

Российская академия наук

---

---

**ПРЕСНОВОДНЫЕ  
БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ:**

*БИОЛОГИЯ,  
СИСТЕМАТИКА,  
ЭВОЛЮЦИЯ*

---



Российская академия наук  
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина

Труды, вып. 68(71)

# **ПРЕСНОВОДНЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ:**

*БИОЛОГИЯ,  
СИСТЕМАТИКА,  
ЭВОЛЮЦИЯ*



Санкт-Петербург Гидрометеоиздат 1993

Ответственный редактор А. И. Шилова

В сборник включены материалы по морфологии, систематике и репродуктивным особенностям водяных клещей, конхострак, кладоцера, хирономид. Приведены сведения по фауне пресноводных свободноживущих нематод Сахалина и остракод бассейна Волги. Рассмотрены эволюция коловраток и проблема их положения в системе Metazoa.

Для зоологов, гидробиологов, студентов, аспирантов и преподавателей биологических факультетов университетов.

П 1903040100-052  
069(02)-93 Без объявл.

ISBN 5-286-01087-3

© Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина (ИБВВ), 1993 г.

Г. И. Маркевич

## ЭВОЛЮЦИЯ КОЛОВРАТОК И ПРОБЛЕМА ИХ ПОЛОЖЕНИЯ В СИСТЕМЕ METAZOA

Рассматриваются методологические принципы реконструкции филогенеза коловраток. Приводятся результаты сравнительного анализа основных систем органов. Обсуждается сходство коловраток и церкомерных платод.

Коловратки — многообразная группа, как правило, пресноводных первичнополостных червей, до настоящего времени сохраняющая загадочность своих филогенетических связей как внутри этого класса, так и в системе низших Metazoa. В долгой и еще не завершенной истории изучения эволюции коловраток отразились и драматическая борьба различных идей сравнительной анатомии, и смена методологических парадигм филогенетики беспозвоночных. Автор не претендует на право давать окончательные ответы на все загадочные стороны эволюции коловраток. Эта прерогатива принадлежит дальнейшим исследованиям, которые станут критерием оценки выводов, сделанных автором на основании анализа собственных исследований по сравнительной анатомии и функциональной морфологии коловраток. Из широкого комплекса проблем филогенетики коловраток рассмотрим лишь некоторые, наиболее актуальные. В их числе следующие. Что показало исследование тонкой организации и функционирования органов, специфических для коловраток? Какие принципы исторической реконструкции гарантируют объективность естественной системы этих животных? Каковы основные направления адаптивной радиации коловраток? Какие черты строения и биологии имеет архетип коловраток и с какими группами червей он принципиально сходен?

### Методологические принципы.

История филогенетики коловраток показывает, что исключение из методологического анализа признаков, принадлежащих различным системам органов, разнокачественным особенностям развития, строения или биологии, есть важнейшее условие объективности выводов [21, 24]. В этом случае, во-первых, исчезает возможность комбинировать набор признаков и давать им оценку, во-вторых, исключается вероятность случайной филогенетической

© Г. И. Маркевич

схемы, объединяющей эволюционно разнонаправленные и гетерохронные изменения, которые потенциально возможны в разных системах органов. Необходимость использования единой плеяды признаков как обязательное условие объективности филогенетической реконструкции детально обсуждалось ранее [11, 14—17, 21]. Естественно, что не каждый орган пригоден для этой цели. Для использования в исторической реконструкции филогенеза признаковая плеяда должна обладать дополнительно следующими качествами: 1) иметь достаточное богатство внутренних адаптивных изменений, 2) адаптивная комбинаторика должна объективно регистрироваться, 3) направление эволюционных трансформаций должно однозначно интерпретироваться. Эти методологические принципы реконструкции филогенеза коловраток — реализация справедливого кредо Ремане [78]: не филогения решает относительно гомологии, а гомология — относительно филогении. В плане организации коловраток этим условиям отвечает прежде всего мастакс. Он имеет сложную композицию четко оформленных склеритов и большое разнообразие своего внутреннего строения. Другие органы или их системы, например коловращательный аппарат или гонады, имеют меньшее внутреннее разнообразие и, главное, допускают неоднозначную интерпретацию своего эволюционного развития. Поэтому они менее пригодны для реконструкции эволюции коловраток.

Условия и критерии, которые требуются при морфологическом анализе мастакса, общеприняты в эволюционно-морфологических исследованиях:

- 1) допустимо сравнение лишь гомологичных структур, соответствующих критериям Ремане;
- 2) полимерное и малоспециализированное состояние морфологических структур эволюционно предвещает олигомерное и узкоспециализированное (принцип олигомеризации [4]);
- 3) характер эволюционных трансформаций необратим (закон Долло);
- 4) морфофункциональные субституции сопровождают редукцию структур (принцип Дорна).

С нашей точки зрения, в качестве обязательного критерия объективности получаемой реконструкции должен рассматриваться ее прогностический потенциал. Что демонстрирует мастакс коловраток при анализе с этих методологических позиций?

Строение и эволюция склеритной системы мастакса.

Изучение скелетных элементов (склеритов) челюстного аппарата составляет обязательную процедуру описания новых видов и диагностики коловраток. Данные о строении челюстных аппаратов, полученные с помощью световой микроскопии, хорошо известны и отражены в большинстве определителей коловраток. Ряд

традиционно выделяемых в мастаксах элементов — ункусы, рамусы, манубрии, фулькрум, — легко обнаруживаются во всех типах челюстных аппаратов. Гомология данных структур несомненна. Однако кроме этих обязательных для мастаксов частей они могут иметь разнообразные по строению, комплектности и локализации склериты: эпифаринкс, оральные пластинки и плеуральные палочки. Именно дополнительные элементы серьезно осложняют проведение полного морфологического анализа мастакса. Трудности такого анализа определяются не только отсутствием однозначных дополнительных структур во всем многообразии челюстных аппаратов, но и самим прецедентом новообразования элементов в склеритном наборе. Сам факт возникновения новых склеритов в мастаксе заставляет допускать вероятность независимого формирования и обязательных элементов склеритного комплекса. Светооптические исследования не дают ответа на этот принципиально важный вопрос.

Классический анализ мастаксов, проведенный Бошаном [32, 33] и Ремане [77] уже на уровне световой микроскопии, позволил обнаружить ряд основных морфофункциональных стандартов строения, к которым сводится все известное разнообразие челюстных аппаратов. Эти стандарты нашли отражение в общепринятой ныне классификации морфофункциональных типов мастаксов, включающей в себя девять следующих: раматный, унцинатный, виргатный, фулькратный, маллеатный, маллеораматный, форципатный, инкудатный и кардатный.

Виртуозное светооптическое исследование *Epiphanes senta*, проведенное Мартини [66], позволило ему представить строение склеритной системы мастакса на уровне детальности, сопоставимом с растровой (SEM) микроскопией. Им дано описание пузырькового отдела рамусов (bulla), отверстия, открывающего вход в его внутреннюю полость, и некоторых других морфологических деталей. Келер и Хайс [59, 60] впервые использовали электронную микроскопию, в том числе и SEM, для изучения мастаксов *Philodina* и *Asplanchna*. Они описали полые зубцы (serrations) рамусов и поперечную ребристость (cross ribs) ункусов *Philodina*. Предложение этих авторов использовать специфику тонкого строения мастаксов для таксономического анализа аспланхнид позже было успешно реализовано [52, 82]. Разработка специального метода препаровки склеритных комплексов мастакса для SEM-исследований предоставила возможность изучить тонкую организацию практически всего разнообразия челюстных аппаратов [11, 12, 15, 16, 20, 22, 25—27].

Ориентация склеритных систем мастаксов в буккальной трубке различна, поэтому при сравнительном изучении челюстных аппаратов важно иметь однозначные ориентиры и обозначения.



