

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



I СТУДЕНЧЕСКАЯ НАУЧНАЯ СЕССИЯ
УНБ «БЕЛОМОРСКАЯ» СПбГУ

Тезисы докладов

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, 2017

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2017

ISBN 978-5-288-05783-0

Ответственный редактор:

А. И. Гранович, д-р биол. наук, профессор,
заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных СПбГУ

Редакционная коллегия:

- А. А. Степанов*, начальник Управления по эксплуатации баз СПбГУ;
Е. А. Захарчук, д-р биол. наук, профессор, заведующий кафедрой океанологии СПбГУ;
Р. П. Костюченко, доцент, канд. биол. наук, заведующий кафедрой эмбриологии СПбГУ;
Н. В. Максимович, д-р биол. наук, профессор, заведующий кафедрой ихтиологии и гидробиологии СПбГУ;
Н. Н. Шунатова, канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ;
И. А. Стогов, доцент, канд. биол. наук, ст. преп. кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ;
Е. А. Генельт-Яновский, канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории молекулярно-генетической систематики ЗИН РАН

Редакторы

Е. А. Генельт-Яновский, И. А. Стогов

(1,2 Мб) **I студенческая научная сессия УНБ «Беломорская»:** тезисы докладов.

Уважаемые коллеги!

Оргкомитет I Студенческой Научной сессии УНБ «Беломорская» СПбГУ уверен, что студенческие научные сессии УНБ «Беломорская» могут стать важным элементом учебного процесса СПбГУ, позволяя студентам пройти все этапы участия в научных форумах — от подачи заявки и подготовки тезисов до публикации статей в научных журналах, и будут способствовать формированию таких компетенций, как представление данных собственного исследования и ведение научной дискуссии.

Эти сессии, организованные по инициативе студентов, аспирантов, преподавателей и научных сотрудников, выполняющих работы на Белом море и заинтересованных в развитии УНБ «Беломорская», будут местом обсуждения перспектив комплексных научных исследований и позволят укрепить связи между исследовательскими коллективами как внутри СПбГУ, так и с другими ведущими научными и образовательными институтами.

Подписано к использованию 29.12.2016

Издательство СПбГУ. 199004, С.-Петербург, В.О., 6-я линия, д. 11.

Тел./факс +7(812) 328-44-22

E-mail: publishing@spbu.ru publishing.spbu.ru

СОДЕРЖАНИЕ

ПЛЕНАРНЫЕ ДОКЛАДЫ

Сухотин А. А. Беломорская биостанция Картеш: от митохондрий до экосистем.....	7
Козин В. В. Как морские обитатели меняют ландшафт науки о развитии и эволюции.....	11
Лайус Д. Л. Проект «Колюшка Белого моря»: итоги десяти лет исследований.....	12
Иванов М. В., Никишина Д. В., Иванова Т. С., Шунатова Н. Н. Сообщество макробентоса — кому в полярную ночь жить хорошо?.....	15

СТЕНДОВЫЕ ДОКЛАДЫ

Алексеева Н. В., Шунатова Н. Н. Железистый аппарат пикногонид <i>Nymphon brevistre</i> (Chelicerata: Pycnogonida).....	19
Бабкина И. Ю., Мальцева А. Л., Варфоломеева М. А., Михайлова Н. А., Гранович А. И. Реакция метацеркарий <i>Microphallus piriformes</i> и <i>M. pygmaeus</i> (Trematoda: Microphallidae) из моллюсков рода <i>Littorina</i> на изменение температуры.....	21
Бахвалова А. Е., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Трехиглая колюшка <i>Gasterosteus aculeatus</i> как объект питания рыб в прибрежных биотопах Белого моря.....	23
Беликова Е. В., Шунатова Н. Н. Организация мышечной системы колониальных камптозоев (Ckamptozoa: Coloniales).....	25
Гагарина А. В., Сказина М. А., Стрелков П. П. Определение видопринадлежности и пола беломорских мидий (<i>Mytilus edulis</i> , <i>M. trossulus</i>) при помощи митохондриальных маркеров.....	27
Головин П. В., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Изменчивость соотношения полов у трехиглой колюшки (<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.) Белого моря.....	29
Доргам Ахмед Салем Абдельазиз, Лайус Д. Л. Оценка состояния популяций трехиглой колюшки <i>Gasterosteus aculeatus</i> Белого моря.....	31
Климов В. И. Род <i>Belonocystis</i> Rainer 1968 — первый солнечник в составе макрокластера Атоевозоа.....	33
Ковалев А. А., Сухотин А. А., Бергер В. Я., Подлипаева Ю. И. Влияние температурного стресса на функциональный ответ мидий разного возраста и размера.....	35

Кондакова Е. А., Гладышева Ю. Е., Козин В. В., Ефремов В. И. Структура желточного синцитиального слоя <i>Gasterosteus aculeatus</i> на поздних эмбриональных и личиночных стадиях	37
Коротяев А. В., Сабанеева Е. В. Биоразнообразие симбиотических ассоциаций между эвригалинными парамециями и бактериями	39
Кремнев Г. А., Щенков С. В. Особенности ранней дифференцировки полового зачатка церкарий и развития яичника марит <i>Neophasis lageniformis</i> (Trematoda: Neodermata): предварительные замечания.....	41
Лисицына К. Н., Герасимова А. В. Зависимость массы от длины раковины у двусторчатых моллюсков <i>Macoma calcarea</i> (Gmelin) в северных морях.....	43
Лобов А. А., Мальцева А. Л., Михайлова Н. А., Гранович А. И. Анализ белков взаимодействия гамет в криптических видах моллюсков подрода <i>Neritrema</i>	45
Мамаджанян А. Г., Смагин Р. Е. К 25-летию филиала кафедры океанологии на МБС СПбГУ	47
Марченко Ю. Т., Хайтов В. М., Католикова М. В., Стрелков П. П. Морфологические и экологические особенности мидий <i>Mytilus edulis</i> L. и <i>M. trossulus</i> Gould в Белом и Баренцевом морях.....	49
Мелентий А. Г., Шалаева А. Ю., Козин В. В., Костюченко Р. П. Экспрессия гена <i>engrailed</i> и маркеров пролиферации при восстановлении утраченных сегментов у полихеты <i>Alitta virens</i>	51
Миролюбов А. А., Илюткин С. А., Добровольский А. А. Мышечная система двух представителей корнеголовых ракообразных (Rhizosephala)	53
Мураева О. А., Мальцева А. Л., Михайлова Н. А., Гранович А. И. Протеомный анализ механизмов соленостной адаптации на примере морских гастропод рода <i>Littorina</i>	55
Новоселова Е. В., Петросян Н. В., Колдунов А. В. Измерение оптических характеристик жёлтого вещества в устье р. Кереть	57
Панфилина Т. С., Паскерова Г. Г. Развитие <i>Selenidium</i> sp. (Apicomplexa: Archigregarinorida) в кишке полихеты <i>Pygospio elegans</i>	59
Скалон Е. К. Исследование плазмодия ортонектид (Orthonectida).....	61
Тиканова П. О., Мальцева А. Л., Варфоломеева М. А., Михайлова Н. А., Гранович А. И. Анализ воздействия загрязнения на физиологию литоральных гастропод рода <i>Littorina</i>	63
Тютюнник В. В., Стогов И. А. Три вида <i>Daphnia</i> наскальных ванн островов Белого моря	65
Хабибулина В. Р., Старунов В. В. Молекулярные аспекты развития фоторецепторов <i>Aurelia aurita</i> (Cnidaria: Scyphozoa).....	67

CONTENTS

ORAL PRESENTATIONS

<i>Sukhotin A.</i> White Sea Biological Station Kartesh: from mitochondria to ecosystems	7
<i>Kozin V.</i> How sea creatures change the landscape of evolutionary developmental biology.....	11
<i>Lajus D.</i> Project "Stickleback of the White Sea": results of ten years of research	12
<i>Ivanov M., Nikishina D., Ivanova T., Shunatova N.</i> Macrobenthic community — who is benefited during polar night?.....	15

POSTERS

<i>Alexeeva N., Shunatova N.</i> Secretory structures of pycnogonids <i>Nymphon brevirostre</i> (Chelicerata: Pycnogonida)	19
<i>Babkina I., Maltseva A., Varfolomeeva M., Mikhailova N., Granovitch A.</i> Response of the metacercariae of <i>Microphallus piriformes</i> and <i>M. pygmaeus</i> (Trematoda: Microphallidae) from the snails of the <i>Littorina</i> genus to thermal stress	21
<i>Bakhvalova A., Ivanov M., Ivanova T., Lajus D.</i> Threespine stickleback <i>Gasterosteus aculeatus</i> as a food object of predatory fish of the White Sea coastal zone	23
<i>Belikova E., Shunatova N.</i> Muscular system of colonial Kamptozoans (Kamptozoa: Coloniales)	25
<i>Gagarina A., Skazina M., Strelkov P.</i> Identification of species and sex in the White Sea blue mussels (<i>Mytilus edulis</i> , <i>M. trossulus</i>) with mitochondrial markers	27
<i>Golovin P., Ivanov M., Ivanova T., Lajus D.</i> Sex ratio variation in three-spined stickleback (<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.) of the White Sea.....	29
<i>Dorgham Ahmed Salem AbdelAziz, Lajus, D.</i> Assessment of population health of threespine stickleback <i>Gasterosteus aculeatus</i> of the White Sea	31
<i>Klimov V.</i> The genus <i>Belonocystis</i> Rainer 1968 as the first heliozoan in Amoebozoa supercluster	33
<i>Kovalev A., Sukhotin A., Berger V., Podlipaeva J.</i> Effect of age and body size of mussels on functional response to elevated temperature stress.....	35

<i>Kondakova E., Gladysheva Y., Kozin V., Efremov V.</i> Structure of the yolk syncytial layer of <i>Gasterosteus aculeatus</i> during the late embryonic and larval stages	37
<i>Korotaev A., Sabaneyeva E.</i> Biodiversity of symbiotic associations between euryhaline Paramecium and bacteria.....	39
<i>Kremnev G., Shchenkov S.</i> Early genital primordium differentiation in cercariae and ovary development in adults of <i>Neophasis lageniformis</i> (Trematoda: Neodermata): preliminary report.....	41
<i>Lisitsina K., Gerasimova A.</i> The relationship between shell length and weight for the bivalves <i>Macoma calcaria</i> (Gmelin) in the northern seas.....	43
<i>Lobov A., Maltseva A., Mikhailova N., Granovitch A.</i> Analysis of proteins involved in gamete recognition of subgenus <i>Neritrema</i> molluscs cryptic spesies.....	45
<i>Mamadzhanian A., Smagin R.</i> To 25 th Anniversary of the branch of the Department of Oceanology at the MBS SPbU dedicated	47
<i>Marchenko J., Khaitov V., Katolikova M., Strelkov P.</i> Morphological and Ecological peculiarities of blue mussel <i>Mytilus edulis</i> L. <i>и</i> <i>M. trossulus</i> Gould in the White and Barents Seas	49
<i>Melentiy A., Shalaeva A., Kozin V., Kostyuchenko R.</i> Expression of engrailed and proliferation markers during recovery of lost segments in the polychaete <i>Alitta virens</i>	51
<i>Miroliubov A., Ilyutkin S., Dobrovolskij A.</i> Muscular system of two species of Rhizocephalans	53
<i>Muraeva O., Maltseva A., Mikhailova N., Granovitch A.</i> Proteomic analysis of adaptive mechanisms to salinity stress in marine gastropods <i>Littorina saxatilis</i>	55
<i>Novoselova E., Petrosyan N., Koldunov A.</i> Measurement of Colored Dissolved Organic Matter (CDOM) optical characteristics in the Keret River Estuary.....	57
<i>Panfilkina T., Paskerova G.</i> Development of <i>Selenidium</i> sp. (Apicomplexa: Archigregarinorida) in the intestine of the polychaete <i>Pygospio elegans</i>	59
<i>Skalon E.</i> The orthonectid (Orthonectida) plasmodium research	61
<i>Tikanova P., Maltseva A., Varfolomeeva M., Mikhailova N., Granovitch A.</i> Analysis of pollution impact on physiology of intertidal snails of the genus <i>Littorina</i>	63
<i>Tyutyunnik V., Stogov I.</i> Three <i>Daphnia</i> species in rockpools of islands of the White Sea.....	65
<i>Khabibulina V., Starunov V.</i> Molecular aspects of photoreceptors development in <i>Aurelia aurita</i> (Cnidaria: Scyphozoa).....	67

ПЛЕНАРНЫЕ ДОКЛАДЫ

БЕЛОМОРСКАЯ БИОСТАНЦИЯ КАРТЕШ: ОТ МИТОХОНДРИЙ ДО ЭКОСИСТЕМ

Сухотин А. А.

ЗИН РАН, СПбГУ

WHITE SEA BIOLOGICAL STATION KARTESH: FROM MITOCHONDRIA TO ECOSYSTEMS

Sukhotin A.

Zoological Institute RAS,
St.Petersburg State University

Беломорская биологическая станция «Картеш» Зоологического института РАН (ББС) — один из старейших функционирующих на территории Карелии морских стационаров и единственное академическое учреждение за всю историю изучения Белого моря. Основная задача ББС — проведение фундаментальных и прикладных исследований в области биологии организмов, населяющих Белое море. Ряд наиболее важных видов, обитающих в Белом море, исследуются в широком географическом контексте, в пределах всего ареала их распространения. Главные направления исследований ББС — это

- анализ пространственного распределения биоценозов, обилия, структуры и динамики популяций морских организмов в Белом море и сопредельных водоемах;
- исследования жизненных циклов животных и особенностей их реализации в условиях Арктических и субарктических морей;
- изучение сезонной и многолетней динамики основных компонентов экосистем бентали и пелагиали морей;
- исследованием адаптаций морских организмов к факторам среды на разных уровнях биологической организации;
- разработка морских биотехнологий в Арктическом регионе.

Важнейшим преимуществом биостанции Картеш как морского стационара является круглогодичная доступность материала и возможность многолетних мониторинговых исследований, а также экспериментальных работ в лабораторных условиях в любое время года. Кратко упомянем наиболее значимые результаты последних работ по этим двум направлениям.

Были выявлены циклические колебания количественных показателей, при этом показано, что в динамике обилия массовых видов планктонных животных наиболее выражена цикличность с длиной периода колебаний более 10 лет. Показано также, что наиболее выражена реакция планктонных животных на экстремальные (высокие и низкие) значения температуры воды, намного слабее планктонные животные реагируют на межгодовые колебания или циклические изменения данного фактора. Максимальные изменения в сообществе происходят в холодные годы. Однако зоопланктон обладает устойчивостью и к таким изменениям в среде, восстанавливая свои количественные характеристики в течение не более 2 лет. Многолетние исследования не выявили достоверных трендов в динамике абсолютных значений температуры воды. Но при этом анализ многолетних данных позволил выявить многолетние фенологические изменения в пелагической экосистеме прибрежных районов моря. В начале 70-х годов произошла резкая смена формы атмосферной циркуляции над Белым морем: преобладающий восточный перенос сменился западным. С этим событием связано резкое смещение сроков сезонного прогрева воды. За 55 лет наблюдений начало летнего периода сдвинулось на более раннее время на 18 дней — с середины июня на конец мая, причем наиболее существенные смещения произошли на рубеже 1960-х и 1970-х годов и в последние 5 лет. Сроки окончания летнего периода изменялись недостоверно, но существовал слабый тренд к смещению их на более позднее время. В результате смещения сроков прогрева, продолжительность гидрологического лета увеличилась в районе исследований в среднем на месяц. Сместились на более раннее время также и сроки появления в планктоне некоторых массовых видов животных, как холодноводных (*Calanus glacialis*), так и тепловодных (видов *Centropages hamatus* и *Temora longicornis*).

