и герефорд, целесообразность их хозяйственного использования.
33. Показатели оценки мясной продуктивности животных.
34. Яичная продуктивность современных кроссов кур, особенности технологии производства яиц.
35. 10 преимуществ машинного доения коров, типы и производительность современных доильных установок.
36. Очаги и время одомашнивания крупного рогатого скота, овец, коз и свиней.
37. Типы конституции, характерные анатомо-морфологические и гистологические признаки разных типов конституции.

38. Современные широко распространенные бройлерные кроссы кур, показатели продуктивности, экономическая эффективность их использования.
39. Сибирская язва, бруцеллез и туберкулез животных, пути заражения человека и меры профилактики.
40. Технология и режим инкубации яиц разных видов сельскохозяйственных птиц.
41. Широко распространенные породы мясных кроликов, показатели их продуктивности, факторы экономической эффективности производства крольчатины.
42. Классификация кормов, факторы питательной ценности кормов и единицы ее оценки.
43. Сущность понятия общей племенной ценности животных и методы ее оценки.
44. Методы определения норм кормления и техника составления рациона.
45. Симментальская и костромская породы, тип и уровень продуктивности, районы распространения, экономическая эффективность хозяйственного использования.
46. Прогноз генетического прогресса с использованием показателей коэффициента наследуемости, селекционного дифференциала, среднеарифметических и достоверности различия.
47. Методы и эффективность отбора по высоко – и низко наследуемым признакам.
48. Промышленное скрещивание, цель и задачи его применения, примеры широкомасштабного производственного использования.
49. Мясо, виды мяса, морфологическая структура, химический состав и полезные свойства мяса.
50. Теоретические основы разведения и селекции животных, источники их обогащения новыми научными достижениями.

ЛИТЕРАТУРА

основная:

1. Ващенко И.М. Биологические основы сельского хозяйства. М., 2004.
2. Егоров Т.А. Основы биотехнологии. Новосибирск: Прогресс, 2008.
3. Животноводство. Учебник. М.: Агропромиздат, 1985.
4. Константинов В.М. Сравнительная анатомия позвоночных животных. М.: Атлас, 2005.
5. Красота В.Ф., Лобанов В.Т., Джапаридзе Т.Г. Разведение сельскохозяйственных животных. М.: Агропромиздат, 1990.
6. Лэсли Дж. Ф. Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1982.

дополнительная:

1. Бабков В.В. Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука, 1985.
2. Богданов Е.А. Избранные труды по проблемам кормления сельскохозяйственных животных. М.: ГИС-ХЛ, 1949.
3. Богданов А.А., Медников Б.М. Власть над геном. М.: Просвещение, 1989.
- Боголюбский С.Н. Происхождение и преобразование домашних животных. М.: Советская наука, 1959.
- Визнер Э, Виллер З. Ветеринарная патогенетика. М.: Колос, 1979.
4. Генетические основы селекции. М.: ВО "Агропромиздат", 1989.
5. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб: Наука, 1991.
6. Дубинин Н.П. Общая генетика. М.: Наука, 1986.
7. Дубинин Н.П. Новое в современной генетике. М.: Наука, 1986.
8. Иоганссон И. Генетика и разведение домашних животных. М.: Колос, 1970.
9. Завертяев Б.П. Биотехнология в воспроизводстве и селекции крупного рогатого скота. М.: Агропромиздат, 1989.
10. Каменецкий Ф. Самая главная молекула. М.: Наука, 1988.
11. Кулешов П.Н. Избранные труды по биологии и разведению сельскохозяйственных животных. М.: ГИС-ХЛ, 1949.
12. Кемп П, Армс К. Введение в биологию. М.: Мир, 1988.
13. Нефах А.А., Лозовская Е.Р. Гены и развитие организма. М.: Наука, 1984.
14. Никоро З.С. Теоретические основы селекции животных. М.: Колос, 1968.
15. Овчинников Ю.А. Продовольственная программа задачи науки. М.: Наука, 1983.
16. Пехов А.П. Биология и общая генетика. М., 1993.
17. Рокицкий П.Ф. Основы вариационной статистики. Минск, 1961.
18. Сассон А. Биотехнология – свершения и надежда. М.: Мир, 1987.
19. Серебровский А.С. Селекция животных и растений. М.: Колос, 1969.
20. Сулей М. Жизнеспособность популяций. М.: Мир, 1989.
21. Сулей М., Уилкокс Б. Биология охраны природы. М.: Мир, 1983.
22. Хатт Ф. Генетика животных. М.: Колос, 1969.
23. Физиологическая генетика. Сборник трудов. Л.: Медицина, 1976.
24. Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. М.: Наука, 1977.
25. Яблоков А.В, Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 1989.