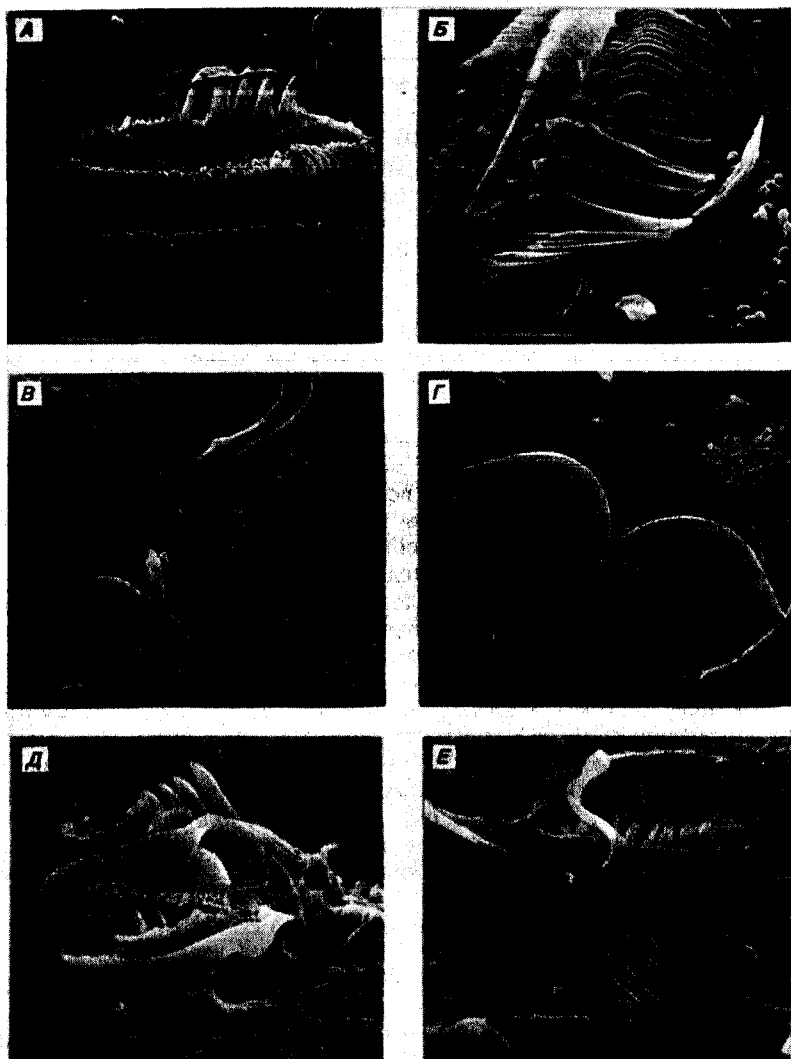
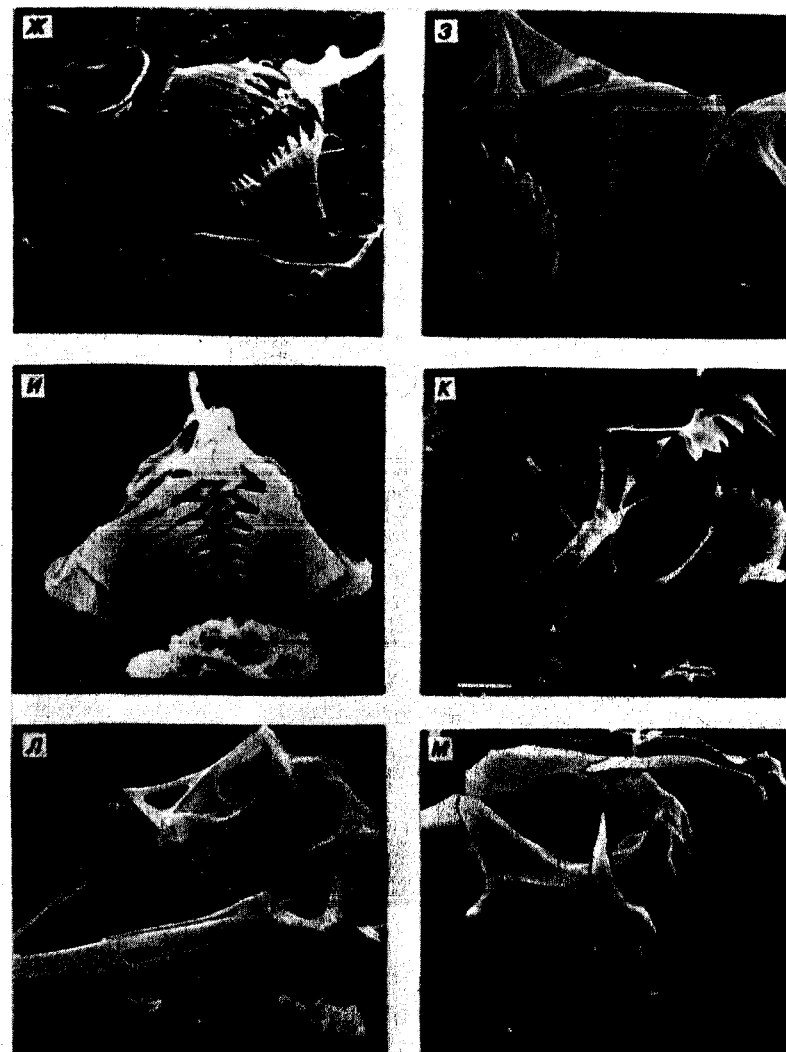


Рис. 1. Строение склеритной системы максиллы  
 А — *Mniobia orte*, Б — *Dissotrocha aculeata*, В — *Collotheca ornata*,  
*aequatorialis*, Ж — *Cyrtonia tuba*, З — *Epiphanes senta*, И — *Rhinoglena fron*  
 Здесь и далее: на SEM-фотографиях шкала увеличений маркированная:



у представителей различных групп коловраток.  
 Г — *Cupelopadis vorax*, Д — *Lacinularia ismailoviensis*, Е — *Trochosphaera*  
*talis*, К — *Synchaeta tremula*, Л — *Cephalodella sterea*, М — *Enteroplea lacustris*.  
 одним квадратом — 1 мкм, двумя — 10 мкм, тремя — 100 мкм.

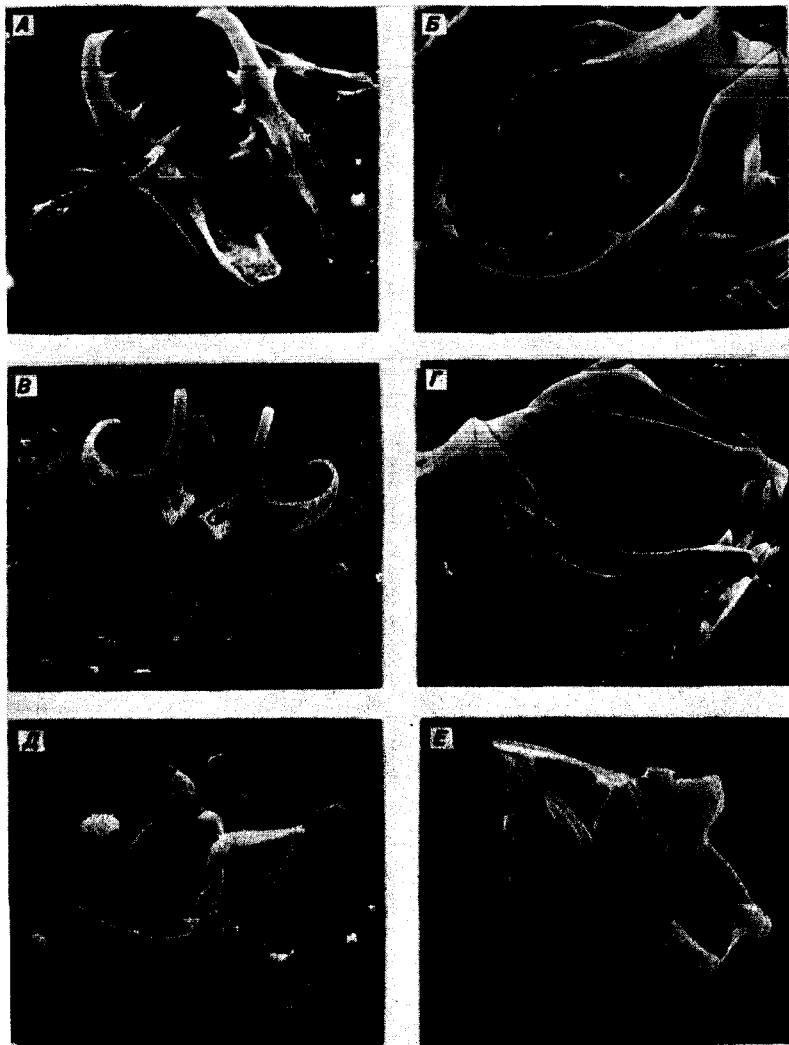
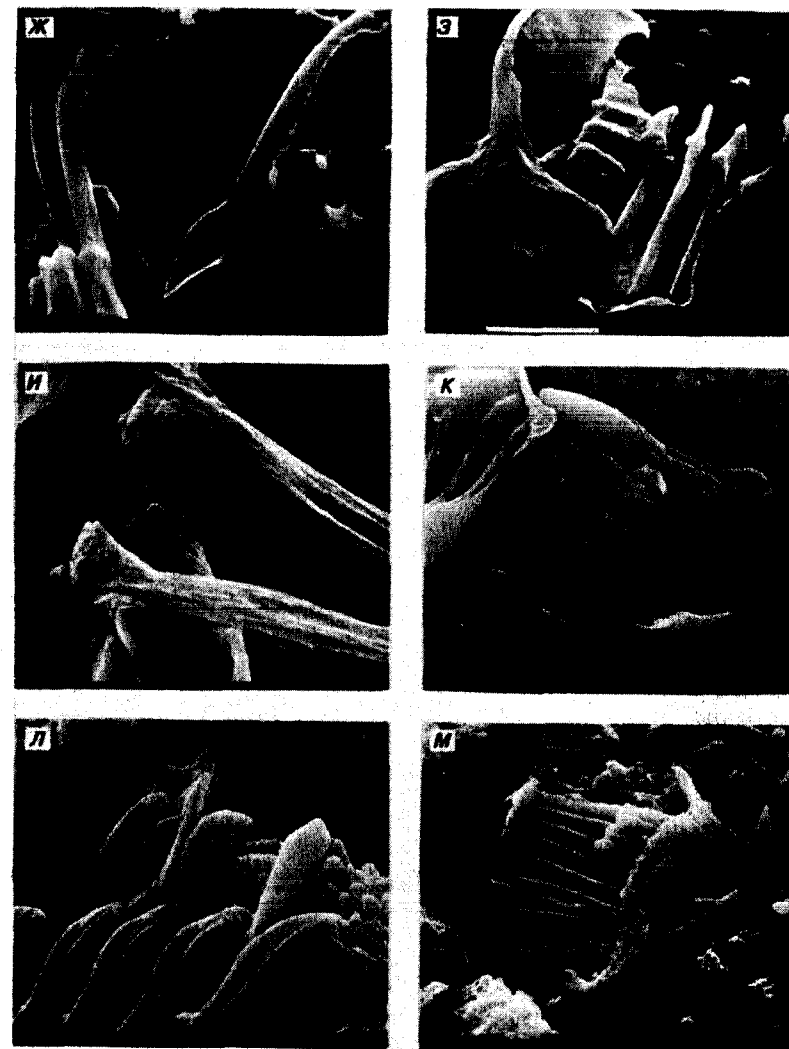


Рис. 2. Строение склеритной системы максакса у представителей  
 А — *Harringia eupoda*, Б — *Asplanchna sieboldi*, В — *Lindia torulosa*,  
 Г — *Dicanophorus caudatus*, Д — *Erignata clastopis*, Е — *Aspelta clydona*;  
 ювенильные ункусы: Ж — *Brachionus quadridentatus*, З — *B. calyciflorus*;  
 К — *Brachionus calyciflorus*,



различных групп коловраток и особенности дифференциации ункусов.  
 Г — *Dicanophorus caudatus*, Д — *Erignata clastopis*, Е — *Aspelta clydona*;  
 морфологические дериваты ункуса: И — *Dicanophorus forcipatus*,  
 Л, М — *Conochiloides natans*.