Долговременные наблюдения бентосных сообществ позволяют не только выявить биотические связи между отдельными видами и механизмы поддержания структуры популяций и сообществ в целом, но и прогнозировать изменения биоценозов в зависимости от

аутогенных циклов или внешних факторов. С 1987 г. по настоящее время (30 лет) проводится мониторинг литорального бентоса в двух губах Кандалакшского залива. Рядов такой продолжительности и периодичности в мировой практике немного, а на морях с регулярным ледоставом вообще нет. Обнаружены статистически достоверные циклические колебания обилия более чем у 20 видов литоральных животных и растений. Чаще всего наблюдаются 5- и 10-летние циклы, которые могут генерироваться как влиянием абиотических факторов, так и биотическими взаимодействиями.

На биостанции ведется многолетний сезонный мониторинг заражения партенитами и личинками трематод (18 видов с разными типами жизненных циклов) популяций литоральных моллюсков. Показана достаточно четкая связь долговременных трендов с динамикой численности хозяев. Анализируются другие составляющие рядов — например, сезонные или связанные с динамикой популяций моллюсков-хозяев.

Эколого-физиологические исследования являются традиционными для ББС и охватывают широкий круг проблем — от изучения адаптаций беспозвоночных животных к факторам среды до исследования метаболических изменений в процессе старения морских организмов.

Так, недавно завершена серия работ по изучению динамики содержания стрессовых белков семейства HSP в клетках жаберного эпителия мидий *Mytilus edulis* в процессе фенотипической адаптации последних к изменениям солености внешней среды. Показано, что при низкой солености морской воды, вызывающей срабатывание изолирующего рефлекса, индукция стрессовых белков происходит значительно позднее, чем при более высокой солености, не вызывающей герметизации мантийной полости. Этот эффект обусловлен торможением осмотического выравнивания внутренней и внешней среды. Следовательно, сигналом к индукции стрессовых белков у исследованных моллюсков служит не соленость морской воды, а осмолярность внутренней среды.

Результаты исследования процессов старения у моллюсков (на модельном виде *Mytilus edulis*) показали, что некоторые физиологические функции, таких как репродуктивные способности, скорость метаболизма и другие зависят как от размера, так и от возраста животных, и снижаются у более старых особей. Снижение скорости обмена сопровождается уменьшением содержания АТФ и фосфагенов в тканях, активности ряда метаболических ферментов, снижением

внутриклеточной рН. Кроме того, по мере старения у моллюсков происходит экспоненциальное накопление продуктов перекисления липидов и ослабление клеточных систем защиты от оксидативного стресса.

Исследования на ББС Картеш отличаются большим размахом научных тем и задач, используется широкий арсенал как классических, так и современных методов, приемов и подходов. Биостанция приглашает к сотрудничеству всех, кто хочет поучаствовать в наших проектах, сделать свои курсовые работы и магистерские диссертации, научиться новым методам, больше узнать о жизни Белого моря.

КАК МОРСКИЕ ОБИТАТЕЛИ МЕНЯЮТ ЛАНДШАФТ НАУКИ О РАЗВИТИИ И ЭВОЛЮЦИИ

Козин В. В.

СПбГУ, кафедра эмбриологии

HOW SEA CREATURES CHANGE THE LANDSCAPE OF EVOLUTIONARY DEVELOPMENTAL BIOLOGY

Kozin V.

St. Petersburg State University,
Department of Embryology

Наиболее значимые достижения современной экспериментальной биологии сделаны благодаря использованию ничтожно малого числа модельных объектов. Почти все, что известно о молекулярно-генетических процессах, происходящих у животных на субклеточном уровне, и вовсе является результатом экспериментов *in vitro* на неживых образцах и клеточных культурах млекопитающих. Однако вместе с погружением вглубь проблем тонкого строения и функционирования живых систем все более актуальным становится интерпретация этих знаний на организменном уровне. Не менее важным является получение эволюционных объяснений о возможных причинах наблюдаемых явлений и их вариабельности в разных таксонах. Все это постепенно смещает интерес экспериментатора с традиционных дрозофилы и мыши, заставляя обратить внимание на слабоизученные, но не менее перспективные объекты. Такими востребованными в сравнительном плане организмами, безусловно, являются обитатели морских биотопов.

Благодаря бурному развитию все новых и новых методик, способных к адаптации на широком спектре объектов, точка зрения на многие проблемы биологии развития и эволюции кардинально поменялась. Остановившись на исследованиях стволовых клеток и линии предшественников половых клеток у ряда морских беспозвоночных (губки, гребневники, книдарии, полихеты), мы увидим, как в обновленном виде в биологию возвращается теория зародышевой плазмы Августа Вейсмана. На примере недавних работ по сравнению молекулярного профиля развивающихся мезодермальных производных будет рассмотрена эволюция мышечного типа клеток у *Bilateria*.

Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ 16-34-00472 с использованием оборудования РЦ РМиКТ СПбГУ и инфраструктуры МБС СПбГУ.

ПРОЕКТ «КОЛЮШКА БЕЛОГО МОРЯ»: ИТОГИ ДЕСЯТИ ЛЕТ ИССЛЕДОВАНИЙ

Лайус Д. Л.

СПбГУ, кафедра ихтиологии и гидробиологии

PROJECT "STICKLEBACK OF THE WHITE SEA": RESULTS OF TEN YEARS OF RESEARCH

Lajus D.

St. Petersburg State University,

Department of Ichthyology and Hydrobiology

Исследования по теме «Трехиглая колюшка как ключевой компонент экосистемы Белого моря» начались примерно десять лет назад. Основная цель этого проекта — понять причины, вызывающие изменения численности трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, и как эти изменения связаны с изменениями всей экосистемы Белого моря. Тематика проекта выбрана таким образом, чтобы оптимальным образом использовать возможности и традиции Морской биологической станции СПбГУ и Кафедры ихтиологии и гидробиологии, а именно, это проведение сезонных полевых исследований, ключевую роль в которых играют количественные методы. Важно также, что реализация такого проекта возможна в условиях ограниченных ресурсов, а его тематика соответствует интересами студентов, специализирующихся на кафедре. В проекте участвуют сотрудники и студенты кафедры ихтиологии и гидробиологии, а также сотрудники других учреждений (Зоологический институт РАН, Институт биологии Карельского научного центра в Петрозаводске, Институт проблем эволюции и экологии РАН в Москве).

Биологические характеристики основного объекта исследования — трехиглой колюшки в высокой степени комплементарны тематике проекта. Это массовая рыба, которую легко ловить практически в любых количествах на разных стадиях жизненного цикла — взрослые, эмбрионы, молодь. Ее количественная оценка относительно проста — а это важнейшее условие для того, чтобы можно было судить о роли вида в экосистеме. Это массовый вид, являющийся связующим звеном между верхними и нижними трофическими уровнями, соответственно контролирующий потоки вещества и энергии экосистемы. Колюшке свойственны масштабные колебания численности — обусловленные, скорее всего, климатом.

И эти изменения, благодаря нерестовым подходам к берегам, очевидны даже без специальных исследований. Колюшка очень вынослива по отношению к всевозможным манипуляциям и содержанию в аквариуме. Колюшка, особенно ее пресноводные формы, очень многообразна и ее называют «супермоделью» в эволюционно-генетических исследованиях. Это единственная рыба, которая нерестится как в пресной, так и в морской воде. Годовой цикл колюшки в Белом море практически совпадает с учебным графиком университета — она проводит у берегов сезон полевых практик и студенческих каникул. Такие биологические особенности способствуют проведению на колюшке комплексных разноплановых исследований, что является важной предпосылкой для научного сотрудничества специалистов с разными интересами, и приводит к повышению уровня научного результата.

Какие основные результаты получены за десять лет исследований?

- 1) Реконструирована динамика численности колюшки за последнее столетие. Это сделано путем просмотра обширной литературы с целью поиска не прямых, а косвенных данных об обилии вида в Белом море, поскольку ни одного исследования, специально посвященного этому вопросу, проведено не было. Оказалось, что в теплые времена колюшки в Белом море больше, чем в холодные, а ее численность в настоящее время сравнима наблюдавшейся в начале 1930-х годов, когда ее количества описывались как «чудовищные» (Лайус и др., 2013).
- 2) Экспедиции вокруг Белого моря позволили оценить общее количество колюшки в водоеме — оно составляет около 1 млрд особей, более половины из которых обитают в Кандалакшском заливе, причем наиболее высокие плотности колюшки отмечены в губе Чула, где плотность рыб в период нереста достигает почти 200 особей на кв. м. По-видимому, именно недостаток нерестилищ лимитирует количество колюшки в Белом море (Ivanova et al., 2016).
- 3) Разработана методика оценки возраста, с помощью которой описана возрастная структура популяции (Головин и др. 2015). Колюшки начинают созревать в возрасте одного года, и живут, в основном, до 4 лет. Это стало понятно с помощью анализа отолитов морской молоди, посаженной в необитаемое пресноводное озеро и проведших там целый год.

- 4) Обнаружено систематическое отклонение от равновесного соотношения полов. В среднем на нерестилищах 62 % самок и 38 % у самцов. При этом у молоди соотношение полов 1:1.
- 5) Изучена роль колюшки в трофических цепях. Молодь питается планктонными рачками и инфузориями, личинками ортокладин и олигохетами (Demchuk et al., 2015). У взрослых рыб на нерестилищах изрядную долю в питании составляет икра колюшки. Сама колюшка в летний период играет большую роль в питании керчака и рогатки (взрослые), а также наваги (молодь) и трески (и молодь, и взрослые). Эта роль снижается при уменьшении численности колюшки как в течение сезона, так и в многолетней перспективе (Bakhvalova et al., 2016).
- 6) Описан состав и численность паразитов молоди. У самых маленьких мальков найдено три вида паразитов, а через несколько недель, перед миграцией в открытое море, у них обнаружено уже 12 видов, причем отмечены пространственные различия в составе паразитов (Rybkina et al., 2016).
- 7) С помощью мечения описано явление «хоминга». Взрослые колюшки способны быстро находить «свое» нерестилище после того, как они были пойманы, помечены и выпущены на расстоянии от нескольких сотен метров до километра от места поимки.

Кроме этого, получено еще множество других данных по поведению взрослых и молоди, морфологической и генетической изменчивости, пространственного распределения и т. д. Однако, мы пока очень мало знаем о жизни колюшки в открытом море, где она проводит большую часть своей жизни. Это является тормозом для дальнейших исследований.

В целом, можно заключить, что в результате десятилетних исследований (I) получена базовая информация о биологии колюшки в Белом море; (II) определены наиболее показательные места исследования; (III) разработаны и адаптированы методики сбора материала и анализа данных; (IV) создана значительная информационная база, и (V) самое главное — создан «человеческий капитал», т. е. участники проекта накопили необходимый опыт исследований по данной теме в данной социальной среде. Все это создает хорошие предпосылки для дальнейшего успешного развития проекта.

СООБЩЕСТВО МАКРОБЕНТОСА — КОМУ В ПОЛЯРНУЮ НОЧЬ ЖИТЬ ХОРОШО?

*Иванов М. В.¹, Никишина Д. В.¹,
Иванова Т. С.¹, Шунатова Н. Н.²*

¹СПбГУ, кафедра ихтиологии и гидробиологии

²СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

MACROBENTHIC COMMUNITY — WHO IS BENEFITED DURING POLAR NIGHT?

*Ivanov M.¹, Nikishina D.¹,
Ivanova T.¹, Shunatova N.²*

¹St. Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology

²St. Petersburg State University,
Department of Invertebrate Zoology

Еще со времен работ Ф. Нансена начало формироваться представление о том, что покрывающиеся льдом арктические моря являются низко продуктивными. Данное мнение привело к формированию классической парадигмы в морской биологии, согласно которой значительная часть биологических процессов в высоких широтах в течение полярной ночи сведена к минимуму, поскольку уровень значений первичной продукции в этот период близок к нулю (Horn-er, Schrader, 1982; Gosselin et al., 1986; Ban et al., 2006; Tremblay et al., 2012, и др.). Соответственно, в указанный период значительно снижается количество доступной пищи для фитофагов (Piepenburg, 2005; Smetacek, Nicol, 2005; Wassmann, Reigstad, 2011, и др.), а низкий уровень освещенности в течение полярной ночи должен препятствовать эффективному питанию активных хищников (Kaartvedl, 2008; Varpe, Fiksen, 2010). Однако полученные за последние несколько лет результаты заставляют нас пересмотреть сложившиеся представления об арктических экосистемах. Эти работы описывают активность пелагических организмов в период полярной ночи: наличие вертикальных суточных миграций зоопланктона (Berge et al., 2009; Grenvald et al., 2016; Last et al., 2016), биолюминисценцию у ряда зоопланктонных организмов (Berge et al., 2012, 2014; Johnsen et al., 2014), способность зоопланктона воспринимать очень низкий уровень освещенности (Cohen et al., 2015). Бентосные организмы не так ча-

сто становились предметом исследований в период полярной ночи. Ряд работ освещает особенности биологии отдельных представителей (например, *Chlamys islandica* — Berge et al., 2016, Tran et al., 2016; *Onisimus litoralis* — Nygard et al., 2010; *Arctica islandica* — Skazina et al., 2013) или отдельные функциональные аспекты сообщества мягких грунтов (Welch et al., 1997; Rysgaard et al., 1998; Renaud et al., 2007; Morata et al., 2011, 2013). И лишь немногие работы касаются вопросов структуры и сезонной динамики сообществ макрозообентоса высоких широт (Christie et al., 2003; Legezynska et al., 2012; Kuklinski et al., 2013; Naumov, 2013).

Наше исследование было задумано как оценка сезонной динамики сообществ макрозообентоса, ассоциированных с зарослями бурой водоросли *Saccharina latissima*, в трех арктических акваториях расположенных с выраженным широтным градиентом: Белое (примерно 66°N — полярный круг), Баренцево (примерно 70°N) и Гренландское (западное побережье Шпицбергена, примерно 79°N) моря.

Сезонный цикл *S. latissima* подразделяется на несколько этапов, в зависимости от длины светового дня. В полярную ночь зона роста ламинарии поддерживается в живом состоянии за счёт питательных веществ, получаемых в результате автолиза клеток дистальной части пластины. Механизмы роста запускаются, как только появляются доступные фотоны света и достигают своего пика в разгар полярного дня. К осени процессы роста замедляются и интенсифицируются процессы разрушения пластины (Lüning, 1979; Wiencke, Amsler, 2012). Наши данные по состоянию растений ламинарии около Шпицбергена полностью соответствуют этой схеме. Основная проверяемая гипотеза данной работы — ламинарии являются своеобразными аккумуляторами органических веществ и энергии, которые накапливаются в течение полярного дня и расходуются при разрушении пластины в ходе полярной ночи, становясь при этом доступными для питания бентосных организмов.