Материально техническое обеспечение: учебная аудитория, оборудованная современными средствами аудио - и видео аппаратуры, интернет - связью.

К.К. Каримов

ПРИМЕРНАЯ ПРОГРАММА УЧЕБНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ ПРАКТИКИ ПРИКЛАДНАЯ ЗООЛОГИЯ

Курс – 4

Форма обучения: очная

Семестр – 8

Срок практики - 2 дня (12 часов)

Пояснительная записка. Местом проведения практики является биологическая станция РГПУ им. А.И.Герцена в поселке Вырица Ленинградской области. Учебную базу формирует коллекция из 17 пород кур и кроликов. На каждый вид животных отводится один день работы. Содержание практики сформировано по материалам теоретического курса, имеющего непосредственную связь с организацией технологии производства продуктов кролиководства и птицеводства. Структура программы включает вопросы генетики, разведения, кормления и содержания кур и кроликов, профилактики и лечения распространенных болезней этих животных.

Цель практики. Закрепление материалов теоретического курса в процессе работы в непосредственном контакте с животными разных пород кур и кроликов, обучение элементарным навыкам оценки животных по экстерьеру, типу телосложения, показателям продуктивности, ознакомления с вопросами кормления, содержания и ухода за животными.

Задачи практики. Экскурсионное ознакомления с породами кур и кроликов, условиями содержания, типами кормления, выполнение работ по уходу и кормлению кур и кроликов, участие в вакцинации, мечении и отсадке кроликов.

Содержание и характер деятельности студентов. Ведение записи материалов экскурсии, пояснений по конкретным видам работы, выполнение индивидуальных и самостоятельных работ по кормлению и уходу за животными.

Организация деятельности студентов. Деятельность студентов организовывается по плану работы текущего дня и согласно принятому распорядку дня.

Ожидаемые результаты. Обеспечиваются достижения результатов согласно цели практики.

Формы отчетности. Ведение дневника полевых записей.

Итоговая аттестация. Индивидуальный опрос по материалам полевой практики.

Критерии оценки. Полный ответ без грубых ошибок на поставленные вопросы.

Функциональные обязанности руководителя практики. Реализация цели и задач практики.

Основное содержание

КРОЛИКОВОДСТВО

Кролики представители класса млекопитающих, происхождение, распространение, образ жизни, родственные связи с зайцами и биологические различия в признаках.

Кролики растительноядные животные. Хозяйственная выгода этого признака.

Физиология многоплодности и скороспелости кроликов. Хозяйственные преимущества кроликов по этим признакам по сравнению с другими малоплодными домашними животными.

Кролики источник получения дешевого диетического мяса, красивого разноцветного меха, легкого высококачественного пуха, удовлетворения эстетической потребности человека.

Кролики объект медицинских, ветеринарных лабораторных исследований и разнообразных биологических экспериментов.

Разведение и селекция кроликов. Общие сведения о мировых породных ресурсах, истории развития отечественного кролиководства, породный состав кролиководческой мини фермы биологической станции.

Классификация пород, характеристика пород по направлениям продуктивности. Обход кроликов для ознакомления с породами кроликов.

Особенности онтогенеза и техники разведения кроликов, особенности полового поведения и случки кроликов, проблемы искусственного осеменения преимущество и перспективы его применения, отсадка крольчат и регуляция плотности их посадки в разных возрастах, приемы перераспределения новорожденных

крольчат между самками и ухода за ними в случаях неблагополучных окролов.

Обход кроликов для осмотра новорожденных и крольчат более старших возрастов с обращением внимания на межвозрастные различия в их росте и развитии и становлении породных признаков.

Значение ведения племенного учета и оценки показателей продуктивности, плодовитости и жизнеспособности кроликов. Мечение крольчат и составление родословной. Отбор крольчат для племенного разведения. Инбридинг как способ закрепления и широкого распространения редких и ценных признаков предка, его опасные последствия. Аутбредное разведение при ограниченной численности животных с применением метода ротационно-циклических чередований самцов в организованных группах самок. Новое направление в кролиководстве – создание и использование бройлерных кроссов, и их использования в интенсивном производстве крольчатины.

Кормление кроликов. Типы кормления кроликов, виды кормов их питательная ценность. Переваримость разных видов кормов, Единица оценки общей питательной ценности кормов – кормовая единица (КЕ). Способы заготовки, хранения и скармливания разных видов кормов. Понятие о нормах кормления и принципах нормированного кормления. Техника составления рациона. Особенности кормления животных при племенном использовании, кормление племенных и товарных крольчат, сукрольных самок. Гигиена поения и кормления животных. Параметры и способы определения доброкачественности кормов.