Внешнюю сторону маллеусов и аналогичную ей поверхность рамусов назовем экстеральной, а противоположные им поверхности склеритов — интеральными. В качестве главной оси мастака примем линию, направленную от фулькрального соединения (основания) рамусных склеритов к их вершинам. Участки рамусов и ункусов вдоль этой оси, начиная от фулькрума, назовем суббазальными, базальными и апикальными. В артикулярной части манубриев в соответствии с этими отделами выделим антериальную, медиальную и постериальную области.

Представление о характере тонкой организации склеритных систем основных морфофункциональных типов мастаков дают их SEM-фотографии (рис. 1, 2). Раматные челюстные аппараты бделлоид включают пластинчатые рамусы, несущие на своей интеральной поверхности большое число склеротизированных волосков — склеропилий. Ункусы бделлоид не представляют собой единых пластинок с поперечными ребрами и зубцами, как это трактовалось Келлером и Хайсом [59]. Ранее уже было показано, что их вывод — следствие артефакта, возникшего из-за неполного разрушения цитоплазмы в мацерирующей среде [12]. Полное освобождение склеритов раматных мастаков от несклеритного матрикса делает невозможным дальнейшие механические манипуляции с ними, так как каждый ункус представлен у бделлоид серий обособленных зубов — ункусных метамеров. Их число и характер дифференциации неодинаковы у разных видов, но обычно ункусных зубов больше 30 (до 50 у *Mniobia orta*). Большинство их одинакового строения, неспециализированные. Они латерально сжаты, продольно рассечены в наиболее расширенном дистальном отделе, завершающемся когтевидным зубцом. 1—6 метамеров, расположенных рядом или в строгой ритмической последовательности, более специализированы. Они крупнее, круглые в сечении. На их поверхности всегда имеется продольная борозда — экстеральный шов, который служит надежным маркером ункусного метамера. Обычно в полном ункусе обособляются три участка метамерного ряда. В пределах этих фрагментов отдельные метамеры, подобно бусинам, нанизаны на несколько тончайших склерофибрилл. Проксимальные отделы специализированных метамеров ункуса часто формируют пластинчатые отростки (экстеральные пластинки), которые, однако, не срастаются между собой и не формируют интегрированный ункус [11, 12, 15, 20]. Манубрии бделлоид — малодифференцированные дуговидные пластинки, которые у ряда форм обнаруживают в своем составе три слабообособленных фрагмента.

Склеритные системы мастаков Paedotrochida включают в себя несколько отдельных ункусных метамеров. У большинства колловраток этой группы (роды *Stephanoceros*, *Collotheca*) ункусы в виде

двух отдельных одинаково развитых зубов, дистальные вершины которых снабжены когтевидными зубцами. Реже (род *Cupalopagis*) ункус включает в себя один мощный специализированный зуб, рядом с которым располагаются четыре-пять рудиментарных метамеров обычного строения. Манубрии и рамусы рудиментарны, слабо склеротизированны и неустойчивы к мацерирующим растворам. Их фрагменты иногда обнаруживаются на препаратах в виде тонких пластин и отдельных склеропилий.

Многие детали тонкой морфологии склеритной системы мастаков Monimotrochida сходны с таковыми раматных челюстных аппаратов Bdelloida. Так, ункусные метамеры, за редким исключением (род *Hexarthra*), многочисленны и почти всегда наряду со специфичными зубами имеется серия одиночных метамеров бделлоидного типа. Рамусы также снабжены склеропилиями. Манубрии пластинчатые, но составлены тремя зачатками отчетливых склеритных камер. Фулькрум формируется двумя рядами очень длинных склеропилий суббазального отдела рамусов. Фулькральные склеропилии продольно срастаются в одну широкую пластинку, которая, вопреки традиционным представлениям, не может считаться настоящим склеритом, равноценным рамусам, ункусам или манубриям.

Крайне разнообразные склеритные системы мастаков Ploimida объединяет в естественную группу специфика строения их ункусов, а также главенствующая роль рамусов (или манубриев у Lindiidae) в склеритном комплексе челюстей. Ункусные метамеры Ploimida всегда срастаются между собой, формируя интегральный склерит. Неспециализированных ункусных метамеров, подобных бделлоидным, нет. Ункусы олигомерны, и их число лишь в виде исключения достигает десяти (*Cyrtonia tuba*). Обычно же метамеров в интегральном ункусе меньше: три-восемь у Brachionidae, по одному-четырем у Notommatidae и Lindiidae, по одному — у Dicranophoridae и Asplanchnidae. Соединительная (экстеральная) пластинка или ее рудименты имеются и в одноэлементном ункусе. Склеритные камеры рамусов и манубриев хорошо развиты, и их внутренние полости открываются одиночными отверстиями. Рамусные склериты Ploimida всегда соединены между собой фулькрумом. Отверстия камер рамусов — суббазифенестра, базифенестра и фенеструла — имеют видоспецифичную конфигурацию, локализацию на рамусах и служат надежным репером для оценки композиционных изменений. Типичные склеро- и сарциопилии имеются редко. Чаще они срастаются вместе, формируя волнообразный гребень (импрессированную кресту). Манубриальные камеры (соответственно с последовательностью рамусных) — антериальная, медиальная и постериальная — развиты неодинаково. Обычно медиальная камера самая крупная. Она формирует ло-

пастную или стержневидную кауду. Швы срастания склеритных камер между собой отчетливы.

Таким образом, каждый рамус и манубрий образован тремя клетками — склеробластами. Разнообразие конструктивных схем мастаксов *Ploimida* создают комбинации неодинакового увеличения или редукции отдельных склеробластов путем их обособления от исходных склеритных ассоциаций и создания новых интегративных композиций, таких как ункус—рамус или манубрий—рамус. Дезинтеграция трехклеточных ассоциаций склеробластов в сочетании с частичной редукцией фрагментов служит источником происхождения дополнительных склеритов мастакса. Так, обособление апикальных камер рамусов дает начало супрорамусам *Lindiidae*, оральным пластинкам *Notommatidae*. Отделение антериальных или постериальных камер манубриев — источник происхождения интрамаллеусов *Dicranophoridae* и оральных пластинок *Eothinia* [11, 15, 20, 22, 23]. Сравнение тонкой морфологии мастаксов *Bdelloida*, *Monimotrochida* и *Ploimida* показывает, что олигомеризация ункусных рядов сопровождается прогрессивным развитием рамусов, замещающих ункусы в морфофункциональной схеме мастакса. Эта субституция склеритных элементов в мастаксе, т. е. его „раматизация“, протекает синхронно с перемещением мастакса из глубины буккальной трубки к ротовому отверстию и поворотом оси рамусов из положения „от рта“ (*Bdelloida*) в положение „ко рту“ (часть *Ploimida*) [14, 20, 24].

Олигомеризация метамеров ункусного ряда начинается с редукции суббазальной и апикальной серий зубов, дериваты которых обнаруживаются у *Monimotrochida* и *Ploimida* в виде преункусов, пальматифидальных и хилярных пластинок. Специализированные метамеры базального фрагмента ункуса срастаются своими экстермальными пластинками в единый склерит. При ритмической дифференциации метамеров неспециализированные промежуточные зубы вытесняются на интермальную поверхность склерита в виде рудимента — субункуса. Характер эволюционных трансформаций ряда ункусных метамеров и строение его дериватов показывают, что в его формировании участвуют также три склеритных блока. Но в отличие от рамусных и манубриальных склеробластов, клетки, образующие ункус, склеротизируются не по всей своей периферии, а лишь вдоль глубоких щелевидных инвагинаций апикальной мембраны. Распространение склеротизации в стороны от щелевидных инвагинаций, дающих начало метамерам бделлоидного типа, приводит к образованию единой пластины интегрального ункуса. Таким образом, ункусный зуб строится на основе тонкой интрацеллюлярной пластинки, изогнутой в „Т“-образный профиль. Срастание склеротизированных стенок такой щелевидной инвагинации приводит к формированию двух-

слойного вертикального ребра (неспециализированные пластинчатые метамеры бделлоид), маркированного продольным соединительным рубцом — экстермальным швом. Расширение свободных краев таких пластинок (горизонтальной составляющей „Т“-профиля) и их срастание между собой формирует единый пластинчатый ункус, на котором экстеральные швы отдельных зубов чередуются с ясными линиями срастания краев пластинок — югалными швами. Этот принцип формирования ункуса детально прослеживается в процессе морфогенеза склеритов (рис. 3). Дистальный зубец ункусного метамера образуется двумя изогнутыми выступами, составляющими месяцевидное острие, которое при аккумуляции склеритного материала в ходе онтогенеза приобретает когтевидную форму.