Пробы собирали по единой методике на всех морях. В каждом из регионов на двух станциях водолазным способом отбирали по 10 комплектов проб, включавших: 1) растение *S. latissima* с камнем и всей ассоциированной биотой; 2) пробу площадью 1/40 м² для учета макробентоса в грунте рядом с ламинарией; 3) пробу грунта для оценки гранулометрического состава и содержания органических веществ. На данный момент пробоотбор в Гренландском море закончен (сентябрь 2013; январь, май и сентябрь 2014; январь 2015), и основные результаты, касающиеся сезонной динамики, будут

представлены ниже. Сбор материала в Белом и Баренцевом морях продолжается.

Всего в пробах из Гренландского моря было обнаружено 277 таксонов животных и 31 таксон растений, из которых до ранга вида было определено 228 и 23, соответственно. В пробах преобладали представители Polychaeta (96 таксонов), Bryozoa (56) и Amphipoda (27). Наибольшее видовое богатство было обнаружено в пробах макробентоса ламинарий в январе 2014 г. (157 таксонов), в остальные сезоны этот показатель варьировал от 101 до 118. Индекс фаунистического сходства Жаккара между сезонами оказался довольно низким (январь/май 2014 = 0,38; май/сентябрь 2014 = 0,37; январь/сентябрь 2014 = 0,41; январь 2014/январь 2015 = 0,40). Видовое богатство макробентоса грунта во все сезоны было меньше, чем в соответствующий период в пробах макробентоса ламинарий, что во многом связано со значительно большим разнообразием субстратов в последних. Наибольшее видовое богатство макробентоса грунта также было зафиксировано в январе (96 таксонов, 2015 г.), а индекс фаунистического сходства между сезонами был несколько выше, но не превышал 0,6.

Средние значения биомассы были достоверно выше в период полярной ночи в 2014 г. в обоих типах проб ($1150,3 \pm 176$ г/м² для макробентоса ламинарий и $440,8 \pm 99$ г/м² для макробентоса грунта) и превышали таковые в остальные сезоны в 4–6 раз. В январе 2015 г. биомасса макробентоса оказалась самой низкой (в ламинариях $57,3 \pm 15$ г/м²; в грунте $29,1 \pm 7$ г/м²). Средние значения численности макробентоса ламинарий были высоки в январе и сентябре 2014 г. (40 000–50 000 экз./м²) и достоверно превышали численность в остальные сезоны (9000–12 000 экз./м²). Численность макробентоса грунта в январе 2014 г. более чем на порядок превышала таковую в остальные сезоны (64 000 экз./м² и 3500–4200 экз./м², соответственно).

Основную долю различий в макробентосе ламинарий между сезонами, как по численности, так и по биомассе вносят фитофаг *Margarites helacinus* (SIMPER, 40–80%) и *Caprella septentrionalis* (SIMPER, 4–10%) — вид для которого были описаны разные стратегии питания, но основной является сестонофагия. Для макробентоса грунта основные сезонные различия вносили детритофаги-оппортунисты *Capitella capitata* (SIMPER, 20–25%) и *Marenzelleria wireni* (SIMPER, 8–10%), а также хищник *Harmathoe imbricata* (SIMPER, 10–19%).

Именно за счёт этих видов в период полярной ночи в январе 2014 г. были достигнуты столь высокие показатели обилия, в то время как в остальные сезоны их численность и биомасса резко сокращались. Вероятно, из-за снижения жесткости пластины или изменения в составе экзометаболитов в период полярной ночи таллом ламинарии оказывается наиболее привлекателен для фитофагов, а разлагающаяся ткань ламинарии является основным источником пищи для детритофагов, которые в свою очередь привлекают хищников. Очень интересно, что мы не наблюдали подобного феномена в январе 2015 г., хотя на основании данных, полученных в сентябре 2014 г., можно было ожидать его повторения. Несомненно, что обилие макробентоса, ассоциированного с зарослями ламинарий, регулируется целым рядом факторов, как напрямую, так и опосредованно. Мы полагаем, что снижение показателей обилия в январе 2015 г., скорее всего, связано с действием таких факторов, как температура и ветровая активность. Так, температура воды летом 2014 г. была в среднем на 1,5–2 °С выше, а в декабре — на 1 °С выше, чем за аналогичный период в 2013 г. Кроме того осень и начало зимы 2014 г. были более ветренными — максимальная скорость ветра в декабре 2014 г. составляла в среднем 22 м/сек., а в декабре 2013 г. не превышала 17 м/сек. При более высоких температурах роста пластина ламинарий становится более хрупкой и мягкой (Rothäusler et al., 2009; Krumhansl, Scheibling, 2011), и легче повреждается, например, от штормовых воздействий. Также сильные шторма способствуют более быстрому вымыванию и переносу образовавшегося ламинариевоего детрита из зарослей ламинарий. Это подтверждается и нашими данными по содержанию органических веществ в осадках — в январе 2015 г. этот показатель был достоверно меньше, чем в январе 2014 г. (1,6% и 3,1% соответственно). Таким образом, кормовые условия в январе 2015 г. в исследованных зарослях ламинарий оказались неблагоприятными для массового развития ассоциированной с ними биоты.

Несмотря на неоднозначность результатов, полученных в разные годы, несомнен тот факт, что в зарослях бурых водорослей высоких широт может складываться ситуация, когда наиболее активные биологические процессы в сообществе макробентоса будут протекать под покровом полярной ночи. Понимание, насколько такая ситуация стандартна, или это редкие исключения, требует более длительных наблюдений.

СТЕНДОВЫЕ ДОКЛАДЫ

ЖЕЛЕЗИСТЫЙ АППАРАТ ПИКНОГОНИД *NYMPHON BREVIROSTRE* (CHELICERATA: PYCNOGONIDA)

Алексеева Н. В., Шунатова Н. Н.

СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

SECRETORY STRUCTURES OF PYCNOGONIDS *NYMPHON BREVIROSTRE* (CHELICERATA: PYCNOGONIDA)

Alexeeva N., Shunatova N.

St. Petersburg State University,
Department of Invertebrate Zoology

Пикногониды — это небольшая группа первичноводных хелицеровых, для которых характерно наличие личинки (протонимфона) в жизненном цикле. Экзотрофные личинки *Nymphon brevirostre* имеют целый ряд характерных особенностей, в частности обладают сложным железистым аппаратом, в состав которого входят прядильные, клешневые, хоботковые и кожные (щелевидные органы) железы. Нами изучено тонкое строение всех перечисленных структур.

Прядильная железа занимает практически весь объем базального членика хелифоры и включает две чашевидные секреторные клетки; накопительную внеклеточную ампулу; длинный, выстланный кутикулой проток, оканчивающийся выводным отверстием на конце прядильного шипа. Секрет прядильных желез имеет вид нити, используется особями первых четырех возрастов для того, чтобы удержаться на субстрате. По мере протекания анаморфоза железа постепенно резорбируется: сначала — прядильный шип с протоком, а потом — секреторная часть.

Клешневые железы, располагающиеся в дистальной части хелифоры, состоят из десятка каплевидных секреторных клеток, короткого протока и субтерминальной поры на конце каждого пальца

хели. Выросты клеток, в которых накапливается секрет, со стороны протока покрыты небольшими поляризованными клеткам (клетки шапочки), несущими модифицированную ресничку, окруженную микровиллями. Клетки протока также снабжены одиночными ресничками, которые располагаются на специализированных булавовидных выростах и, на наш взгляд, выполняют сенсорную функцию. Догель полагал, что железы клешней обеспечивают защиту от хищников. Мы считаем, что данные структуры принимают непосредственное участие в процессе питания, так, например, секрет железы может оказывать анестезирующее действие на гидроидных полипов, которые не реагируют на питающегося ими протонимфона (наши наблюдения). В ходе анаморфоза железы клешней постепенно резорбируются.

Хоботковые железы залегают вдоль передней кишки в количестве трех пар. Каждая железа состоит из вытянутой секреторной клетки, короткого протока, дистальная часть которого выстлана кутикулой и оканчивается небольшой округлой порой, открывающейся между губами ротового отверстия. Хоботковые железы сохраняются в течение всей жизни особей, при этом количество клеток постепенно увеличивается. Функции железы неясны, вероятно, они обеспечивают внекишечное пищеварение, подобное явление распространено среди наземных хелицерных.

Кожные железы состоят из 4–5 клеток, протока и щелевидной поры, располагающейся в небольшом углублении и окруженной двумя кутикулярными створками. Некоторые исследователи полагают, что эти железы участвуют в газообмене или же могут оказаться защитными, а их секрет оказывает репеллентное действие на обрастателей и, возможно, отпугивает хищников. По мере роста животного, количество желез возрастает.

Таким образом, железистый аппарат протонимфона подвергается значительным изменениям в ходе онтогенеза. Прядельные и клешневые железы функционируют только у молодых особей, резорбируясь постепенно. Мы полагаем, что это связано со сходством образа жизни особей разных возрастов. У представителей тех видов, личинки и молодь которых значительно отличаются от взрослых особей, перестройка железистого аппарата происходит резко и соответствует по времени перестройке всего организма в целом.

РЕАКЦИЯ МЕТАЦЕРКАРИЙ *MICROPHALLUS PIRIFORMES* И *M. PYGMAEUS* (TREMATODA: MICROPHALLIDAE) ИЗ МОЛЛЮСКОВ РОДА *LITTORINA* НА ИЗМЕНЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

Бабкина И. Ю.¹, Мальцева А. Л.¹, Варфоломеева М. А.¹,
Михайлова Н. А.^{1,2}, Гранович А. И.¹

¹СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

²Институт Цитологии РАН, Отдел клеточных культур

RESPONSE OF THE METACERCARIAE OF *MICROPHALLUS PIRIFORMES* AND *M. PYGMAEUS* (TREMATODA: MICROPHALLIDAE) FROM THE SNAILS OF THE *LITTORINA* GENUS TO THERMAL STRESS

Babkina I. ¹, Maltseva A. ¹, Varfolomeeva M. ¹,
Mikhailova N. ^{1,2}, Granovitch A. ¹

¹St. Petersburg State University,
Department of Invertebrate Zoology

²Institute of Cytology RAS,
Department of Cell Culture

Реализация сложных жизненных циклов паразитов, включающих последовательный переход от пойкилотермного к гомойотермному хозяину, может рассматриваться как природная модель для исследования адаптивных способностей паразитического организма. Жизненный цикл микрофаллид группы «*pygmaeus*» (в частности *M. piriformes* и *M. pygmaeus*) характеризуется отсутствием свободноживущей стадии церкарии. Развитие паразитов в первом промежуточном хозяине (моллюски рода *Littorina*) проходит до стадии метацеркарий, инвазирующих дефинитивных хозяев (водоплавающих птиц) при поедании птицами зараженных моллюсков. Следовательно, сформированные в моллюске метацеркарии при нормальной реализации жизненного цикла из температурных условий арктической литорали (моллюск) попадают в температурные условия пищеварительного тракта птицы (40–42 °С).

Мы проанализировали биохимические изменения в организме метацеркарий *M. pygmaeus* и *M. piriformis* в ответ на 3-х часовую экспозицию при 40 °С (моделируя температурные условия перехода промежуточный — дефинитивный хозяин) в сравнении с особями, экспонированными при 6 °С (контрольные особи). Метацеркарий

получали из природно инвазированных моллюсков *L. saxatilis*; для экспериментов использовали только зрелых инвазионных метацеркарий. Метацеркарий из контрольной и опытной групп использовали для получения метанольной вытяжки и последующего метаболомного анализа, после чего ткани помещали в лизирующий буфер для проведения протеомного анализа.

Сравнительный анализ протеомов двух близких видов трематод выявил значимые количественные и качественные изменения в составе экспрессируемых белков в ответ на изменение температуры (достоверно изменялось обилие 10,7–12,9% выявляемых 2D-электрофорезом белков). При этом паттерн изменений протеомов двух видов паразитов оказался сходным — по результатам кластерного анализа образцы группировались согласно температуре.

Метаболомный анализ *Microphallus pygmaeus* также показал наличие качественных и количественных отличий в составе метаболитов у особей, экспонированных при разной температуре. Повышение температуры вызывало резкое (в пять раз и более) снижение концентраций целого ряда веществ: (1) свободных аминокислот (пролин, серин, валин), вероятно, активно используемых для синтеза белка; (2) витаминов B5 и E, вероятно, вовлекаемых в метаболические реакции; (3) ненасыщенных жирных кислот и производных холестерина, что вероятно, отражает перестройки в составе клеточных мембран; (4) многоатомных спиртов (сорбитол, рибитол), которые функционируют в цитоплазме в качестве антифризов при низкой температуре. Кроме того, в условиях температурного стресса наблюдалось увеличение концентрации янтарной кислоты и свободных гексоз (глюкоза, манноза, галактоза), что возможно связано с изменением интенсивности реакций цикла Кребса. Суммарно проведенный анализ указывает на наличие глубоких изменений в физиологии паразитов в ответ на повышение температуры. Эти изменения одновременно должны включать в себя не только адаптацию к температурному стрессу, но также активацию морфогенетических процессов, поскольку моделируемый скачок температуры является потенциальным естественным триггером для созревания половой системы и трансформации паразитов в стадию мариты. Полученные результаты будут дополнены данными гистологического анализа.

Работы выполнены при поддержке РЦ «Развитие молекулярных и клеточных технологий».

ТРЕХИГЛАЯ КОЛЮШКА *GASTEROSTEUS ACULEATUS* КАК ОБЪЕКТ ПИТАНИЯ РЫБ В ПРИБРЕЖНЫХ БИОТОПАХ БЕЛОГО МОРЯ

Бахвалова А. Е., Иванов М. В.,
Иванова Т. С., Лайус Д. Л.

СПбГУ, кафедра ихтиологии и гидробиологии

THREESPINNE STICKLEBACK *GASTEROSTEUS ACULEATUS* AS A FOOD OBJECT OF PREDATORY FISH OF THE WHITE SEA COASTAL ZONE

Bakhvalova A., Ivanov M., Ivanova T., Lajus D.

St. Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology)

За последнее столетие трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* испытывала значительные флуктуации численности в Белом море, и в настоящее время является здесь наиболее многочисленным видом рыб (Ivanova et al., 2016). Она играет большую роль в питании других рыб, и колебания ее численности могут влиять на рацион хищников и на функционирование экосистемы в целом. Цель настоящей работы состоит в исследовании сезонной и межгодовой динамики питания рыб Белого моря и роли в нем трехиглой колюшки.

Материал был собран в июне-сентябре 2013–2015 гг. с помощью жаберных сетей ячеей 16–40 мм и равнокрылого невода в типичных для губы Чупа прибрежных биотопах. Это защищенные от волнения, имеющие относительно небольшие глубины (до 8 м) губы, на большей части акватории которых в изобилии развивается фитобентос — *Zostera marina*, фукусовые водоросли.