Обход крольчатника и клеток для ознакомления с конструктивными особенностями кормушек, поилок, ларей для сыпучих кормов, стеллажей для подсушивания кормов с обращением внимания на способы их установки и закрепления. Практическая работа по раздаче кормов и поения кроликов.

Содержание кроликов. Способы содержания кроликов, их достоинства и недостатки: наземный, шедовый, наружноклеточный способ содержания кроликов, современные типовые помещения и каскады клеточных линий. Пути снижения затрат времени и труда для обслуживания кроликов, способы улучшения гигиены содержания в экстенсивном кролиководстве (в малых и средних фермерских, и некоммерческих хозяйствах).

Обход клеток для ознакомления с размерами и конструктивными особенностями клеток, особенностями их установки, укрепления и ориентации по сторонам света, выбор земельного участка для размещения крольчатника, ограждение крольчатника, подсобные помещения для хранения кормов и инвентаря по уходу за животными. Демонстрация безболезненных для крольчат и взрослых кроликов, безопасных для человека способов взятия их на руки при работе с ними. Практическая работа по чистке клеток

Болезни кроликов их профилактика и лечения.

Ознакомление с опасными инфекционными заболеваниями кроликов: миксоматоз, геморрагическая септицемия, пастереллез, сальмонеллез, колибактериоз и стрептококкозы -инфекционный ринит, инфекционный стоматит, глоссит, фарингит, мастит, пододерматоз. Грибковая инфекция – трихофития, инвазионные болезни – кокцидиоз, пассалуроз, ушная чесотка (псоратоз). Описание их по схеме – этиология, патогенез, эпизоотология, клиническое проявление, течение и исход болезни, лечение, меры профилактики, личная гигиена. Случаи обязательного обращения к ветспециалистам по поводу острых и опасных инфекций.

ПТИЦЕВОДСТВО

Куры как представители класса птиц, происхождение, распространение, образ жизни, родственные связи с другими видами птиц отряда курообразных и биологические различия в их анатомо-морфологических и хозяйственных признаках.

Куры всеядные животные. Хозяйственное значение всеядности.

Факторы плодовитости и скороспелости кур. Место куроводства в экономике птицеводства.

Химический состав и полезные свойства продуктов, получаемых от кур. Куры как объект медицинских, ветеринарных лабораторных исследований и разнообразных биологических экспериментов.

Разведение и селекция кур. Общие сведения о мировых породных ресурсах, истории развития отечественного птицеводства, породный состав кур мини фермы биологической станции.

Классификация пород, характеристика пород по направлениям продуктивности. Ознакомления с породами кур: генетические признаки экстерьера, окраски пера и кожи, разнообразия по форме гребня, использование их в селекции современных яичных и бройлерных кроссов.

Особенности онтогенеза и техники разведения кур, особенности полового поведения и спаривания у кур, проблемы искусственного осеменения преимущество и перспективы его применения, сбор, сортировка, хранения и инкубация яиц, выемка цыплят, отбор, сортировка, маркировка и вакцинация цыплят. Выращивание цыплят, наблюдение и контроль за их ростом и развитием, браковка больных и слабых цыплят, регуляция плотности их посадки в разных возрастах.

Обход вольеров для осмотра кур разных пород и ознакомление с условиями их содержания.

Значение ведения племенного учета и оценки показателей продуктивности, плодовитости и жизнеспособности кур. Ведение родословной, отбор молодняка для племенного разведения. Инбридинг как способ закрепления и широкого распространения редких и ценных признаков предка, его опасные последствия. Аутбредное разведение при ограниченной численности птиц с применением метода ротационно-циклических чередований самцов в организованных группах самок. Современное направление в птицеводстве – создание и использование бройлерных и яичных кроссов и их использования в интенсивном производстве мяса птиц и яиц.

Кормление кур. Типы кормления кур, виды кормов их питательная ценность. Переваримость разных видов кормов, Единица оценки общей питательной ценности кормов – кормовая единица (КЕ). Способы заготовки, хранения и скармливания разных видов кормов. Понятие о нормах кормления и принципах нормированного кормления. Техника составления рациона. Особенности кормления животных при племенном использовании, кормление племенных и товарных цыплят, племенного молодняка. Гигиена поения и кормления цыплят и взрослых птиц. Параметры и способы определения доброкачественности кормов.

Обход птичника и вольеров для ознакомления с конструктивными особенностями кормушек, поилок, ларей для

сыпучих кормов, с обращением внимание на способы их установки и закрепления. Практическая работа по раздаче кормов и поения кур и цыплят.