Пластинчатый ункус *Ploimida* — производное одного, обычно базального, склеробласта. Две другие склеритообразующие клетки деградируют, формируя дериваты ункусного ряда в виде преункусов, пальматифидальных пластинок или плеуральных палочек (*Dicranophoridae*). Таким образом, основу конструкции мастакса составляют 18 отдельных склеробластов, ассоциированных в 6 трехклеточных рядах. Эти склеробласты образуют объемные склериты на основе интрацеллюлярной скелетной пластинки. Однако способы формирования трехмерных склеритов принципиально различны: либо скелетная пластинка образуется под всей поверхностью периферической мембраны клетки, порождая единичный склерит — камеру (рамусы, манубрии), либо склеротизация локализована вдоль щелевидных инвагинаций клеточной оболочки, что приводит к образованию многочисленных склеритных планок — метамеров, обособленных или интегрированных в пределах одной клетки (ункусы) (см. рис. 3).

Изучение (SEM) морфологии склеритной системы мастакса показывает, что несмотря на ее сильнейшие эволюционные трансформации в ней не возникает ни одного нового склеробласта. Появление дополнительных склеритов связано с дезинтеграцией шести и сходных трехклеточных ассоциаций. Каждому типу такого клеточного триплета свойственны характерные морфологические маркеры. Ясно, что склеритная система мастаксов полностью отвечает требованиям „сквозной“ гомологичности структур, включая и критерий „специфического качества“ Ремане, что позволяет уверенно реконструировать последовательность и основные направления исторических преобразований мастакса коловраток. Оценка степени олигомеризации гомодинамных склеритов мастакса и их специализации в процессе эволюции приводит к следующему выводу. Самые архаичные мастаксы свойственны *Bdelloida* (рис. 4—6). Основной путь их дальнейшего преобразования —

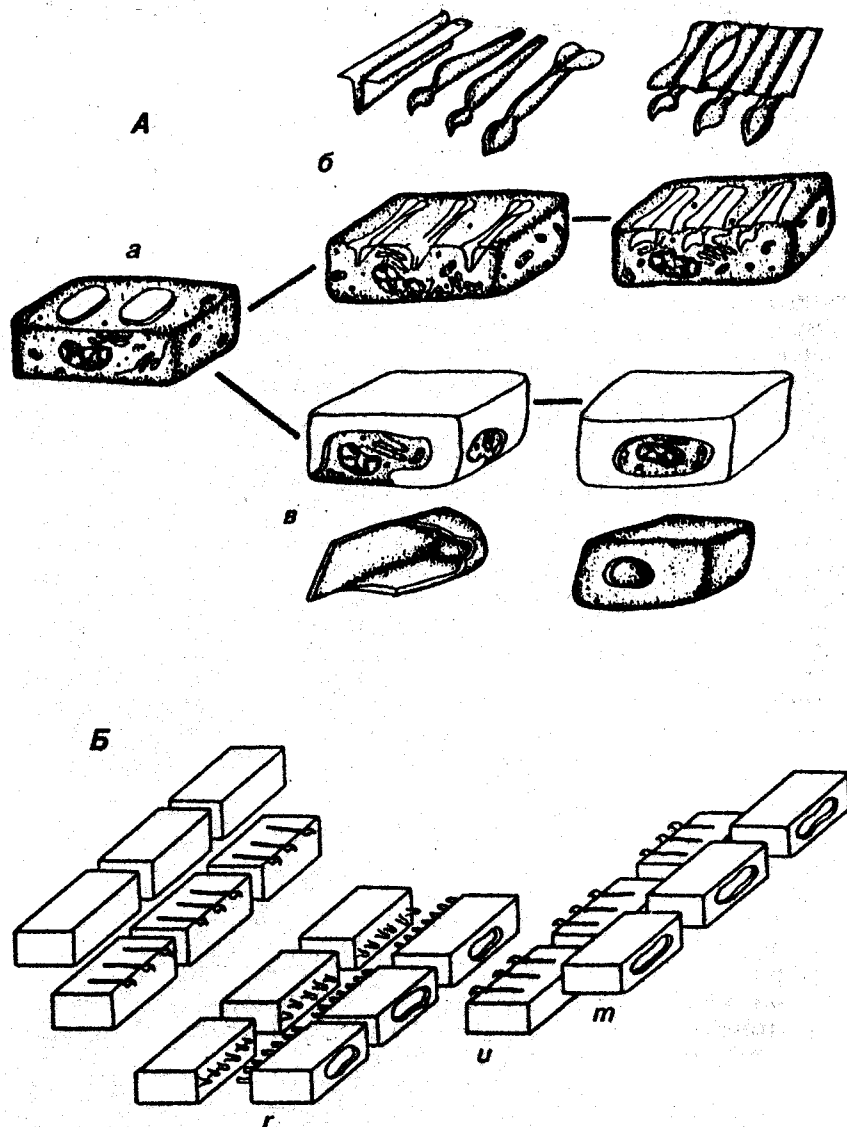


Рис. 3. Принципиальная схема формирования трехмерных склеритов (А), и общая композиция склеритного набора максиллы (Б).

а — склероблок с недифференцированными пластинками, б — склеритообразование по "Г"-подобному типу, в — формирование склеритных камер. r — рамус, u — ункус, m — манубрий.

постепенное уменьшение количества ункусных метамеров, интеграция специализирующихся зубов и пластинчатый ункус (*Monitotrochida*), редукция неинтегрированных элементов и максимальная олигомеризация зубов интегрального ункуса (*Ploimida*). Снижение морфофункциональной роли ункусов в челюстном аппарате компенсируется ростом доминирования прогрессивно развивающихся рамусов (или манубриев у *Lindiidae*). Поворот оси рамусов в буккальной трубке, подобно стрелке часов, фиксирует каждый этап пройденных эволюционных преобразований. Принципиальные стадии этой трансформации склеритной системы отражаются в изменении ее морфофункциональной схемы. Историческая последовательность данных схем мастакса такова: раматный → маллеораматный → маллеатный → виргатный, инкудатный → кардатный, форципатный. Этот центральный путь морфологических преобразований мастакса — путь постепенных эволюционных изменений, раскрывающий в наибольшей степени адаптивный потенциал исходной склеритной системы. Именно на этом направлении эволюции коловраток обнаруживается их наибольшее морфофункциональное и видовое разнообразие.

Напротив, высокие темпы олигомеризации ункусов и специализации склеритных комплексов мастакса *Paedotrochida* ведут к ранней утрате исходного морфофункционального потенциала, а следовательно, и адаптивной пластичности. Ясно, что подобная „революционная” трансформация унцинатного мастакса — следствие ранней aberrantности *Paedotrochida*, определяющей, вероятно, малое морфологическое и видовое разнообразие группы. Отсутствие экстернальных пластинок, объединяющих ункусные метамеры и интегральный склерит, неразвитость манубриев, рамусов и их фулькрального соединения приводит к выводу о происхождении унцинатной склеритной системы непосредственно от исходных полимерных мастаксов, подобных раматным челюстным аппаратам *Bdelloida*.

Вскрытые направления эволюции мастаксов исключают возможность рационального объяснения существующих в литературе данных по морфологии фулькрального мастакса *Seisonida*. Так, немногочисленные светооптические данные о строении фулькрального челюстного аппарата создают представление об олигомерности ункуса, отсутствии связи фулькрума с рамусами и ункусом с манубриями [62, 77]. Логика эволюционных изменений всех остальных типов мастакса показывает, что фулькрум — продукт специализации склеропиллярной каймы самих рамусных склеритов, что делает невозможным их разъединение. Явное несоответствие имевшихся сведений о строении мастакса *Seisonida* и вскрытых процессов исторических преобразований челюстных аппаратов ко-