Всего было поймано 18 видов рыб, из которых самыми массовыми являются *Gadus morhua*, *Eleginus nawaga*, *Myoxocephalus scorpius*, *Clupea pallasii*, *Osmerus dentex*, *Trigloporus quadricornis*, которые в настоящее время активно питаются колюшкой, что составляет до 75% их летнего рациона. Эти результаты сходны с данными первой половины XX века (Европейцева, 1937; Сони́на, 1957), когда численность колюшки была также высокой. В период низкой численности (1960–1990-е годы) колюшка практически не встречалась в желудках хищных рыб (Кудерский, Анухина, 1963; Польштерманн, 1992), которые питались другими рыбами и беспозвоночными.

В течение летнего сезона роль колюшки в питании хищников также меняется в зависимости от ее численности (Bakhvalova et al., 2016). В конце мая — июне, когда взрослые особи колюшки приходят на нерест, они являются ключевым объектом питания трески, керчака, рогатки и, в меньшей степени, наваги. В июле — начале августа численность взрослых колюшек в прибрежье резко снижается, но появляется молодь, которая служит пищей для наваги, трески, сельди и корюшки. Позднее, в конце августа — сентябре, подрастающая колюшка начинает отходить от берегов, рыбы-ихтиофаги переключаются на другие кормовые объекты: таких рыб, как песчанка, люмпенус, девятиглая колюшка, а также бокоплавов, креветок, многощетинковых червей и моллюсков.

Отмечена размерная избирательность колюшек хищниками. Керчак и рогатка поедают, в основном, взрослых особей. Навага, корюшка и сельдь — молодь. Треска потребляет как взрослую колюшку, так и ее молодь.

Возможно, изменение численности других кормовых объектов в некоторой степени влияло на интенсивность питания рыб колюшкой, но, судя по выраженной зависимости между численностью колюшки и ее представленностью в желудках хищников, значимость трехиглой колюшки как кормового объекта определяется, в первую очередь, колебаниями численности именно этого наиболее многочисленного вида.

Таким образом, трехиглая колюшка *G. aculeatus* играет существенную роль в питании прибрежных рыб в летний период. При снижении численности колюшки изученные виды питаются другими доступными организмами.

ОРГАНИЗАЦИЯ МЫШЕЧНОЙ СИСТЕМЫ КОЛОНИАЛЬНЫХ КАМПТОЗОЕВ (KAMPTOZOA: COLONIALES)

Беликова Е. В., Шунатова Н. Н.

СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

MUSCULAR SYSTEM OF COLONIAL KAMPTOZOANS (KAMPTOZOA: COLONIALES)

Belikova E., Shunatova N.

St. Petersburg University, Department of Invertebrate Zoology

Kamptozoa или внутриворончатые — это небольшой таксон преимущественно морских беспозвоночных, насчитывающий около 180 видов и включающий как одиночных, так и колониальных представителей. Несмотря на то, что история изучения данной группы насчитывает почти 200 лет, очень многие вопросы до сих пор остаются не исследованными. В первую очередь это касается микроанатомии и тонкого строения камптозоев — имеющиеся в литературе данные являются фрагментарными, что является серьезным препятствием для понимания филогенетического положения данной группы в пределах Lophotrochozoa. Появление методов молекулярно-генетического анализа не решило проблему, а построенные на их основании филогенетические схемы противоречат гипотезам, которые сформулированы на основании весьма небольшого количества морфологических данных. Так же существует проблема несоответствия филогенетических схем, построенных на основе молекулярных данных с классическими представлениями о системе камптозоев.

При помощи методов иммуноцитохимии и электронной микроскопии нами были исследованы мышечная система зооидов двух видов колониальных камптозоев *Barentsia gracilis* и *Pedicellina cernua*. Мускулатура колониальных камптозоев представлена только гладкими мышечными элементами и может быть разделена на два независимых блока: мускулатуру чашки и мускулатуру ножки.

Мышечная система чашечки у обоих исследованных видов включает в себя следующие группы мышц: (1) ассоциированные с пищеварительным трактом, (2) регулирующие объем атриальной полости, (3) уплощенные мышечные клетки в основании чашечки — звездчатый комплекс. Отмеченные различия касались лишь

количества мышечных элементов, составляющих ту или иную группу мышц. В щупальцах помимо двух продольных мышечных лент нами также были обнаружены и сократимые элементы в эпителиальных ресничных клетках.

Ножка *B. gracillis* включает мышечный бульбус, чередующиеся ригидные и мускульные участки, и мышечное основание в базальной части; подобный вариант организации ножки подразумевает разбивку продольной мускулатуры на несколько блоков. В мускульных участках мышцы представлены непрерывным слоем, который включает два типа клеток с разной плотностью упаковки сократимых элементов. Ранее предполагали, что в ригидном участке ножки отсутствуют мышечные элементы. Нами показано, что у *B. gracilis* мышечные элементы, залегающие в мускульной части ножки, достаточно глубоко продолжают в ригидную часть ножки. Ножка *P. cernua*, напротив, лишена специализированных участков, и вся продольная мускулатура ножки представляет собой единый блок.

Сходство в организации мускулатуры чашечки у исследованных видов позволяет говорить о едином плане ее строения для колониальных представителей в отличие от одиночных форм, для которых показана широкая вариабельность в организации мышечной системы. Единообразии мышечной системы колониальных камптозоев хорошо согласуются с молекулярными данными и дает основание к пересмотру традиционной системы и объединению семейств *Pedicellinida* и *Varentsiida*.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОПРИНАДЛЕЖНОСТИ И ПОЛА БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ (*MYTILUS EDULIS*, *M. TROSSULUS*) ПРИ ПОМОЩИ МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ МАРКЕРОВ

Гагарина А. В., Сказина М. А., Стрелков П. П.

СПбГУ, кафедра ихтиологии и гидробиологии

IDENTIFICATION OF SPECIES AND SEX IN THE WHITE SEA BLUE MUSSELS (*MYTILUS EDULIS*, *M. TROSSULUS*) WITH MITOCHONDRIAL MARKERS

Gagarina A., Skazina M., Strelkov P.

St. Petersburg State University,
Department Ichthyology and Hydrobiology

В Белом море встречается два вида мидий *Mytilus*: *M. edulis* и *M. trossulus*. Морфологически два вида похожи, для их идентификации используются молекулярно-генетические признаки. В условиях симпатрии виды вступают в интрогрессивную гибридизацию (Vainola, Strelkov, 2011). Нуклеотидные последовательности митохондриальных генов считаются универсальными таксономическими маркерами. Однако гибридизация ведет к появлению гибридов, неотличимых по гаплоидным маркерам от родителей. Помимо того, может происходить интрогрессия — «загрязнение» митохондриями одного вида генофонда другого. Это ставит под вопрос утилитарность митохондриальных маркеров как таксономических при работе с гибридизующими видами, в частности, мидиями.

Организация и наследование митохондриального генома у *Bivalvia* имеет особенности. В отличие от большинства других многоклеточных организмов, и самцы, и самки которых несут только один тип митохондрий, наследуемый от матери, многие двустворки имеют два разных митохондриальных генома: мужской (M) и женский (F). Самцы гетероплазмичны и несут в соматических клетках F-геном, а в половых клетках — M-геном, который они передают только сыновьям. Самки гомоплазмичны — несут только F-геном, который передают потомкам обоих полов. Такой механизм наследования митохондрий получил название двойное одноподительское наследование (double uniparental inheritance, DUI) (Zouros et al, 1994). Наличие у мидий двух «полоспецифических» митохондриальных геномов открывает возможность определения, с помощью митохондриальных маркеров, пола моллюсков. Прямое определение пола

у мидий, лишённых полового диморфизма, возможно лишь у половозрелых особей в преднерестовый период, когда под микроскопом в гонадах можно увидеть яйца и спермии (Максимович, 1985). Известно, однако, что в условиях межвидовой гибридизации связь между митохондриальными геномами и полом может нарушаться (Zouros et al, 1994; Rawson et al, 1996).

Целью работы была отработка методики определения видо-принадлежности и пола беломорских мидий с помощью митохондриальных маркеров. Мидий в преднерестовом состоянии собрали рядом с Горелым пирсом в пос. Чупа в июне 2015 г. Моллюсков генотипировали по трем диагностическим для двух видов ядерным признакам и классифицировали на «чистопородных» *M. edulis*, *M. trossulus* и «гибридов» по вкладу генов родительских видов в индивидуальные генотипы. F- и M- митохондриальные геномы и их видопринадлежность определили методом рестрикционного анализа участка локуса 16S РНК (Rawson et al, 1996). Физиологический пол определили гистологически.

По митохондриальным генотипам удалось правильно идентифицировать пол большинства (~90%) мидий, а также видопринадлежность большинства (~90%) «чистопородных» мидий, но не «гибридов» («гибриды» составляют примерно $\frac{1}{3}$ от изученной выборки). Редкие особи, таким образом, имели нестандартные митохондриальные генотипы. Мы заключаем, что у беломорских мидий наблюдается неплохое согласие между митохондриальными и ядерными генотипами, с одной стороны, и митохондриальными маркерами и физиологическим полом, с другой.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ У ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.) БЕЛОГО МОРЯ

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

СПбГУ, кафедра ихтиологии и гидробиологии

SEX RATIO VARIATION IN THREE-SPINED STICKLEBACK (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.) OF THE WHITE SEA

Golovin P., Ivanov M., Ivanova T., Lajus D.

St. Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* является одним из ключевых видов в экосистеме Белого моря. Для нее характерны значительные долговременные изменения численности, и в настоящее время это наиболее многочисленная рыба моря. Сотрудники кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ изучают различные аспекты популяционной биологии колюшки с 2006 г.

Для понимания механизмов популяционной динамики очень важным представляется изучение изменчивости соотношения полов, которое напрямую влияет на популяционную плодовитость, причем, согласно нашим наблюдениям, на нерестилищах обычно преобладают самки. Поэтому необходимо описать изменчивость соотношения полов трехиглой колюшки и выявить возможные причины его отклонения от равновесного состояния.

Материал для исследования был собран в мае-июле 2016 года в районе УНБ «Беломорская» СПбГУ на трех станциях в начале, середине и конце нереста. Он позволит получить данные по плодовитости, росту самок и самцов, и описать соотношение полов в разных возрастах.

В пределах одного нерестилища в безымянной лагуне в проливе Сухая Салма было помечено 2785 особей (примерно поровну самцов и самок), пойманных в 5 разных участках лагуны и в море за ее пределами. Данные повторного отлова позволят оценить степень возврата колюшки на места первоначальной поимки, а также общее количество рыб в лагуне и степень ротации полов. Кроме этого, предполагается изучить степень выедания икры производителями. Для сравнения уровня смертности рыб на нерестилищах подсчи-

тано количество погибших колюшек, собранных у берегов лагуны, а также получены данные по составу питания хищных рыб колюшкой.

Для оценки миграций рыб между морем и лагуной, вход в нее был оборудован специальной деревянной рамкой размером 90×90 см, в которую была установлена подводная видеокамера GoPro. Первые результаты анализа видеозаписей, сделанных в период массового нереста (с 12 по 23 июня), позволили установить, что максимальная интенсивность миграций рыб между морем и лагуной наблюдается примерно за два часа до и через два часа после полной воды. За сутки из лагуны, в среднем, выходило 82 тыс. особей, а входило — 61 тыс., т. е. в целом за сутки лагуну покидало примерно 21 тыс. особей при численности рыб в водоеме на 20 июня около 850 тыс. Анализ видеосъемки не позволяет, однако, говорить о том, перемещаются ли в районе выхода одни и те же особи, многократно попадая в поле зрения видеокамеры, или это разные рыбы. Таким образом, эти данные позволяют описать изменение общего количества рыб на нерестилище, но не оценить степень их ротации.

Это исследование позволит описать временные и пространственные закономерности динамики соотношения полов у колюшки в Белом море и приблизить нас к более полному пониманию природы колебаний численности вида и определить, с какими факторами они связаны.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* БЕЛОГО МОРЯ

Доргам Ахмед Салем Абдельазиз, Лайус Д. Л.

СПбГУ, кафедра ихтиологии и гидробиологии

ASSESSMENT OF POPULATION HEALTH OF THREESPINE STICKLEBACK *GASTEROSTEUS ACULEATUS* OF THE WHITE SEA

Dorgham Ahmed Salem AbdelAziz, Lajus, D.

St. Petersburg State University,

Department of Ichthyology and Hydrobiology

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* широко распространена в северном полушарии и является модельным видом в эволюционно-генетических исследованиях. В Белом море колюшка обитает вблизи границы видового ареала и поэтому здесь она может быть особенно чувствительна к изменениям климата. Скорее всего, именно этот фактор вызывает в Белом море масштабные долговременные колебания численности вида. В настоящее время, в связи с бурным ростом численности в последние десятилетия, это наиболее многочисленная рыба моря. Поэтому изучение популяционной динамики колюшки может позволить понять не только механизмы изменения обилия именно этого вида, но и всей морской экосистемы. Изменения климата могут воздействовать на колюшку как прямо, через изменение ее поведения и физиологии, так и опосредованно, через изменение ее экологической ниши, в частности, пищевых ресурсов.

Данная работа посвящена описанию методологии, которая будет использоваться при подготовке кандидатской диссертации. Целью проекта является разработка подходов к оценке состояния популяций колюшки и тестирование этих подходов при разных условиях окружающей среды. Будут исследованы морские и пресноводные популяции трехиглой колюшки, обитающие в разных частях Белого моря и прилегающих районах. Для сравнения также будут изучены рыбы из Балтийского моря и Тихого океана. Исследования будут проводиться на взрослых и молоди. Для характеристики окружающей среды будет уделяться особое внимание температурным условиям, поскольку, скорее всего, именно изменения температуры являются основной причиной долгосрочных изменений численности беломорской популяции колюшки. Кроме того, будет учитываться соленость, уровень загрязнения, условия питания и др. Морфоме-

трические методы, реализуемые на сканированных изображениях и генетический анализ, а именно изменчивость митохондриального гена цитохрома b, будут использоваться для характеристики популяций с целью более надежной интерпретации результатов. Чем более выражены морфологические и генетические различия между выборками, тем больше может быть влияние генетических различий на показатели состояния популяций, и наоборот.

Для оценки состояния популяций будут использоваться следующие показатели: (i) флуктуирующая асимметрия (ФА), измеряемая с применением традиционно используемых на колюшке структур — боковых пластинок, а также оригинальной методики, основанной на анализе трансляционной флуктуирующей асимметрии сегментов лучей грудных и хвостового плавников; (ii) темп роста, оцениваемый по отолитам; (iii) паразитарная нагрузка, оцениваемая по зараженности трематодами *Cryptocotyle* spp. (чернопятенная болезнь); (iv) состав и количество липидов, измеряемые хроматографическими методами.

Мы полагаем, что применение этих методов позволит нам лучше понять, какой диапазон факторов окружающей среды является наиболее благоприятным для колюшки, и что может вызвать стресс. Эта информация важна для объяснения и прогнозирования ответа популяции на изменения условий окружающей среды как в пространственном, так и во временном аспектах.

РОД *BELONOCYSTIS* RAINER 1968 — ПЕРВЫЙ СОЛНЕЧНИК В СОСТАВЕ МАКРОКЛАСТЕРА АМОЕВОЗОА

Климов В. И.

СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

THE GENUS *BELONOCYSTIS* RAINER 1968 AS THE FIRST HELIOZOAN IN AMOEBOZOA SUPERCLUSTER

Klimov V.