Содержание кур. Способы содержания кур их достоинства и недостатки: напольные и клеточные способы содержание цыплят и кур, современные типовые помещения и каскады клеточных линий. Пути снижения затрат времени и труда для обслуживания птиц, способы улучшения гигиены содержания в экстенсивном птицеводстве (в малых и средних фермерских, и некоммерческих хозяйствах).

Обход клеток для ознакомления с размерами и конструктивными особенностями клеток, особенностями их установки и укрепления. Способы сбора, маркировки и дезинфекции яиц. Практическая работа по чистке клеток и вольеров, поению кур и цыплят.

Болезни кур их профилактика и лечения. Ознакомление с опасными инфекционными заболеваниями кур: пуллороз, пастереллез, сальмонеллез, колибактериоз и инфекционный ларинготрахеит, болезнь Марека, лейкозы птиц, инвазионные болезни. Описание их по схеме – этиология, патогенез, эпизоотология, клиническое проявление, течение и исход болезни, лечение, меры профилактики, личная гигиена. Случаи обязательного обращения к ветспециалистам по поводу острых и опасных инфекций.

ЛИТЕРАТУРА

Птицеводство

1. Никитин В.П. Птицеводство. М.: ГИС-ХЛ, 1955.
2. Пигарев Н.В. и др. Технология производства продуктов птицеводства на промышленной основе. М.: Колос, 1981.
3. Савельев И.К. Породы кур. М.: ГИС-ХЛ, 1953.
4. Серебровский А.С. Избранные труды по генетике и селекции кур. М.: Наука, 1976.
5. Справочник зоотехника. М.: Агропромиздат, 1986.

Кролиководство

1. Минина И.С., Майоров А.И. Все о кроликах. М.: ВО Агропромиздат, 1988.
2. Рютова В.П. Болезни кроликов. М.: Россельхозиздат, 1985.
3. Терентьев П.Н. Кролик. М.: Учпедгиз, 1950.
4. Терландий Л. Животноводу – о самодельном оборудовании. Братислава: Природа, 1985.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>П.С. Горбунов</i> Памяти Ксении Мироновны Сухановой	3
<i>П.В. Озерский</i> О структуре теоретической экологии и месте в ней для аутэкологии	11
<i>Ю.И. Кружкова</i> Влияние блокировки метаморфоза мышечной системы личинки шпорцевой лягушки (<i>Xenopus laevis</i>) на развитие поперечных отростков их позвонков	22
<i>С.Б. Королева</i> Вылет птенцов пеночки-трещотки из гнезда	29
<i>Е.А. Никитина</i> От паранекротической гипотезы возникновения мутаций М.Е. Лобашева до универсального клеточного ответа на стресс	30
<i>Т.А. Иудина</i> Основные фазы жизненных циклов раковинных амёб (Rhizaria, Cercozoa Cavalier-Smith, 2005)	39
<i>Н.П. Исакова</i> Размножение дочерних редий трематод семейства Psilostomatidae (Trematoda)	51
<i>П.С. Горбунов, А.Е. Зайцева, Ю.А. Лишафаева</i> Морфология и функциональная активность клеток гемолимфы личинок стрекоз коромысло большое <i>Aeschna</i> <i>grandis</i> (Odonata, Aeschnidae)	61
<i>К.К. Каримов</i> Значение соотношения полов для стабильности генных частот в популяциях с ограниченной численностью	72
<i>К.К. Каримов</i> Примерная программа учебной дисциплины Прикладная зоология	78
<i>К.К. Каримов</i> Примерная программа учебно-исследовательской практики Прикладная зоология	90

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

Горбунов П.С. – к.б.н., доцент кафедры зоологии РГПУ
Зайцева А.Е. – магистрант кафедры зоологии РГПУ
Исакова Н.П. – к.б.н., доцент кафедры зоологии РГПУ
Иудина Т.А. – к.б.н., доцент кафедры зоологии РГПУ
Каримов К.К. – к.с-х н., доцент кафедры зоологии РГПУ
Королева С.Б. – ассистент кафедры зоологии РГПУ
Кружкова Ю.И. – к.б.н., ассистент кафедры зоологии РГПУ
Лишафаева Ю.А. – магистрант кафедры зоологии РГПУ
Озерский П.В. – к.б.н., доцент кафедры зоологии
Никитина Е.А. – к.б.н., доцент кафедры зоологии РГПУ,
ст. науч. сотрудник Института Физиологии им. И.П. Павлова РАН

Научное издание

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

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

ВЫПУСК 9

Научный редактор Г.Л. Атаев
Технический редактор П.С. Горбунов

Лицензия ИД № 01957 от 05.06.2000

Подписано в печать 20.12.09 Формат 60x88 1/16
Бумага офсетная. Печать оперативная.
Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л.
Тираж 300 экз. Заказ 102

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