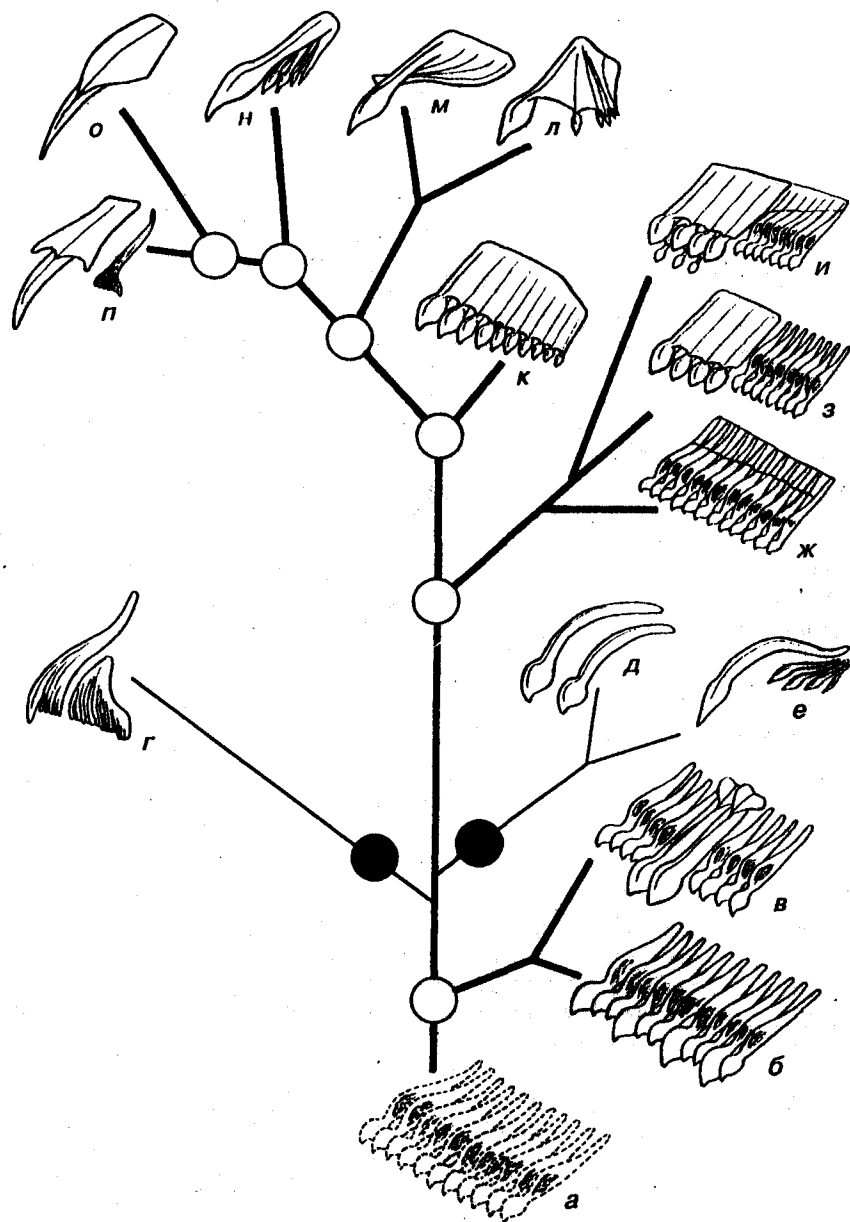
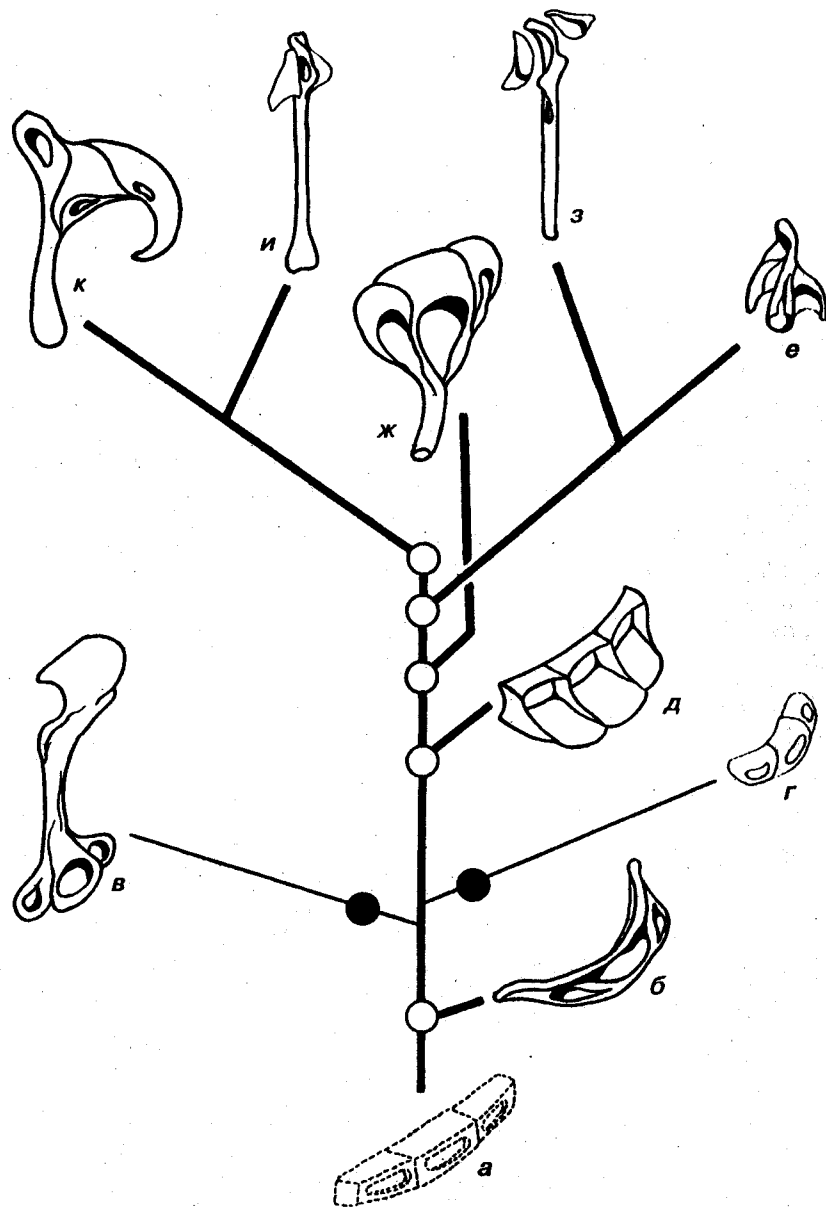


Рис. 4. Схема филогенетических преобразований унксов.  
 а — прототип, б — *Mniobia*, в — *Rotaria*, г — *Seison*, д — *Collotheca*, е — *Cupelopadis*, ж — *Trochosphaera*, з — *Lacinularia*, и — *Conochiloides*, к — *Cyrtonia*, л — *Taphrocampa*, м — *Eosphora*, н — *Lindia*, о — *Asplanchnopus*, п — *Dicranophorus*.  
 Здесь и далее: белые кружки — основной путь трансформаций, черные — частные aberrации, пунктирный контур — вероятный прототип.

ловраток дало основание до SEM-исследования сейсонид высказать сомнение в правильности существовавшей интерпретации склеритной системы мастакса *Seisonida* [15]. Позже представилась возможность изучить биологию и тонкую морфологию *Seison nebalia*<sup>1</sup>. Исследование склеритов мастакса сейсона показало, что элемент, традиционно считавшийся рамусом, располагающийся рядом со склеритным кольцом манубриальных вершин, — наименее редуцированный фрагмент полимерного ункуса (см. рис. 4—6, рис. 7). Другой участок унксового ряда, в виде двухлопастной пластинки, включает в себя около 20 рудиментарных метамеров. Он ассоциирован с манубрием и по строению аналогичен обычным дериватам унксового ряда — пальматифидальным и хиллярным пластинкам. Крупный отдел ункуса сейсона также состоит из многих рудиментарных зубов и внешне сходен с унксовым дериватом *Dicranophoridae* — плеуральной палочкой. Полностью сросшиеся рамусы фулькратного мастакса предельно редуцированы, и каждый из них включает в себя три дуговидных участка, расположенных в основании склерита, известного как фулькрум. Понятно, что настоящий фулькрум *Eurotatoria* гомологичен очень малой части этого уникального элемента, так как он формируется гипертрофированно развитыми склеропилиями полного набора рамусных склеробластов. Этот склеропилирный элемент, не имеющий аналогов в других морфофункциональных типах мастакса, назван нами акусом (*acus*) [21]. Камеры манубриальных склеробластов развиты слабо и расположены не в артикулярном отделе маллеуса, как у *Eurotatoria*, а в противоположной части манубриев, пространственно сопряженной с рамусными рудиментами. Тонкая морфология склеритной системы мастакса *Seisonida* ясно показывает глубокую aberrантность этой группы и ее происхождение непосредственно от бделлоидоподобных коловраток с

<sup>1</sup> Изученный нами представитель рода *Seison* был впервые обнаружен в прибрежных водах о. Сахалин (Тихий океан) А. В. Янковским, который считает этот вид новым для науки. По нашим данным, строение тихоокеанского сейсона полностью отвечает видовому диагнозу *S. nebalia* Grube, 1859, отличаясь от него только меньшими размерами (1.0—1.3 мм).