St. Petersburg University,
Department of Invertebrate Zoology

Род *Belonocystis* это один из загадочных родов эукариот, положение которого в филогенетической системе до сих пор не было даже приблизительно установлено (Patterson, 1999). Представители рода характеризуются сферической формой клетки, радиально расходящимися тонкими выростами, внешним скелетом из сложно устроенных чешуек — то есть обладают морфотипом солнечника. Из пробы, взятой на маршевом лугу между островами Матренин и Большой горелый, Кандалакшский залив, Белое море, мы изолировали первый известный морской штамм *Belonocystis*, развивающийся в диапазоне солёностей от 10 до 60 ‰. Полученные светомикроскопические и ультраструктурные данные позволили заключить, что мы имеем дело с новым для науки видом, который был описан под названием *Belonocystis marina* Klimov, Zlatogursky, 2016. К отличительным признакам этого вида следует отнести овальные в сечении основания чешуек, в отличие от пентагональных у *B. tubistella* или треугольных у *B. quadrangularis*. Основание чешуек *B. marina* несет на себе три сетчатые плоские структуры, напоминающие юбки, а шип, берущий начало от основания, спирально закручен.

Также нами был получен и секвенирован транскриптом *Belonocystis* с последующим проведением мультигенного филогенетического анализа. Согласно полученным данным, *Belonocystis marina* принадлежит к макрокластеру Амоевозоа и образует кладу с многожгутиковым протистом *Multicilia marina* внутри группы Variosea. Следует отметить, что между *Multicilia marina* и *B. marina* есть несомненные черты сходства и на морфологическом уровне. Форма клетки *Multicilia* близка к сферической и вместе с тем подвержена постоянным изменениям. Радиально расходящиеся от поверхности клетки *M. marina* жгутики (от 20 до 30) двигаются медленнее,

чем у большинства жгутиконосцев, и напоминают аксоподии солнечников. Также было установлено, что в аксонамах жгутиков этого протиста наблюдается редукция внешних динеиновых ручек, а также одной из микротрубочек в каждом из дублетов. Расположение на поверхности клетки, характер движения, степень стабильности выростов у *Belonocystis* весьма сходны с соответствующими параметрами жгутиков *Multicilia*. Несмотря на это, исследования Беломорского штамма *B. marina* не выявили структур, характерных для типичного жгутикового аппарата эукариот. Основываясь на этих данных, мы можем предположить, что выросты *Belonocystis* гомологичны жгутикам *Multicilia*, однако их цитоскелет подвергся значительному упрощению (первые этапы которых можно наблюдать и в случае *Multicilia*) и, по сути, морфологически и функционально превратился в псевдоподию. Покровные элементы клетки при этом, напротив, претерпели значительное усложнение. Если у *Multicilia* мы видим гликостили, покрывающие плазмалемму снаружи, то у *Belonocystis* поверхность мембраны несёт гигантские чешуйки, имеющие сложную структуру. Интересно также, что для обоих протистов, вероятно, характерно наличие жизненного цикла, включающего формирование более крупных многоядерных амебоидных стадий, которые, почкуясь, отделяют одиночные особи (Mikrjukov, Mylnikov, 1998; Klimov, Zlatogursky, 2016).

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО СТРЕССА НА ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ОТВЕТ МИДИЙ РАЗНОГО ВОЗРАСТА И РАЗМЕРА

*Ковалев А. А.¹, Сухотин А. А.²,
Бергер В. Я.², Подлипаева Ю. И.³*

¹СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

²ЗИН РАН

³Институт Цитологии РАН

EFFECT OF AGE AND BODY SIZE OF MUSSELS ON FUNCTIONAL RESPONSE TO ELEVATED TEMPERATURE STRESS

*Kovalev A.¹, Sukhotin A.²,
Berger V.², Podlipaeva J.³*

¹St. Petersburg University,
Department of Invertebrate Zoology

²Zoological Institute of RAS

³Institute of Cytology RAS

В условиях климатических изменений одним из наиболее значимых факторов среды становится температура. Оценка физиологического ответа организма на этот температурный стресс является ключом к пониманию процессов адаптации организма и популяции. Энергетический баланс играет центральную роль в жизни любого организма и тесно связан с его адаптационными возможностями, реакцией на стресс и выживанием в неблагоприятных условиях среды. Скорость и своевременность модулирования функционального состояния может определяться многими параметрами. Для морских беспозвоночных с продолжительным ростом на протяжении всей жизни, таких как моллюски, важнейшими параметрами, определяющими физиологические функции, являются размер и возраст. В данном исследовании нами предпринята попытка оценки влияния возраста и размера моллюсков на адаптационные способности особей при воздействии повышенной температуры. Исследование проводилось на беломорских мидиях *Mytilus edulis* L. в течение двух летних сезонов 2015 и 2016 гг. на Беломорской биостанции ЗИН РАН «Картеш». Для оценки физиологического ответа на стресс была измерена скорость аэробного дыхания мидий, собран материал для определения конечных продуктов анаэробного гликолиза, а также степени экспрессии белков теплового шока. Эксперимент был по-

ставлен на моллюсках различного возраста и размера, а также при разных типах воздействия температурой (быстрое и постепенное). Предварительный анализ данных показал, что существует зависимость устойчивости к повышенной температуре от размеров мидий. Выбранная температура приводила к ингибированию метаболизма у мелких и средних моллюсков и существенному возрастанию скорости дыхания у крупных особей. Скорость дыхания после температурного воздействия во всех случаях оказалась ниже, чем в контроле, что свидетельствует о незаконченном восстановлении метаболизма и возможном участии анаэробных реакций.

СТРУКТУРА ЖЕЛТОЧНОГО СИНЦИТИАЛЬНОГО СЛОЯ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* НА ПОЗДНИХ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ И ЛИЧИНОЧНЫХ СТАДИЯХ

Кондакова Е. А., Гладышева Ю. Е.,

Козин В. В., Ефремов В. И.

СПбГУ, кафедра эмбриологии

STRUCTURE OF THE YOLK SYNCYTIAL LAYER OF *GASTEROSTEUS ACULEATUS* DURING THE LATE EMBRYONIC AND LARVAL STAGES

Kondakova E., Gladysheva Y.,

Kozin V., Efremov V.

St. Petersburg State University,

Department of Embryology

Желточный синцитиальный слой (ЖСС) Teleostei — это многофункциональная провизорная система, представляющая собой многоядерный симпласт, расположенный на периферии желточной сферы. ЖСС формируется на стадии бластулы и выполняет трофическую, морфогенетическую и иммунную функции (Carvalho, Heisenberg, 2010; Jaroszewska, Dabrowski, 2011; Кондакова и др., 2016). Эта работа посвящена исследованию ЖСС поздних зародышей и личинок трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*. Настоящая работа является продолжением сравнительного исследования ЖСС Teleostei; трехиглая колюшка интересна как представитель Perciformes (Betancur-R. et al., 2013) с желточным комплексом, включающим несколько жировых капель.

Икра трехиглой колюшки была собрана в районе УНБ «Беломорская» СПбГУ (Кандалакшский залив, Белое море) на литорали островов Большой Горелый и Кереть в конце июня — начале июля 2015 г. Материал был зафиксирован жидкостью Буэна и залит в парапласт в соответствии со стандартной процедурой. Серийные срезы толщиной 5-7 мкм были получены в РЦ РМиКТ СПбГУ и окрашены гематоксилином Караччи с эозином. Фотографии были получены в РЦ РМиКТ и «Хромас» СПбГУ.

Ядра ЖСС колюшки крупные полиморфные, с заметными ядрышками, но ядер исключительно сложных форм, как у сиговых рыб и скалярии *Pterophyllum scalare* (Kunz, 2004; Кондакова и др., 2017), отмечено не было.

В передней области желточного комплекса имеется несколько жировых капель. При этом яйца колюшки тяжелее воды (Swagup, 1958). Каждая из жировых капель окружена ЖСС. В некоторых участках цитоплазмы ЖСС, окружающей жировые капли, есть поперечная исчерченность, отмеченная у сиговых и малоротой колюшки *Hypomesus olidus*. Компарментализация желточного комплекса была описана у зародышей и личинок других окунеобразных и сиговых рыб. Однако у них полная (окунеобразные) или неполная (сиговые) цитоплазматическая прослойка разделяет массу желтка и только одну жировую каплю (Кондакова и др., 2017).

Как и у большинства других исследованных видов, толщина ЖСС трехиглой колюшки неодинакова в разных участках ЖСС вдоль переднезадней и дорсовентральной осей, что может указывать на функциональные различия этих участков. Минимальную толщину имеет дорсомедиальная область, вероятно, функционирующая наименее активно.

У трехиглой колюшки интернализация и метаболизм желтка происходят своеобразно. Множество отделившихся от единой эозинофильной массы желтка округлых фрагментов, контактирующих с базальной поверхностью ЖСС, окрашиваются эозином очень слабо. У других видов фрагменты желтка и желточные включения остаются эозинофильными, что позволяет предполагать биохимические особенности лизиса желтка у трехиглой колюшки. Большое количество таких фрагментов прилежит к вентральной области ЖСС. В дорсомедиальной области их, напротив, немного, что также свидетельствует о малой функциональной активности этой области ЖСС. В цитоплазме ЖСС на исследованных стадиях зона лизиса желтка не выражена, апико-базальная поляризация ЖСС не отмечена.

Финансирование: грант РФФИ № 16-34-00391.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ СИМБИОТИЧЕСКИХ АССОЦИАЦИЙ МЕЖДУ ЭВРИГАЛИННЫМИ ПАРАМЕЦИЯМИ И БАКТЕРИЯМИ

Коротаев А. В.¹, Сабанеева Е. В.²

¹СПбГУ, кафедра микробиологии

²СПбГУ, кафедра цитологии и гистологии

BIODIVERSITY OF SYMBIOTIC ASSOCIATIONS BETWEEN EURYHALINE PARAMECIUM AND BACTERIA

Korotaev A. ¹, Sabaneyeva E. ²

¹St. Petersburg State University,

Department of Microbiology

²St. Petersburg State University,

Department of Cytology and Histology

Инфузории часто образуют симбиотические ассоциации с внутриклеточными бактериями (эндосимбионтами). Подобные системы являются удобными моделями для изучения взаимоотношений «эндосимбионт — хозяин», механизмов формирования этих ассоциаций, а также возможного механизма горизонтального переноса генов. Присутствие эндосимбионтов оказывает влияние на адаптивные свойства хозяина и на численность популяции в экосистеме. Поэтому исследование различных симбиотических систем между протистами и прокариотами имеет как фундаментальное, так и прикладное значение.

В результате скрининга проб, взятых в приливно-отливной зоне восточной оконечности острова Средний (Белое море, губа Чупа), обнаружена популяция инфузорий рода *Paramecium*, формирующих двойные и тройные симбиозы с бактериями. Изучение симбиотических систем проводилось с помощью микроскопических (световая, атомно-силовая и конфокальная лазерная сканирующая микроскопия) и молекулярных методов (флуоресцентная гибридизация *in situ* с олигонуклеотидными зондами, специфичными к фрагментам последовательности 16S рРНК). Видовой состав популяции (*P. nephridiatum* и *P. calkinsi*) был предварительно определен по морфологическим признакам. В полученных клонах парамеций в различных сочетаниях выявлено четыре различных цитоплазматических и один внутриядерный эндосимбионт. Клоны проанализированы с помощью флуоресцентной гибридизации *in situ* с группоспецифичными олигонуклеотидными зондами. Все симбионты

распознавались универсальным бактериальным зондом (Eub_338) и зондом, специфичным для группы α -Proteobacteria (Alpha_19). Наиболее распространенными в популяции цитоплазматическими эндосимбионтами являются подвижные короткие палочковидные бактерии, выявляющиеся зондом RickFla_430, специфичным к виду “Candidatus *Trichorickettsia mobilis*”. Трихориккеттсии встречаются в цитоплазме обоих видов парамеций, причем наряду с ними в цитоплазме могут присутствовать и другие бактерии. Так, в цитоплазме некоторых *P. calkinsi*, помимо “Candidatus *Trichorickettsia mobilis*”, обнаружены извитые неподвижные палочки, распознающиеся зондом Hol_659, специфичным к роду *Holospora*, включавшему до настоящего времени исключительно внутриядерных эндосимбионтов парамеций. В цитоплазме нескольких клонов *P. nephridiatum* обнаружен неподвижный симбионт веретеновидной формы с характерной светопреломляющей структурой в центре клетки, напоминающий описанный ранее лишь на морфологическом уровне вид *Pseudolyticum multiflagellatum*. Гибридизация *in situ* этих эндосимбионтов с зондом Midi_434, разработанным для специфичного выявления представителей кандидатного семейства “Candidatus Midichloriaceae”, дала положительный сигнал. Групповая принадлежность эндосимбионта вибриоидной формы, обнаруженного в везикулах цитоплазмы клона *P. nephridiatum*, в настоящее время не определена. Единственный внутриядерный симбионт предположительно относится к виду *Holospora curvata*. Для полной морфологической и молекулярной характеристики выявленных симбиотических ассоциаций будет проведено исследование ультраструктуры с помощью ТЭМ и секвенирование генов, кодирующих 16S рРНК, для определения положения описанных бактерий на филогенетическом древе.

Разнообразие симбиотических систем между инфузориями и бактериями в пределах одной популяции эвригалинных парамеций согласуется с высказанным ранее наблюдением о высокой частоте встречаемости симбиотических ассоциаций у эвригалинных инфузорий.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 04-06410) с использованием оборудования Ресурсного Центра микроскопии и микроанализа.

ОСОБЕННОСТИ РАННЕЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ ПОЛОВОГО ЗАЧАТКА ЦЕРКАРИЙ И РАЗВИТИЯ ЯИЧНИКА МАРИТ *NEOPHASIS LAGENIFORMIS* (TREMATODA: NEODERMATA): ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Кремнев Г. А., Щенков С. В.

СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

EARLY GENITAL PRIMORDIUM DIFFERENTIATION IN CERCARIAE AND OVARY DEVELOPMENT IN ADULTS OF *NEOPHASIS* *LAGENIFORMIS* (TREMATODA: NEODERMATA): PRELIMINARY REPORT

Kremnev G., Shchenkov S.

St. Petersburg University,

Department of Invertebrate Zoology

К настоящему моменту изучены репродуктивные органы партеногенетических поколений трематод. Это относится как к особенностям морфологии, так и к функциональной динамике герминальных масс спороцист и редий (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). В то же время изучение яичников марит и половых зачатков церкарий выявило функциональную неоднородность этих структур (Кремнев, 2016). Данная работа дополняет ранее опубликованные результаты, что позволит обстоятельнее сопоставить между собой репродуктивные органы разных стадий жизненного цикла трематод.

Зараженные редиями *Neophasis lageniformis* моллюски *Vuccinum* sp. были собраны с сублиторали в районе острова Феттах (Белое море, губа Чупа) в августе 2015 года. Из участков пораженного партенитами гепатопанкреаса были изготовлены и окрашены 5-ти микронные срезы по стандартным гистологическим методикам.

Изученные редии *N. lageniformis* содержали не только развивающихся церкарий, но и метациркарий на разных этапах морфогенеза — вплоть до продуцирующих abortивные яйца прогенетических особей. Это позволило подробно проследить этапы дифференцировки полового зачатка личинок.