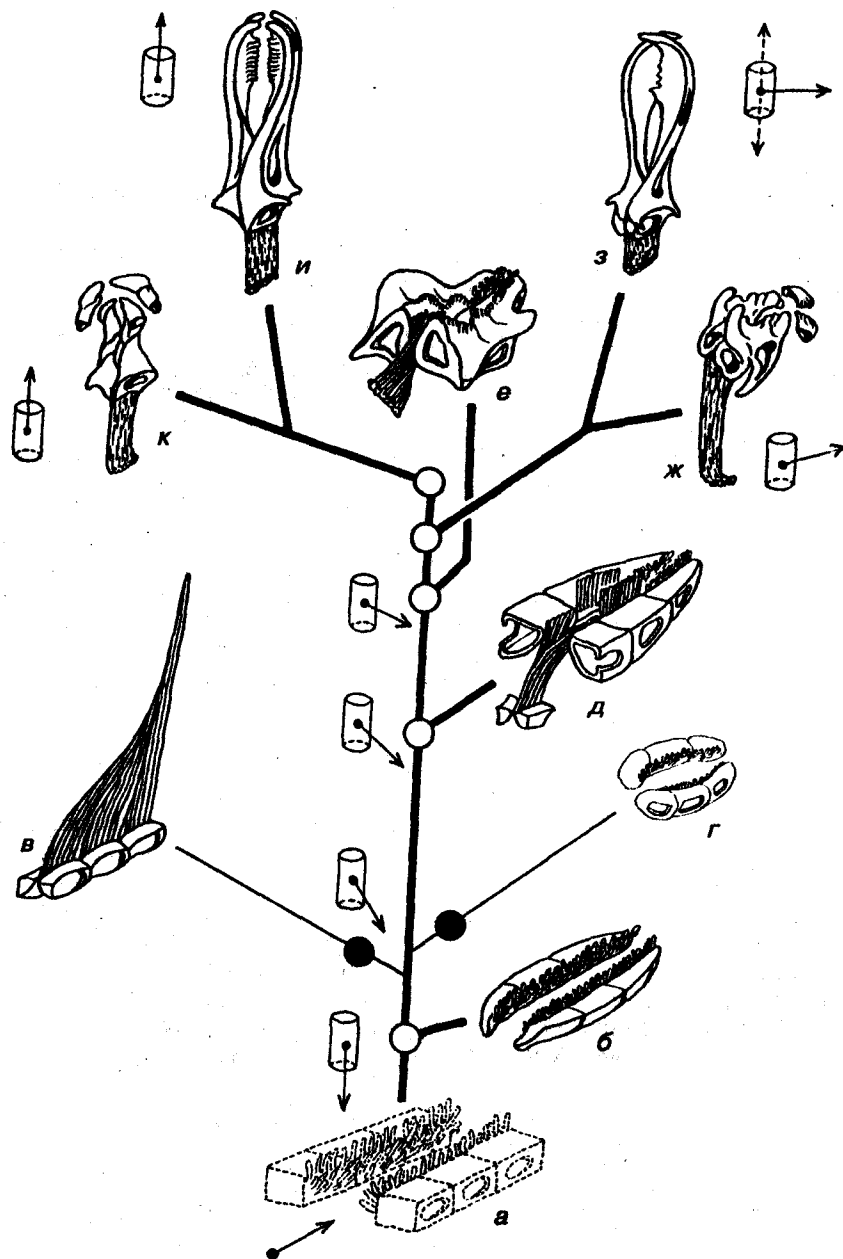


челюстными аппаратами раматного типа. Таким образом, проведенная реконструкция эволюции мاستакса отвечает условиям важнейшего, на наш взгляд, критерия объективности — ее прогностичности.

Принципиальные этапы исторических преобразований челюстного аппарата, а следовательно, и крупные естественные таксоны коловраток очевидны (см. рис. 4—6). Самую примитивную организацию демонстрируют *Bdelloida*, челюстные аппараты которых, вероятно, сохраняют основные черты прототипа. Склеритные системы фулькратного, унцинатного и маллеораматного мастаксов, несомненно, происходят от челюстных аппаратов, подобных раматным. Последовательная трансформация раматного аппарата в маллеораматный — основное, хотя и не единственное, направление преобразования мастакса. Несмотря на большое разнообразие конструкций челюстных аппаратов у *Eurotatoria* эта группа образует хорошо очерченный целостный таксон. Важнейшие признаки, объединяющие склеритные комплексы челюстей *Eurotatoria*, — обязательное присутствие фулькрума, рамусных камер и интегрального пластинчатого ункуса. Эволюционная значимость этих преобразований становится очевидной при анализе кинематических схем мастаксов с позиций теории механизмов. Кинематика склеритных комплексов раматного, унцинатного и фулькратного мастаксов соответствует простым кинематическим парам, не отвечающим строгому определению механизма. Фулькральное соединение рамусов преобразует кинематическую схему мастакса в настоящий механизм, разнообразно надстраивающийся и усложняющийся у *Ploimida* кинематическими парами маллеусов [21].

Два самостоятельных направления трансформации склеритной системы челюстей приводят к значительному упрощению полимерного мастакса. Эти аберрантные направления равноценны по „революционности” своих изменений и малой результативности морфогенеза. Очевидно, что эволюционные пути возникновения унцинатного и фулькратного челюстных аппаратов симметричны и альтернативны. Так, гипертрофированное развитие ункусов *Paedotrochida* сопровождается крайней редукцией рамусов и манубриев. Напротив, значительному развитию манубриев и рамус-

Рис. 5. Схема филогенетических трансформаций манубриев.  
а — прототип, б — *Bdelloida*, в — *Seisonida*, г — *Paedotrochida*, д — *Monimotrochida*, е — *Asplanchnidae*, ж — *Epiphanidae*, з — *Notommataidae*, и — *Dicranophoridae*, к — *Lindidae*.



ных склеропилей в фулькратных аппаратах соответствует редукция ункус до полимерных дериватов. Морфологический итог этих преобразований в ряде случаев предваряет эволюционные видоизменения мастакса *Eurotatoria*. Так, олигомерность ункус Paedotrochida обнаруживает многократные параллелизмы в мастаксах Ploimida, а плеуральные палочки Dicranophoridae и мощное развитие манубриев Lindiidae демонстрируют параллелизмы с челюстными аппаратами Seisonida.

Таким образом, морфология склеритных систем мастакса приводит к выводу о иерархической равноценности Bdelloidea, Seisonida, Paedotrochida и Eurotatoria, приобретающих статус соответствующих подклассов: *Archeurotatoria*, *Pararotatoria*, *Hemirotatoria* и *Eurotatoria*. Три первых подкласса включают в себя по одному традиционно выделяемому отряду. Иерархическая структура Eurotatoria более сложна. Первую четко обособленную ассоциацию составляют коловратки, совмещающие интегративный пластинчатый ункус с отдельными метамерами бделлоидного типа. Рамусы у представителей этой группы наиболее примитивны, часто с неполным обособлением камер. Другая ассоциация Eurotatoria объединяет формы, имеющие только интегральную ункусную пластинку и всегда полностью развитые разнообразно специализированные рамусные камеры. Эти естественные группировки точно соответствуют традиционным надотрядам Gnesiotrocha и Pseudotrocha. Основной процесс преобразований склеритного комплекса челюстей у Eurotatoria, т. е. его прогрессирующая раматизация, позволяет использовать специфику строения рамусов и их положения в глотке в качестве единого классификационного критерия дифференциации естественных группировок псевдотрохид.

Единственный отряд, сохраняющийся в составе надотряда Gnesiotrocha, получит название Protoramida, так как все его представители имеют наиболее примитивные рамусы и фулькрум. Прежнее название этого отряда Monimotrochida при повышении ранга альтернативного отряда Paedotrochida до уровня подкласса теряет смысл. Надотряд Pseudotrocha объединяет пять хорошо очерченных групп, представляющих различные эволюционные на-

Рис. 6. Схема филогенетических трансформаций рамусов.  
a — прототип, б — Bdelloidea, в — Seisonida, г — Paedotrochida, д — Monimotrochida, е — Epiphanidae, ж — Notommatidae, з — Asplanchnidae, и — Dicranophoridae, к — Lindiidae.  
Ориентация стрелок в цилиндре — положение продольной оси рамусов в буккальной трубе.