Компактная группа клеток зачатка половой системы обнаруживается только в самом начале морфогенеза церкарий, и уже на этом этапе наблюдается дифференцировка клеток. Часть из них небольшого размера, в их ядрах преобладает гетерохроматин. Тогда как другие клетки более крупные, с пузырьковидными, светлыми ядрами.

У церкарий зачаток половой системы состоит из нескольких элементов. Основную его часть составляет С-образно изогнутая группа преимущественно мелких клеток, ядра которых содержат большое количество гетерохроматина. От нее отходят три коротких клеточных тяжа. Два из них расположены ближе к переднему концу тела и примыкают к формирующимся семенникам. Третий отходит в сторону заднего конца тела и заканчивается будущим яичником, состоящим на этом этапе из 20–25 клеток. Зачатки гонад демонстрируют начальные этапы дифференцировки. Они состоят из клеток с крупными пузырьковидными ядрами и активными ядрышками. Недифференцированные клетки, пополняющие пул гониев, расположены в области отхождения от гонад упомянутых клеточных тяжей.

У метацеркарий дальнейшее развитие половой системы сопровождается формированием протоков. Параллельно протекает созревание гамет, которые вступают в ранние стадии мейоза-I. Пополнение количества ооцитов в молодых яичниках на этом этапе прекращается. В результате яичник взрослых форм не имеет в своем составе оогониев, функционально представляя собой «выводковую камеру» для созревающих ооцитов I порядка.

Наблюдаемые особенности дифференцировки яичника и ранних этапов его функционирования очень похожи на развитие и работу герминальных масс некоторых редиий. С одной стороны, это и указывает на сходную функциональную динамику яичников и герминальных масс трематод. С другой — позволяет обозначить герминальную массу партенит как гонаду.

Работа выполнена на базе РЦ СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий». Авторы выражают благодарность сотруднице кафедры Зоологии беспозвоночных Д. Ю. Крупенко за предоставленный для исследования материал.

ЗАВИСИМОСТЬ МАССЫ ОТ ДЛИНЫ РАКОВИНЫ У ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *MACOMA CALCAREA* (GMELIN) В СЕВЕРНЫХ МОРЯХ

Лисицына К. Н., Герасимова А. В.

СПбГУ, кафедра ихтиологии и гидробиологии

THE RELATIONSHIP BETWEEN SHELL LENGTH AND WEIGHT FOR THE BIVALVES *MACOMA CALCAREA* (GMELIN) IN THE NORTHERN SEAS

Lisitsina K., Gerasimova A.

St. Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology

Цель данной работы — определение параметров уравнения, описывающего зависимость массы особей (W , г) от длины раковины (L , мм), для двустворчатых моллюсков *Macoma calcarea* в Белом, Баренцевом, Карском и Лаптевых морях. До сих пор известна лишь одна публикация, где приведены коэффициенты аналогичной модели для маком, обитающих в водах Западной Гренландии (Petersen, 1978). При использовании этой модели для определения индивидуальных весов *Macoma calcarea*, собранных в наших северных морях, расчетные величины массы моллюсков в 3–4 раза превышали фактические оценки.

Материал был собран в ходе экспедиций в северные моря в летний период 2012–2016 гг. Объемы отдельных выборок (выборка — макомы из определенного моря) — по 100 экз. (Белое море — 64 экз.). Для расчета параметров уравнений a и b ($W = aL^b$) у *Macoma calcarea* были оценены масса особи (г, точность взвешивания 0.001 г) и длина раковины (мм, точность измерения 0.1 мм). Все расчеты проведены в программе Prism 5.

Регрессионные модели определены с высокой достоверностью ($P > 99.9\%$) и точностью (коэффициент детерминации R^2 не менее 0,95). В разных морях показатель степени b варьировал от 2,84 (Карское море) до 3,10 (Белое море). При этом статистически значимых различий между построенными зависимостями не обнаружено. Общее уравнение имеет вид: $W = 0,00011 L^{2,969}$ ($R^2 = 0,95$).

Осталось неясным столь сильное расхождение теоретических весов моллюсков, рассчитанных по зависимости Петерсена (Petersen, 1978) и построенной нами модели. Уравнение Петерсена

аппроксимировало зависимость между длиной и массой маком, собранных примерно в тех же широтах (Западная Гренландия). Тем не менее, вес у крупных маком (размерами более 20–30 мм) различался в три-четыре раза, что в основном было определено расхождением значений коэффициента a . Возможны разные причины такой ситуации: точность измерений, степень обсушивания животных перед взвешиванием, диапазон линейных размеров, использованных для расчетов параметров уравнений и т. д. Мы скорее склонны признать ошибочными параметры модели для западногренладских *Macoma calcarea*. Даже сравнение наших результатов с аналогичными данными для близкородственного вида *Macoma balthica* из разных местобитаний не выявило столь сильных различий.

АНАЛИЗ БЕЛКОВ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГАМЕТ В КРИПТИЧЕСКИХ ВИДАХ МОЛЛЮСКОВ ПОДРОДА *NERITREMA*

Лобов А. А.¹, Мальцева А. Л.¹,
Михайлова Н. А.², Гранович А. И.¹

¹СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

²Институт Цитологии РАН, отдел клеточных культур

ANALYSIS OF PROTEINS INVOLVED IN GAMETE RECOGNITION OF SUBGENUS *NERITREMA* MOLLUSCS CRYPTIC SPESIES

Lobov A.¹, Maltseva A.¹,
Mikhailova N.², Granovitch A.¹

¹St. Petersburg State University,
Department of Invertebrate Zoology

²Institute of Cytology RAS,
Department of Cell Culture

Изучение репродуктивных барьеров и механизмов их формирования — одна из ключевых проблем эволюционной биологии. Один из таких потенциальных барьеров может формироваться на основе вариабельности белков, участвующих во взаимодействии гамет. В отдельных случаях показано, что репродуктивная изоляция действительно основана на несовместимости гамет, обусловленной их лиганд-рецепторными или фермент-субстратными взаимодействиями (Wilburn, Swanson, 2015). В ряде случаев даже незначительные изменения аминокислотной последовательности белков могут оказывать существенное влияние на эффективность оплодотворения и, как следствие, на формирование репродуктивных барьеров (Wilburn, Swanson, 2015). В свою очередь это может приводить к быстрой дивергенции видов даже в условиях симпатрии.

Популяции нескольких криптических видов подрода *Neritrema* рода *Littorina* (*L. fabalis*, *L. arcana*, *L. compressa*, *L. saxatilis* и *L. obtusata*) обитают совместно в литоральной зоне морей Северной Атлантики и характеризуются сходными репродуктивными стратегиями. Для особей этих видов отсутствуют физические или временные барьеры, которые могли бы потенциально ограничивать межвидовые скрещивания. Более того, для *L. fabalis* и *L. obtusata*, а также для *L. arcana* и *L. saxatilis* показана возможность гетероспецифичного осеменения, а для последней пары видов отмечена высокая вероятность формирования гибридов. Все это делает виды подрода весьма пер-

спективной моделью для изучения потенциальной роли репродуктивных белков в формировании/поддержании «симпатрического» многовидового комплекса. При этом роль белков взаимодействия гамет в репродуктивной изоляции, как и сами молекулярные механизмы взаимодействия гамет, ранее в данной группе не изучалась.

В составе акросомального экстракта *L. obtusata* из Белого моря были идентифицированы два мажорных белковых компонента, оказавшиеся изоформами одного белка, получившего название LOSP (Lobov et al, 2015). LOSP экспрессируется только в репродуктивной системе самцов; имеет сигнальный пептид, что согласуется с предположением о его акросомальной локализации. Участие данного белка в процессах взаимодействия гамет весьма вероятно. Для подтверждения этого, а также для характеристики пространственного и временного паттерна экспрессии LOSP в мужской половой системе был выбран метод гибридизации *in situ*. На основе установленной ранее последовательности транскрипта был синтезирован зонд, с использованием которого проводится РНК-гибридизация с мРНК-LOSP. Важным является вопрос об уровне варибельности идентифицированного белка внутри вида и между близкими видами. На данный момент идентифицирован гомолог LOSP в транскриптом мужской половой системы *L. saxatilis*; параллельно проводится поиск ортологических генов у других видов. Первичный анализ внутривидовой варибельности LOSP в беломорских популяциях *L. obtusata* указывает на сравнительно низкий уровень полиморфизма с единичными аминокислотными заменами. На следующем этапе планируется включение в анализ более широкого спектра популяций из других акваторий.

Проект выполняется при поддержке РЦ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и гранта РФФИ 15-04-08210а. Коллектив авторов выражает благодарность УНБ «Беломорская», на которой была выполнена часть работ.

К 25-ЛЕТИЮ ФИЛИАЛА КАФЕДРЫ ОКЕАНОЛОГИИ НА МБС СПбГУ

Мамаджанян А. Г., Смагин Р. Е.

СПбГУ, кафедра океанологии

TO 25th ANNIVERSARY OF THE BRANCH OF THE DEPARTMENT OF OCEANOLOGY AT THE MBS SPBU DEDICATED

Mamadzhanian A., Smagin R.

St. Petersburg State University,
Department of Oceanology

Изучение природы Мирового океана в СПбГУ неотъемлемо связано с кафедрой океанологии. С закатом Советского Союза местом проведения учебных практик стали не морские суда, а прибрежные научные базы. До 1992 г. кафедра опробовала ряд мест, но опыт оказался не совсем приемлемым, и как раз в это время появилась возможность проведения практик в Белом море.

В сезоне 1992 года океанологи прибыли на «разведку», посмотрели воочию на перспективы нового места. Профессор В. Р. Фукс высоко оценил возможности МБС по организации учебной океанологической практики. В частности, здесь хорошо выражены приливные явления, разнообразен термохалинный режим, рядом устьевая область реки Кереть.

Первые шаги филиалу кафедры океанологии дались очень просто. Благодаря упорству В. В. Казарьяна и его помощника, преп. И. Л. Башмачникова, руководство станции выделило океанологам причальные места и рабочие помещения на постоянное пользование, и было завезено все необходимое оборудование. Первые океанологические работы (1993 г.) были проведены в проливе Средняя Салма, устьевой области реки Кереть, в отдельных местах губы Чупа, а в последующие годы проводилось совмещение студенческой практики с исследовательскими работами по серии грантов «Моря России» (1994–2000 гг.): «Гидрологическое и гидрохимическое состояние и антропогенное влияние на плантации марикультуры мидий в Белом море». В 2000–2001 гг. практикой руководил И. Л. Башмачников, а В. В. Казарьян занялся общими организационными вопросами. К этому времени кафедра обзавелась флотом из 6 единиц, что позволило в 2001 г. начать комплексные работы в проливе Подпах-

та — изучение гидрологического режима этой акватории в разные фазы приливного цикла

В 2002 году ст.преп. В. В. Казарьяну вновь пришлось возглавить практики, но с этого времени в «команду» океанологов был включён ассистент Р.Е. Смагин. К этому времени филиал решением Учёного Совета факультета приобрёл легальные полномочия, начались работы по расширению жилищного фонда, было приобретено современное на тот момент оборудование.

Кардинальным образом работа филиала кафедры изменилась с приходом на должность руководителя практики Р.Е. Смагина (с 2005 года и по настоящее время), который предложил обновлённую модульную программу практик, включавшую в себя занятия по океанологии, гидрохимии, гидрометеорологии, морскому делу. Вместе с гидрологами и геофизиками подробно изучен гидрологический режим устьевой области р. Кереть, впервые получены оценки приливных колебаний уровня и приливного режима акватории, окружающей о. Средний, начаты регулярные совместные работы с биологами из ББС ЗИН РАН «Мыс Картеш» по изучению океанологических процессов в губе Чупа. На период 2013–2014 гг. учебно-научный и организационный потенциал филиала заметно вырос, в том числе благодаря приобретению нового приборного парка и плавсредств. Появились новые перспективы и горизонты возможностей. К этому времени было подготовлено около 200 студентов-океанологов, многие из которых успешно работают в России и за границей по выбранной специализации. Практика на Белом море стала являться одним из важнейших брендов кафедры океанологии СПбГУ.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МИДИЙ *MYTILUS EDULIS* L. И *M. TROSSULUS* GOULD В БЕЛОМ И БАРЕНЦЕВОМ МОРЯХ

Марченко Ю. Т.¹, Хайтов В. М.^{2,3},
Католикова М. В.¹, Стрелков П. П.¹

¹СПбГУ, кафедра ихтиологии и гидробиологии

²СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных,

³Кандалакшский государственный заповедник

MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL PECULIARITIES OF BLUE MUSSEL *MYTILUS EDULIS* L. IM. *TROSSULUS* GOULD IN THE WHITE AND BARENTS SEAS

Marchenko J.¹, Khaitov V.^{2,3},
Katolikova M.¹, Strelkov P.¹

¹St. Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology

²St. Petersburg State University,
Department of Invertebrate Zoology

³Kandalaksha State Nature Reserve

В северной Атлантике встречаются три вида мидий *Mytilus* — *M. galloprovincialis*, *M. edulis* (далее МЕ) и *M. trossulus* (МТ), которые формируют смешанные поселения и вступают в интрогрессивную гибридизацию. В Белом и Баренцевом морях встречаются МЕ и МТ. Будучи древними эволюционными линиями, два вида похожи морфологически и традиционно различаются по молекулярно-генетическим признакам. Данные об их экологических отличиях противоречивы и недостаточны.

Недавно выяснили, что в Белом море МЕ и МТ демонстрируют достаточно четкие морфологические и экологические различия. МТ преимущественно встречается на водорослях (литоральные фукоиды), а МЕ — на грунте. У большинства (80%) МТ на внутренней стороне створок под лигаментом отсутствует перламутровый слой и выражена узкая полоска призматического слоя раковины (Т-морфотип), в то время как у 97% МЕ этот признак отсутствует (Е-морфотип). Гибриды, численность которых относительно невелика (~20%), морфологически и экологически подобны тому виду, чьих генов в их генотипе больше (Katolikova et al., 2016).

Морфологические и экологические различия между МЕ и МТ в Белом море — локальный феномен, или видовые особенности, ко-

торые проявляются и в других морях, например, Баренцевом? Для ответа на данный вопрос мы изучили материал из пяти контрастных по условиям обитания поселений мидий губы Тюва Кольского залива Баренцева моря. В каждом случае моллюски были собраны отдельно с грунта и с макрофитов. Мидии были генотипированы по трем «диагностическим» для МЕ и МТ ядерным локусам и классифицированы на «МЕ-» и «МТ-образных» по доминированию генов того или иного вида в генотипе. У мидий были определены морфотип и возраст по кольцам зимней остановки роста на створках раковины. Для контроля использовались аналогичные данные по трем беломорским поселениям. Связи между морфотипом, генотипом, возрастом, типом субстрата и глубиной обитания мидий анализировали с помощью обобщенных смешанных линейных моделей.