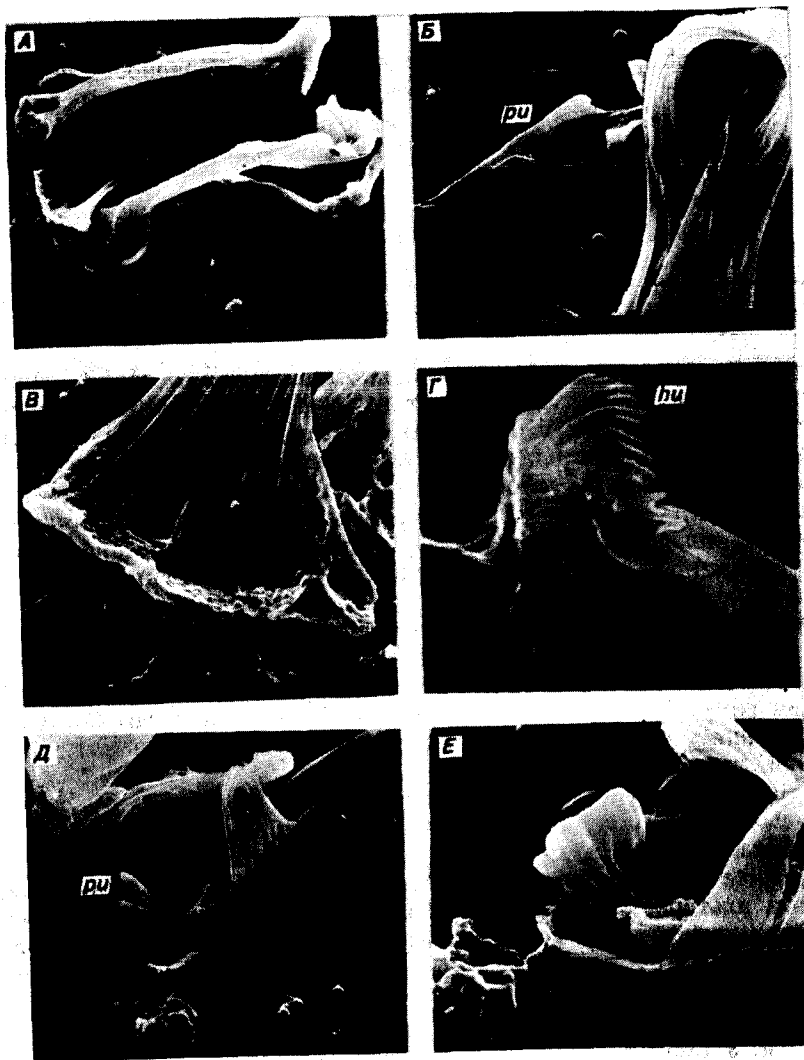
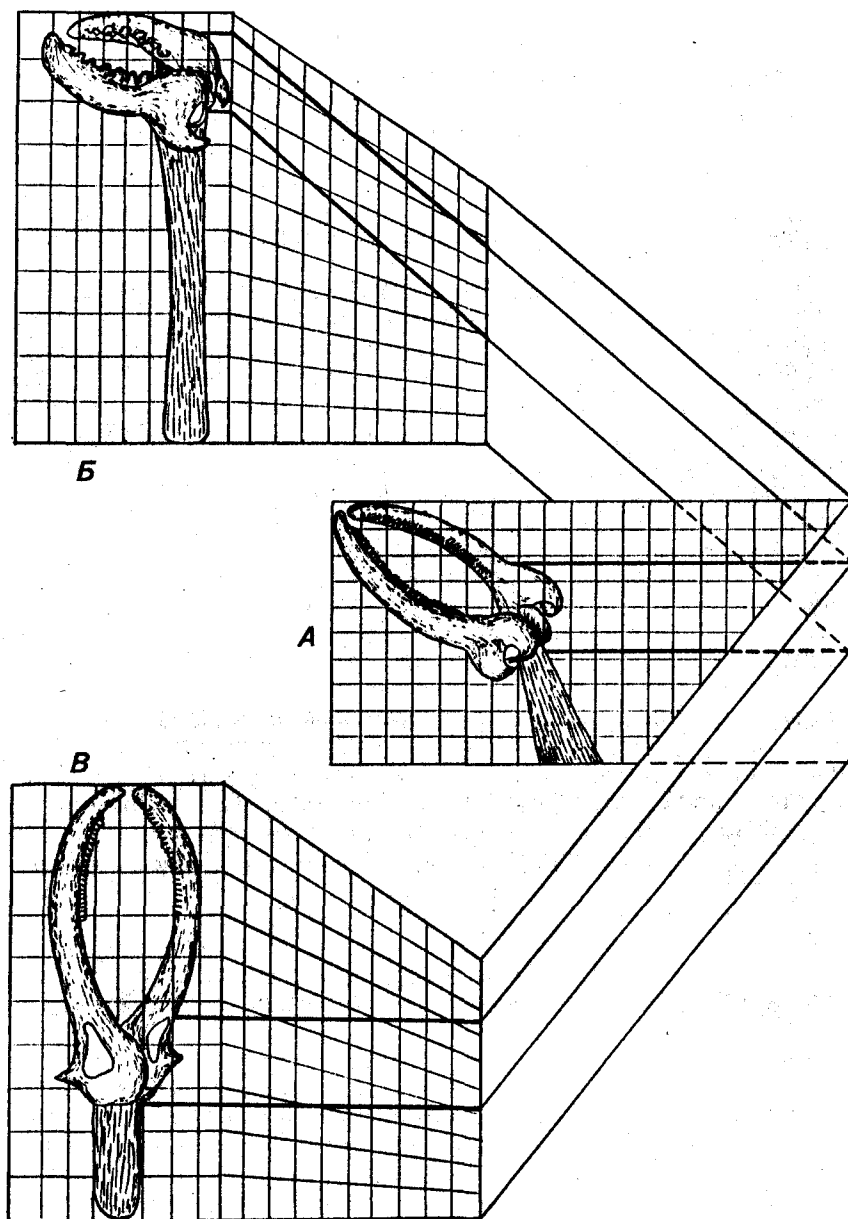


Рис. 7. Тонкая организация склеритной системы мастакса *Selsonida*.  
 А — полный склеритный набор, Б — «кутикулярное кольцо» манубриев, В —  
 рудименты рамуса, Г—Е — дериваты полимерного ункуса. *hu* — ункусный дериват  
 типа хиллярной пластинки, *pu* — ункусный дериват типа плеуральной палочки.

правления раматизации, что делает неоправданным сохранение общего отряда Ploimida. Поворот оси рамусов и транслокация мастакса к ротовому отверстию достигаются у разных представителей *Pseudotrocha* принципиально отличающимися аллометрическими перестройками склеритной системы мастакса (рис. 8). Так, ряд форм обнаруживает поперечное положение рамусных ветвей в глотке, в то время как у других оно продольно. Различие в ориентации рамусных склеритов во многом определяет специфику аллометрического преобразования: удлинение или укороченность рамусов.

Первую компактную группу образуют *Brachionidae* s. l. и близкие к ним формы с маллеатным мастаксом. Ось рамусов у этих коловраток расположена почти поперечно оси буккальной трубки, что позволяет обособлять их в едином отряде *Transversiramida*. Вторую естественную ассоциацию, включающую в себя семейства *Notommatidae* (без рода *Itura*), *Synchaetidae*, *Gastropodidae* и *Trichocercidae* (виргатный мастакс), характеризует также поперечная ориентация челюстного аппарата, но, в отличие от *Transversiramida*, у этих коловраток глоточный просвет проходит не над рамусами, а между ними. Данная группа, естественно, обособляется в отряд *Saepiramida*. Поперечное положение рамусов в глотке свойственно и *Asplanchnidae* (инкудатный мастакс). Однако уникальная способность к мгновенной переориентации челюстей и иной путь их аллометрического построения заставляет выделять этих коловраток в отряд *Seltiramida*. В два самостоятельных отряда, естественно, объединяются формы с продольным положением рамусов в глотке (форципатный и кардатный типы мастаксов). Независимость эволюционных путей *Dicranophoridae* и *Lindiidae* также очевидна. Так, в отличие от предельно раматизированных мастаксов дикранофорид, в кардатных челюстях линдид гипертрофированному развитию подвергаются не рамусы, а манубрии, что в определенной мере повторяет вариант «манубриезации» фулькратного мастакса. Соответственно эти группы коловраток образуют отряды *Antrorsiramida* и *Centrogamida*. Рассмотренные особенности строения склеритных систем мастакса легко обнаруживаются при светооптическом изучении коловраток и составляют основу определительной таблицы этих отрядов [21].

Склеритная система мастакса в своих трансформациях отражает основные направления адаптациогенеза коловраток, что дает возможность построить их естественную классификацию. Обнаруженные эволюционно-морфологические преобразования мастакса не менее важны и для понимания принципов организации таких



уникальных органов, законов их возникновения и эволюции, без которых невозможны ни реконструкция архетипа коловраток, ни ретроспективный анализ их филогенетических корней.

#### Ретроспективный анализ архетипа.

Особенности морфофункциональной организации мастика вскрывают возможный ход адаптации генеза коловраток. Соответствуют ли полученной версии данные строения и функционирования других систем органов? Каков исходный облик „протоколовраток”, т. е. их архетипа?

Коловращательный аппарат. Классические исследования морфологии ресничного аппарата коловраток и специфики биения его ресничек привели к выводу о принципиальном различии этих органов у представителей прежней группы *Ploimida* и всех других коловраток [7, 8, 35, 53, 58, 77]. Согласно представлениям Бошана [35], исходное состояние органа представляет околоротовое (буккальное) поле, образованное малодифференцированными ресничками. Такой ресничный аппарат принято считать дериватом ресничного покрова турбеллярий, который образуется в ряду *Rhabdocoela* → нематогастрохонидный (гипотетический) предок → *Rotifera*. Дальнейшая дифференцировка и специализация отдельных участков ресничного поля приводит к образованию различных ресничных аппаратов коловраток. Сравнительные исследования морфофункциональной организации ресничных аппаратов *Rotifera*, *Plathelminthes*, *Gastrotricha*, *Protozoa* и др. показали, что малодифференцированные ресничные короны типа „*Notommata*” и „*Dicranophorus*” только внешне аналогичны фрагментам ресничных покровов *Turbellaria* [13, 15, 17, 19]. Установлено, что низкочастотный диапазон (8—12 Гц) и декиоплектический метахронизм ресничного биения, свойственные ресничным коронам *Bdelloida*, *Paedotrochida* и *Protoramida* (исключая *Conochilidae*), — специфическая особенность примитивного ресничного эпителия (симпласта) (рис. 9).

В исходном состоянии ресничная корона включает в себя околоротовой ресничный эпителий (симпласт), глубоко инвагинированный в буккальную трубку. Этот ресничный слой более специализирован на подвижных выростах тела, где он формирует ресничную кайму (трохус), выполняющую основные гидрокине-

Рис. 8. Схема двухмерных аллометрических трансформаций рамусов *Eurotatoria*.

А — *Flosculariidae*, Б — *Notommatae*, В — *Dicranophoridae*, *Asplanchnidae* и *Lindidae*.