Согласно полученным данным, так же, как и в Белом море, в Баренцевом море «МТ-образные» мидии чаще встречаются на фукоидах, чем на грунте, и чаще маркированы Т-морфотипом. Хотя тенденции те же, выражены они в Баренцевом море слабее, чем в Белом. Помимо географических различий, есть и онтогенетические. Старые, крупные мидии всех генотипов чаще поселяются на грунте, чем на макрофитах. У баренцевоморских мидий старших возрастов всех генотипов Т-морфотипы встречаются реже, чем у молодых мидий. Таким образом, у баренцевоморских мидий связь между морфотипом и генотипом не только слабая, но еще и меняется с возрастом. Признак развития перламутрового слоя под лигаментом раковины, позволяющий в Белом море достаточно хорошо различать МЕ и МТ, не может использоваться для надёжного различения видов в Баренцевом море.

ЭКСПРЕССИЯ ГЕНА ENGRAILED И МАРКЕРОВ ПРОЛИФЕРАЦИИ ПРИ ВОССТАНОВЛЕНИИ УТРАЧЕННЫХ СЕГМЕНТОВ У ПОЛИХЕТЫ *ALITTA VIRENS*

Мелентий А. Г., Шалаева А. Ю.,

Козин В. В., Костюченко Р. П.

СПбГУ, кафедра эмбриологии

EXPRESSION OF ENGRAILED AND PROLIFERATION MARKERS DURING RECOVERY OF LOST SEGMENTS IN THE POLYCHAETE *ALITTA VIRENS*

Melentiy A., Shalaeva A.,

Kozin V., Kostyuchenko R.

St. Petersburg State University,

Department of Embryology

Феномен регенерации, т. е. восстановления утраченных частей тела, является фундаментальным свойством живых организмов. Среди высокоорганизованных билатеральных животных одними из наиболее развитых регенеративных потенциалов обладают кольчатые черви. У некоторых полихет даже в естественных условиях встречается восстановление целостной структуры тела всего из нескольких сегментов. Изучению проблемы регенерации полихет сейчас уделяется достаточно большое внимание, поскольку это представляет огромный интерес для разрешения многих фундаментальных и прикладных вопросов биологии развития. Нереидная полихета *Alitta virens*, выбранная нами объектом данной работы, способна к восстановлению заднего конца тела по типу эпиморфоза (формирования регенерационной бластемы из малодифференцированных клеток) при участии морфаллакстических преобразований ближайших к ране старых сегментов. Хотя некоторые физиологические и анатомические аспекты этого процесса у нереид уже описаны, до сих пор практически неизвестными остаются конкретные молекулярные и клеточные события восстановительного морфогенеза.

Пытаясь изучить эту проблему, мы решили исследовать характер пролиферации клеток в регенерате и сделать предположения об их происхождении, а также проанализировать картину экспрессии гена *engrailed*. Гены семейства *engrailed* кодируют гомеодоменные транскрипционные факторы, контролирующие формирование границ сегмента у насекомых. Учитывая факт консерватизма метамер-

ного паттерна экспрессии у первичноротых, можно ожидать, что у нашего объекта гомолог engrailed будет выполнять ту же роль.

Чтобы охарактеризовать пространственное распределение мРНК engrailed в тканях регенерата, был использован метод гибридизации *in situ*. Экспрессию наблюдали уже на следующий день после ампутации в заднелатеральных частях культи. Со 2–3 дня развития регенерата экспрессия представлена кольцами преимущественно в эктодерме каждого из формирующихся сегментов с наиболее интенсивными доменами в их заднелатеральных частях. На 4-й день после ампутации можно различить 2–3 полосы экспрессии, а на 6-й день — до 5 полос.

Для выяснения вопроса о клеточных источниках регенерата, у животных выявляли такие маркеры пролиферации, как фосфогистон H3 и прижизненно введенный аналог тимидина BrdU. Было показано, что активно делящиеся клетки преимущественно расположены в эктодерме. В зависимости от стадии регенерации локализация и скорость митотической активности меняется. Уже спустя 2–3 дня после ампутации у *A. virens* образуется довольно крупная бластема, в которой активно происходят деления клеток. Однако, чем больше дней проходит, тем меньше становится активность. Это может быть связано с тем, что бластема дифференцируется и продолжительность митотического цикла возрастает.

Так как *A. virens* относят к довольно медленно эволюционировавшим Bilateria, изучение особенностей регенерации этого вида важно для понимания восстановительных морфогенезов в сравнительном ключе. Выявляемые нами закономерности говорят о наличии консервативных механизмов тканевой пластичности полихет, за счет которых возможна реактивация массовых клеточных делений и ускоренное восстановление метамерной организации.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-04-00991-а с использованием оборудования РЦ РМиКТ СПбГУ и инфраструктуры УНБ «Беломорская» СПбГУ.

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА ДВУХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КОРНЕГОЛОВЫХ РАКООБРАЗНЫХ (RHIZOCERHALA)

Мирослюбов А. А.¹, Илюткин С. А.², Добровольский А. А.³

¹Зоологический Институт РАН,
Лаборатория паразитических червей и протистов

²СПбГУ, Биологический факультет

³РГПУ им. Герцена

MUSCULAR SYSTEM OF TWO SPECIES OF RHIZOCERHALANS

Miroljubov A.¹, Ilyutkin S.², Dobrovolskij A.³

¹Zoological Institute RAS,
Laboratory of parasitic worms and protists

²SPbSU Biological Faculty

³Herzen State Pedagogical University

Rhizocephala — группа высокоспециализированных паразитических раков. Исследование их морфологии, физиологии и взаимоотношений с хозяином давно привлекало многих исследователей. Однако далеко не все аспекты биологии этих организмов хорошо изучены. Так, к примеру, данных касающихся мышечной системы интерны в доступной литературе практически нет. Лишь в одной статье приводится электронограмма фрагмента мышечной клетки, однако отсутствует какое либо описание всей мышечной системы. В данном исследовании нам удалось визуализировать и описать мышечную систему двух видов корнеголовых раков, относящихся к разным таксонам (*Peltogaster paguri* и *Polyascus poliginea*).

Материал для данной работы был собран в районе УНБ «Беломорская» на острове Среднем в Керетском архипелаге Белого моря (*Peltogaster paguri*) и в районе города Владивостока (*Polyascus poliginea*). Для исследования мышечной системы использовали метод окрашивания препаратов меченым фаллоидином и лазерная сканирующая конфокальная микроскопия (CLSM).

В качестве хозяина для вида *Peltogaster paguri* из семейства Peltogastridae выступает рак отшельник — *Pagurus pubescens*. В абдомене хозяина располагается крупный главный стolon, от которого отходят множественные полые периферические выросты, образуя трофическую систему. Мышечная система располагается в стенке главного stolона. В составе мышечной системы по размеру выделяется два типа волокон. Большинство крупных волокон образует однонаправленную правозакрученную спираль, в то время как бо-

лее мелкие волокна образуют анастомозы между крупными. Мы предполагаем, что подобная мышечная система может обеспечивать перистальтические сокращения главного столона и необходима для транспорта питательных веществ за счет движения жидкости в полости главного столона.

Вторым объектом исследования строения мышечной системы выступал вид *Polyascus poliginea*. Этот вид относится к семейству Sacculinidae и интересен для сравнения с видом *Peltogaster paguri*, описанным выше. Внешняя морфология интерны представителей этого вида значительно отличается от интерны представителей *Peltogaster paguri*. Интерна представлена системой нерегулярно ветвящихся трофических столонов. При этом отсутствует разделение интерны на главный и периферические столоны.

Мышечная система представителей вида *Polyascus poliginea* сильно отличается от мышечной системы вида *Peltogaster paguri*, описанной выше. В толще стенки столонов мы наблюдали отдельно лежащие структуры, которые внешне напоминают звездообразные мышечные волокна со множеством выростов. Некоторые мышечные волокна соединяются между собой тонкими анастомозами.

До сих пор остается не понятным, как именно может функционировать мышечная система с такой организацией. Возможно, сокращение мышц в отдельном фрагменте столона может приводить к локальным сокращениям и движению жидкости в полости столонов.

Подобное отличие в строении мышечных систем можно связать с различным общим строением интерны этих организмов. Вероятно, более развитая мышечная система связана с наличием центральных элементов интерны с крупными полостями, таких как главный стolon.

ПРОТЕОМНЫЙ АНАЛИЗ МЕХАНИЗМОВ СОЛЕННОСТНОЙ АДАПТАЦИИ НА ПРИМЕРЕ МОРСКИХ ГАСТРОПОД РОДА *LITTORINA*

Мураева О. А.¹, Мальцева А. Л.¹,
Михайлова Н. А.^{1,2}, Гранович А. И.¹

¹СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

²Институт Цитологии РАН

PROTEOMIC ANALYSIS OF ADAPTIVE MECHANISMS TO SALINITY STRESS IN MARINE GASTROPODS *LITTORINA SAXATILIS*

Muraeva O.¹, Maltseva A.¹,
Mikhailova N.^{1,2}, Granovitch A.¹

¹St. Petersburg State University,
Department of Invertebrate Zoology

²Institute of Cytology RAS

Соленость — один из важнейших факторов среды обитания для гидробионтов. Для беспозвоночных, не способных к осморегуляции, толерантные и резистентные диапазоны по этому фактору определяют, в том числе, их географическое распространение. Представители рода *Littorina* обитают в литоральных и сублиторальных зонах морей североатлантического бассейна. Для вида *L. saxatilis*, по сравнению с другими представителями этого рода, характерно более широкое географическое распространение, в том числе обитание в местах со значительными колебаниями солености. Также экспериментально показано, что моллюски *L. saxatilis* более эффективно адаптируются к осмотическому стрессу, по сравнению с *L. obtusata* и *L. littorea* (Бергер, 1986). Вероятно, наличие эффективных соленостных адаптаций определяет его более широкий, по сравнению с родственными видами, ареал. Механизмы соленостных адаптаций беспозвоночных все еще достаточно мало изучены на молекулярном уровне. Целью нашей работы было проанализировать изменения протеома *L. saxatilis* в условиях острого соленостного стресса.

Сбор моллюсков был проведен в окрестностях Беломорской биологической станции «Картеш» Зоологического института РАН (соленость 20–22 ppt) и вдоль побережья Варангер-фьорда в Норвегии (соленость 12, 23, 32 ppt в разных точках). Моллюски с первой точки сбора были подвергнуты осмотическому стрессу (понижение

солености с 20 до 10 ppt). Были получены тканевые лизаты моллюсков из экспериментальной группы и моллюсков, обитающих в условиях естественного распределения. Для увеличения репрезентативности выборки использовали пулированные образцы, которые анализировали методом двухмерного разностного электрофореза в геле (2D DIGE). Далее была произведена статистическая обработка данных для выявления дифференциальных белков. Для их идентификации использовали ЖХ-МС/МС-анализ.

Были выявлены достоверные количественные изменения ряда белков в ответ на экспериментальный гипоосмотический стресс. Было показано значимое (в 2 и более раз) изменение уровня экспрессии 10% проанализированных белков, часть из которых были успешно идентифицированы. Среди них — шапероны (малый белок теплового шока), метаболические ферменты (аргининкиназа; енолаза; АТФ синтаза), белки антиоксидантного ответа (тиоредоксин пероксидаза), межклеточного матрикса (матрилин). У моллюсков, содержащихся в условиях экспериментального распределения, наблюдалась постоянная изоляция от внешней среды в первые три дня эксперимента. Таким образом, изменения протеома могут быть связаны не только с осмотическим стрессом, но и аноксией. Часть выявленных изменений также были обнаружены при анализе протеомов моллюсков, обитающих в условиях естественного распределения (12 ppt). Суммарно ответ моллюска *L. saxatilis* на острый осмотический стресс включает: (1) общий антистрессорный ответ клеток; (2) ремоделинг межклеточного матрикса; (3) изменения в метаболической сети; (4) кратковременное угнетение экспрессии части белков.

Работа была выполнена при поддержке РЦ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и гранта РФФИ 15-04-08210а.

ИЗМЕРЕНИЕ ОПТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ЖЁЛТОГО ВЕЩЕСТВА В УСТЬЕ Р. КЕРЕТЬ

Новоселова Е. В., Петросян Н. В., Колдунов А. В.

СПбГУ, кафедра океанологии

MEASUREMENT OF COLORED DISSOLVED ORGANIC MATTER (CDOM) OPTICAL CHARACTERISTICS IN THE KERET RIVER ESTUARY

Novoselova E., Petrosyan N., Koldunov A.

St. Petersburg State University,

Department of Oceanology

Жёлтое вещество относится к растворённому в воде органическому веществу, а именно к группе, включающей в себя гумусовые кислоты, которые по ряду свойств близки к почвенным гумусам суши, хотя имеются некоторые отличия «морского» гумуса от «континентального». Ввиду особых светопоглощающих свойств эта группа веществ была названа «жёлтым веществом».

В морской воде любое органическое вещество, и жёлтое вещество в том числе, может либо поступать с суши (главным образом выносятся реками) — аллохтонное вещество; либо образовываться непосредственно в море при разложении планктонных организмов — автохтонное вещество. В северных морях аллохтонное жёлтое вещество преобладает над автохтонным, ввиду большого речного стока, и в целом эти моря богаты жёлтым веществом. Поэтому жёлтое вещество является важным звеном экосистемы Белого моря, а значит, имеет существенное значение при мониторинге его экологического состояния и может рассматриваться в качестве надежного трассера для оценки трансформации речных вод в устьевых областях. Ещё один существенный аспект важности изучения жёлтого вещества — его присутствие может вносить значительные ошибки в измерения спутниковыми спектрометрами концентрации хлорофилла в морской воде. Поглощение света происходит в схожих диапазонах, и разделение в таких измерениях хлорофилла и жёлтого вещества является сложной задачей.

В 2016 г. были проведены измерения оптических характеристик жёлтого вещества в устье реки Кереть (Белое море) в шести пунктах. При измерениях на спектрофотометре была выбрана длина волны 355 нм, так как значения, полученные на коротких волнах более надёжны для данного региона.

Эстуарная экосистема реки Кереть характеризуется чётким разделением морских и речных вод. Пресные речные воды, как менее плотные, лежат на солёных морских, т. е. в поверхностном слое преобладают воды с высоким содержанием растворенного органического вещества и биогенов. По мере удаления от устья эти воды смешиваются, и их свойства становятся все более близкими к морским. Параллельно с измерениями жёлтого вещества были проведены измерения температуры, солёности и хлорофилла гидрологическим зондом. Данные измерения позволяют оценить, как распространяются речные воды в пределах эстуария, а соответственно проанализировать их влияние на динамику концентрации жёлтого вещества в устье реки Кереть.

**РАЗВИТИЕ *SELENIDIUM SP.*
(ARICOMPLEXA: ARCHIGREGARINORIDA)
В КИШКЕ ПОЛИХЕТЫ *PYGOSPIO ELEGANS***

Панфилкина Т. С., Паскерова Г. Г.

СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

**DEVELOPMENT OF *SELENIDIUM SP.*
(ARICOMPLEXA: ARCHIGREGARINORIDA)
IN THE INTESTINE OF THE POLYCHAETE *PYGOSPIO ELEGANS***

Panfilkina T., Paskerova G.

St. Petersburg State University,
Department of Invertebrate Zoology

Развитие питающихся стадий паразитических протистов из группы *Aricomplexa* демонстрирует две основные тенденции: внутриклеточный и внеклеточный паразитизм. Внутриклеточно развиваются трофозоиты большинства кокцидий: спорозоит проникает в клетку хозяина, оказываясь внутри паразитофорной вакуоли, в которой растет и трансформируется. Трофозоиты большинства кишечных грегаринов развиваются внеклеточно, в полости кишки беспозвоночного хозяина. Спорозоит грегарины прикрепляется к энтероциту хозяина, но не проникает внутрь клетки целиком. Взрослые трофозоиты могут вести как прикрепленный образ жизни, так и свободно располагаться в полости кишки.

Архигрегарины (*Archigregarinorida*) являются наиболее базальными представителями группы грегаринов и паразитируют исключительно в морских *Lophotrochozoa*. Мы изучили развитие архигрегарины *Selenidium sp.* в кишечнике беломорской литоральной полихеты *Pygospio elegans*. Мы обнаружили молодого внутриклеточного трофозоита, располагающегося внутри паразитофорной вакуоли, просвет которой был заполнен электроноплотным содержимым. Многочисленные митохондрии, цистерны эндоплазматического ретикулума и фибриллярный материал клетки хозяина окружают паразитофорную вакуоль. Кроме того, на электронограммах видно, что из клетки хозяина в паразитофорную вакуоль транспортируется электроноплотное содержимое. Взрослые трофозоиты *Selenidium sp.* обнаруживались как прикрепленными к энтероцитам хозяина, так и свободно располагающимися в просвете кишки. Взрослый трофозоит сохраняет в своей морфологии и ультратонком строении черты

спорозоида. Сохраняются органеллы апикального комплекса, подвижность клетки. Зрелый трофозоит *Selenidium sp.* выглядит как гипертрофированный зоит.

Таким образом, развитие примитивной архигрегарины *Selenidium sp.* начинается внутриклеточно, а заканчивается в полости кишки хозяина.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПЛАЗМОДИЯ ОРТОНЕКТИД (ORTHONECTIDA)

Скалон Е. К.

СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

THE ORTHONECTID (ORTHONECTIDA) PLASMODIUM RESEARCH

Skalon E.

St. Petersburg State University,
Department of Invertebrate Zoology

Orthonectida Giard, 1880 — группа паразитических Metazoa. Хозяевами ортонектид являются морские беспозвоночные: немертины (*Lineus ruber*), турбеллярии (*Macrorhynchus crocea*), моллюски (*Onoba aculeus*) и др. Многие детали жизненного цикла и морфологии паразитов остаются неясны. Не решен один из ключевых вопросов — вопрос о сущности плазмодия. Существует две альтернативные точки зрения, ни одна из которых пока однозначно не подтверждена. Ряд исследователей считает плазмодий продуктом разрастания клеток хозяина, в которые внедрились зародышевые паразитические клетки (Kozloff, 1994). Другие специалисты полагают, что плазмодий представляет собой самостоятельный организм, отделенный от тканей хозяина своей мембраной (Slyusarev, Miller, 1998; Slyusarev, Cherkasov, 2008). Стоит отметить, что оригинальных статей, касающихся описания плазмодия ортонектид, крайне мало.

Чтобы решить проблему природы плазмодия, мы предлагаем следующие подходы:

1. Поставить полный жизненный цикл в лабораторных условиях. Это поможет понять, как происходит внедрение личинки в хозяина и ее преобразование в плазмодий, отследить характер роста плазмодия и его способность к размножению, отобрать и зафиксировать достаточно материала с плазмодиями разной степени зрелости.
2. Детально исследовать морфологию плазмодия современными методами. Подтвердить наличие собственных ядер плазмодия и его плазматической мембраны, изучить их.
3. Выделить часть плазмодия и попытаться содержать его на питательной среде. В таких условиях процессы роста, размноже-

ния и образования полового поколения будут более наглядны и удобны для анализа.

4. Провести манипуляции с хозяином — сшить зараженных и незараженных особей или вызвать регенерацию у зараженных немертин и турбеллярий. Если плазмодий будет прорасти в незараженный участок, можно судить о его независимости от хозяина.
5. Полные представления о плазмодии можно получить, проанализировав его геном, для чего потребуется выделить ДНК и провести все необходимые действия по сборке и анализу генома.

Сейчас мы располагаем толстыми и полутонкими срезами немертин *Lineus ruber*, зараженных ортонектидами вида *Intoshia linei* (материал Ю. С. Слюсарева). Также имеются готовые препараты зараженных немертин, сделанные В. В. Старуновым. На препаратах отчетливо видны участки плазмодия и находящиеся внутри него мужские и женские особи, а также прилежащие ткани хозяина. Ткани хозяина и плазмодий четко различаются. Также на срезах видны ядра плазмодия, которые сильно отличаются от ядер клеток хозяина по размеру, но схожи с ядрами клеток самок и самцов ортонектид. Именно это дает основание предполагать, что плазмодий ортонектид является независимым организмом, а не преобразованной тканью хозяина.

В дальнейшем планируется выполнить некоторые из вышеперечисленных задач на базе УНБ «Беломорская» СПбГУ (Республика Карелия, Лоухский район, Белое море).

АНАЛИЗ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ФИЗИОЛОГИЮ ЛИТОРАЛЬНЫХ ГАСТРОПОД РОДА *LITTORINA*

Тиканова П. О.¹, Мальцева А. Л.¹,
Варфоломеева М. А.¹, Михайлова Н. А.^{1,2},
Гранович А. И.¹

¹СПбГУ, Биологический факультет,
кафедра зоологии беспозвоночных

²Институт Цитологии РАН

ANALYSIS OF POLLUTION IMPACT ON PHYSIOLOGY OF INTERTIDAL SNAILS OF THE GENUS *LITTORINA*

Tikanova P.¹, Maltseva A.¹, Varfolomeeva M.¹,
Mikhailova N.^{1,2}, Granovitch A.¹

¹St. Petersburg State University,
Department of Invertebrate Zoology

²Institute of Cytology RAS

Для оценки влияния загрязнения на физиологию литоральных гидробионтов был проведен комплексный сравнительный анализ моллюсков *Littorina saxatilis*, собранных в Кандалакшском заливе Белого моря и Кольском заливе Баренцева моря. Также в выбранных регионах был охарактеризован видовой состав моллюсков рода *Littorina*. Согласно докладу о состоянии окружающей среды Мурманской области за 2015 год, концентрация тяжелых металлов и нефтепродуктов в акватории Кольского залива до 10 раз превышает предельно допустимые концентрации. Антропогенное загрязнение связано с расположением на берегу залива таких предприятий как рыбный и торговый порт, нефтебаза, судоремонтный завод и городской водоканал. Загрязняющие агенты оседают в литоральной зоне и неминуемо включаются в трофические цепи.

Для анализа моллюски были собраны в двух точках: Абрам-мыс в Кольском заливе (загрязненная точка) и губа Яковлева в Кандалакшском заливе (незагрязненная точка). Сбор моллюсков проводили отдельно из верхнего и нижнего горизонтов литорали; по 14 индивидуумов (7 самцов и 7 самок) с каждого горизонта. В районе Абрам-мыса было отмечено присутствие только одного вида *L. saxatilis*; в губе Яковлева — 4 видов (*L. saxatilis*, *L. obtusata*, *L. fabalis*, *L. littorea*). Сравнительный анализ был проведен с использованием ГХ-МС (газовая хроматография — масс-спектрометрия) для оцен-

ки состава метаболитов и разностного двумерного электрофореза (2D-DIGE) для выявления изменений в профиле экспрессируемых белков. Статистический анализ протеомных (155 белков) и метаболомных данных (469 компонентов) проведен с помощью пакетов 'vegan' (расстояние Жаккара и MDS), 'hclust' (UPGMA) и 'mixOmics' (sPLS-DA) в программной среде R (R Core team, 2015).

Проведенный анализ показывает, что на загрязненной литорали видовое разнообразие моллюсков рода *Littorina* ограничено одним видом. Моллюски, подверженные комплексному (муниципальному и промышленному) загрязнению, значительно отличаются на физиологическом уровне от моллюсков, живущих в незагрязненной среде. В частности, показаны отличия в экспрессии белков, вовлеченных в иммунное реагирование (перивителлин-2; лектин, связывающий сиаловую кислоту), энергетический и липидный метаболизм (аргининкиназа; активатор ганглиозида GM2), а также антиоксидантный ответ (σ -глутатион-S-трансфераза-3). Моллюски с нижнего и верхнего уровней литорали губы Яковлева демонстрировали значимые физиологические отличия на уровне протеома и метаболома, что согласуется с данными, полученными для других незагрязненных регионов (Maltseva et al., 2016). Эти различия отсутствуют у особей, обитающих на загрязненной литорали Абрам-мыса.

Таким образом, результатами воздействия загрязнения на литоральную зону являются: (1) снижение видового разнообразия; (2) снижение внутривидового разнообразия на физиологическом уровне; физиологические изменения, вызванные воздействием загрязнения, нивелируют адаптивные особенности, связанные с обитанием на конкретном горизонте литорали, причем эти изменения затрагивают всех особей вне зависимости от населяемого уровня литорали.

Работа выполнена при поддержке РЦ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и УНБ «Беломорская».

ТРИ ВИДА *DAPHNIA* НАСКАЛЬНЫХ ВАНН ОСТРОВОВ БЕЛОГО МОРЯ

Тютюнник В. В.¹, Стогов И. А.²

¹СПбГУ, кафедра прикладной экологии

²СПбГУ, кафедра ихтиологии и гидробиологии

THREE *DAPHNIA* SPECIES IN ROCKPOOLS OF ISLANDS OF THE WHITE SEA

Tyutyunnik V., Stogov I.

¹St. Petersburg State University,
Department of Applied Ecology

²St. Petersburg State University,
Department of Ichthyology and Hydrobiology

В настоящее время большое число гидроэкологических исследований проводится на представителях рода *Daphnia* O. F. Mueller, 1785 (Crustacea: Cladocera). Эти ракообразные широко распространены, населяют пресные и солоноватые водоемы всех материков, включая Антарктиду, традиционно используются при биоиндикации и биотестировании.

По нашим и литературным данным, в озерах побережья и на скальных ваннах островов Кандалакшского залива Белого моря отмечены 5 видов ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia* (Стогов и др., 2010а; Полякова, Стогов, 2012; Glagolev, Выков, 2012), причем *Daphnia cristata* обычна для озер беломорского побережья (Стогов и др., 1996; 2010б), но в водоемах островов Белого моря отсутствует. Наибольшая встречаемость характерна для *Daphnia longispina*, которая широко распространена не только в на скальных ваннах, но и озерах побережья Белого моря (Стогов и др., 2010а). Обычны *D. magna* и *D. pulex*, реже — *D. curvirostris*, для которой, по мнению С. М. Глаголева и Ю. С. Быкова (2012), острова Белого моря являются северной границей ареала. Однако в исследованных нами беломорских на скальных ваннах Керетского и Кемь-Лудского архипелагов *D. curvirostris* не найдена.

Для на скальных ванн островов Кандалакшского залива Белого моря *D. longispina*, *D. magna* и *D. pulex* характерный компонент планктона, они отмечены в 54 водоемах из 74 изученных, причем в 18 водоемах одновременно присутствовало 2 вида дафний (таблица).

Количество водоемов с присутствием ракообразных рода *Daphnia*

Организмы	Белое море (54/74)	Балтийское (8/11)	Баренцево (20/65)	В целом (82/150)
<i>D. longispina</i>	22	7	13	42
<i>D. magna</i>	25	5		30
<i>D. pulex</i>	25	1	13	39
<i>D. longispina</i> + <i>D. magna</i>	7	4		11
<i>D. longispina</i> + <i>D. pulex</i>	3	1	6	10
<i>D. magna</i> + <i>D. pulex</i>	8			8

Примечание: в знаменателе — количество исследованных водоемов.

Обычны они и в наскальных ваннах островов Балтийского моря (Ranta, 1979; Bengtsson, 1986), в водоемах архипелага Большой Фи-скар (Стогов, Мовчан, 2007) эти три вида отмечены в 8 водоемах из 11 изученных. В наскальных ваннах побережья Баренцева моря (губы Ярнышная, Дальне-Зеленецкая и Порчниха) нами найдено только 2 вида — *D. pulex* и *D. longispina* (Стогов, Мовчан, 2010), которые присутствовали в 20 водоемах из 65 изученных.

Интересно, что одновременно присутствие 2 видов дафний в одном водоеме отмечено нами лишь в 29 водоемах из 82, где ракообразные этого рода присутствовали, а 3 вида дафний в одном водоеме нам более чем за 20 лет исследований обнаружить не удалось. Причины этого феномена интересны и одной из задач, которую мы планируем решить, исследуя беломорские наскальные ванны предстоящим летом, является оценка перекрытия экологических ниш симпатрических популяций ракообразных рода *Daphnia*.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ АСПЕКТЫ РАЗВИТИЯ ФОТОРЕЦЕПТОРОВ *AURELIA AURITA* (CNIDARIA: SCYPHOZOA)

Хабибулина В. Р., Старунов В. В.

СПбГУ, кафедра зоологии беспозвоночных

MOLECULAR ASPECTS OF PHOTORECEPTORS DEVELOPMENT IN *AURELIA AURITA* (CNIDARIA: SCYPHOZOA)

Khabibulina V., Starunov V.

St. Petersburg State University,
Department of Invertebrate Zoology

Строение и развитие фоторецепторных систем различных групп Metazoa представляет большой интерес с точки зрения предлагаемых гипотез о едином или, напротив, независимом возникновении светочувствительности в ходе эволюции. Одним из ключевых объектов в подобных исследованиях являются кишечнополостные, поскольку представители этого типа располагают поразительным морфологическим спектром фоторецепторных органов, от одиночных светочувствительных клеток Anthozoa до сложных камерных глаз Cubozoa. При этом важнейшие гены, регулирующие развитие глаз у Cnidaria и Bilateria, являются гомологами.

Наша работа посвящена исследованию молекулярных основ развития фоторецепторных органов *Aurelia aurita* (Cnidaria: Scyphozoa). Эти кишечнополостные реализуют метаганетический жизненный цикл, в котором полипы, лишенные настоящих глаз, сменяются медузами, обладающими глазами, организованными по типу пигментного пятна и пигментного бокала. Процесс образования фоторецепторных структур был прослежен нами в процессе стробиляции, индуцированной искусственно.

Транскриптомный и геномный анализ нескольких линий *A. aurita* выявил наличие восьми генов опсинов — основных световоспринимающих белков. Один из них (Auropsin1) схож с опсином *Hydra vulgaris* и экспрессируется в отдельных клетках по всему телу полипа. Помимо этого, нами были найдены последовательности генов, регулирующих развитие и дифференциацию фоторецепторных и пигментных клеток: eyesabsent, а также гены семейства Six. С помощью РНК гибридизации *in situ* нами была показана смена паттерна экспрессии этих регуляторных генов от отдельных клеток в теле полипа и зоны закладки эфир у стробилирующего полипа до срав-

нительно небольших областей в районе фоторецепторных органов ропалия, почти сформированных эфир. Полученные данные свидетельствуют о том, что гены *eyesabsent*, *Six 1/2* и *Six6*, по всей видимости, принимают участие в регуляции раннего развития зрительных органов *Aurelia aurita*.