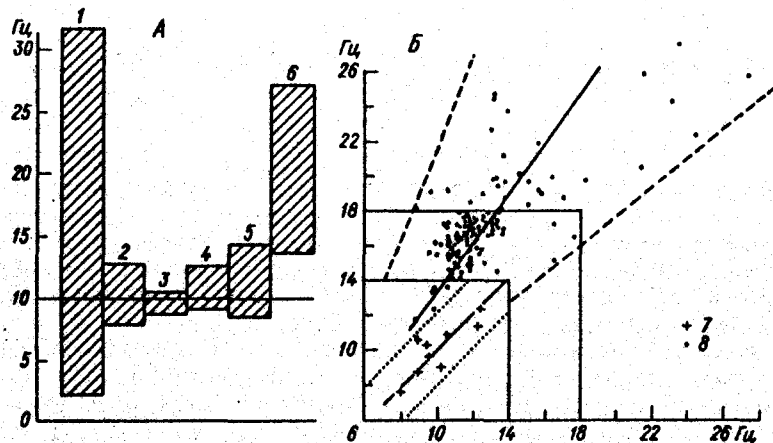


Рис. 9. Особенности ритмики ресничного биения у коловраток и других Metazoa с ресничным эпителием.

А — диапазон частот ресничного биения разных групп беспозвоночных; Б — частота биения ресничек гидрокинетического венчика и „трофических” ресничек короны коловраток.

1 — Protozoa, 2 — Turbellaria, 3 — корацидии и онкомирацидии паразитических Plathelminthes, 4 — Gastrotricha, 5 — истинно трофические Rotifera, 6 — псевдотрохидные Rotifera, 7 — Gnesiotrocha, 8 — Pseudotrocha.

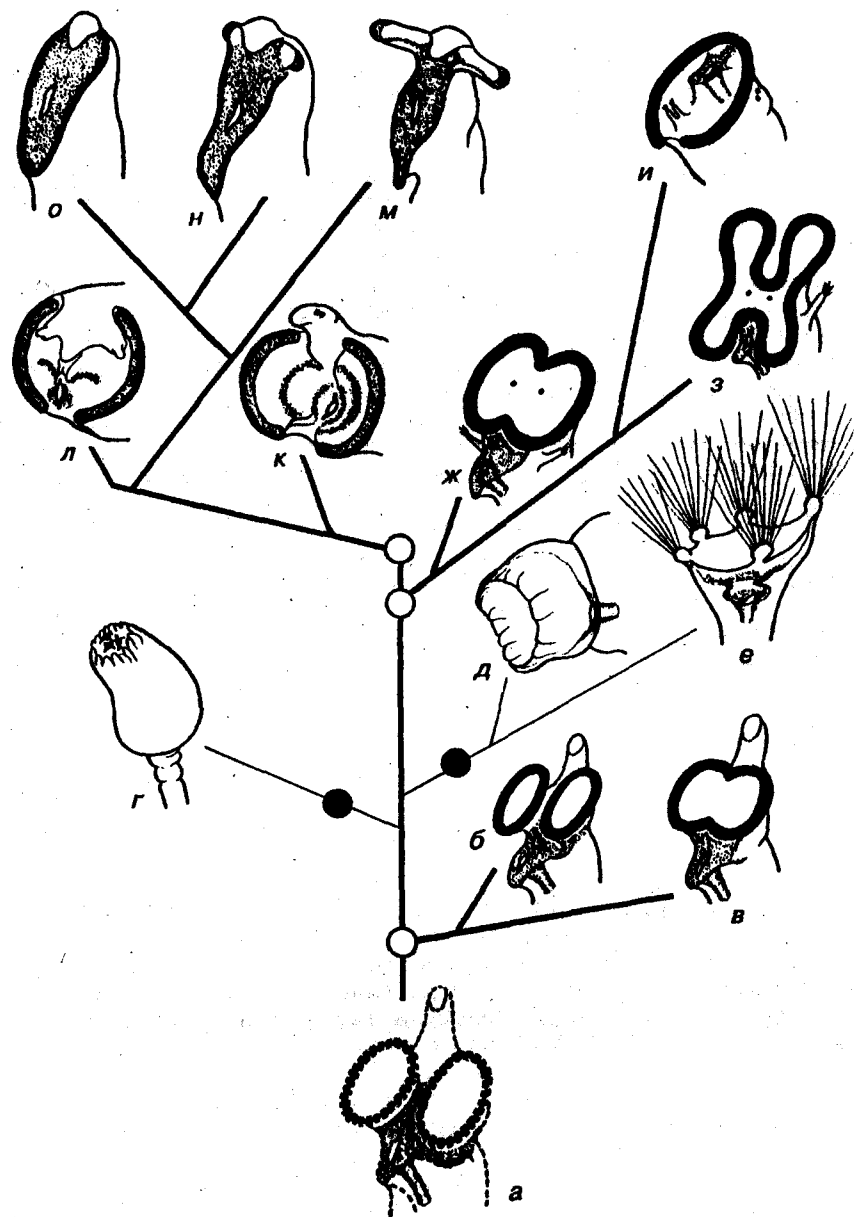
тические функции. Данный гидрокинетический венчик полимерен (удвоен) только у Bdelloidea (рис. 10). Важным признаком ресничных корон с истинным трокусом служит его пространственное разобщение с ротовым отверстием. Рот у таких коловраток расположен не в центре гидрокинетического венчика, а за его пределами, вентрально. Поток воды, создаваемый гидрокинетическим венчиком, обеспечивает и движение коловраток и сепарацию пищевых частиц. Сущность эволюционных преобразований ресничной короны с истинным трокусом состоит в „перемещении” рта в центр водного потока, несущего сепарированную пищевую суспензию. Способы реализации этой морфогенетической тенденции в разных группах коловраток неодинаковы. Так, обширные лопасти трокуса Flosculariacea огибают рот этих коловраток. Conochilidae демонстрируют иной, совершенно уникальный „метод” решения этой задачи. Их трокус размыкается дорзально, и его участки перемещаются на вентральную сторону. Они двумя дуговидными фрагментами окружают рот. С позиций архитекто-

ники ресничный пояс трокуса у Conochilidae перевернут на 180° относительно продольной оси тела. В результате этой инверсии боковые щупальца также смещаются к ротовому отверстию. Транспозиция трокуса Conochilidae делает очевидным консерватизм внутренней морфофункциональной организации ресничного биения. Направление эффективного удара и метакронизм ресничек сохраняются прежними, несмотря на переориентацию ресничного пояса, что приводит к появлению формально реверсированного и леоплектического биения ресничек Conochilidae.

Принципиально новым шагом в совмещении рта с центром гидрокинетической активности становится редукция исходного (так называемого истинного) трокуса и субституция его гидрокинетических функций ресничками буккальной трубки. Расширяющийся подобно воронке буккальный отдел служит основой формирования принципиально новой короны. Реснички буккальной трубки специализируются на выполнении гидрокинетических и трофических функций, которые переходят таким образом от исчезающего трокуса к псевдотрокусу. При формировании нового гидрокинетического венчика из инвагинированного ранее ресничного пласта сохраняется исходное направление эффективного удара ресничек, но дексионплектический метакронизм проявляется внешне как леоплектический. Таким образом, реальной смены направления метакронизма биения ресничек у коловраток вообще не происходит. Внешне наблюдаемое у Conochilidae и Pseudotrocha леоплектическое распространение волны биения ресничек аналогично кажущемуся изменению направления движения часовой стрелки при ее наблюдении спереди и сзади циферблата.

Подобно тому как в мастаксе функциональная замена исходно специализированных укусков неспециализированными элементами — рамусами сопровождается расширением морфофункциональной пластичности всего аппарата, замена исходно специализированного трокуса буккальным псевдотрокусом сопряжена со значительным расширением частотного диапазона биения ресничек [8, 13, 17, 18, 53]. Данные по эмбриогенезу Pseudotrocha подтверждают эволюционную субституцию первичного трокуса („прототроха” апикального поля) вентральными околоротовыми зачатками [86].

Ресничные короны Seisonida и Paedotrochida демонстрируют две альтернативные aberrации в эволюции этого органа. Полная редукция ресничной короны характерна родам Seison, Acyclus, Cupelopagis, Atrochus. Напротив, гипертрофированное развитие короны и ее ресничек характерны для Collothea и Stephanoceros. У Paedotrochida как редукция ресничек, так и их гипертрофированное развитие протекают параллельно с трансформацией буккальной трубки в воронковидную полость (infundibulum,



vestibulum). Ротовое отверстие при этом углубляется, достигая мастакса. Как редукция ресничек, так и их гипертрофия ведут к утрате активной гидрокинетической деятельности короны. Два вида планктонных *Collotheca* служат исключением, связанным, вероятно, с их неотеническим происхождением.

Историческое преобразование ресничной короны и мастакса обнаруживает сходные закономерности, которые можно сформулировать в виде следующих правил.

1. Становление новой системы из ранее имевшихся элементов (ресничных или склеротизирующихся клеток) начинается с жесткого ограничения морфологической и функциональной варибельности каждого элемента. Это ограничение синхронизирует активность отдельных элементов введением узкого диапазона „допустимого” полиморфизма [21]. Лимитирование собственного морфофункционального полиморфизма элементов, формирующих систему более высокого структурного уровня, есть закон, справедливый не только для морфогенеза, но и для биосистем иного уровня структурной организации: клеточного, биоценотического, биосоциального.

2. Формирование систем более высокого уровня из многих элементов низшего ранга (ресничная корона и мастакс, базирующиеся на внутриклеточных „технологиях”) ведет к образованию внутренне сложной коррелятивной системы модульного типа [14, 15, 18]. Модульная система эволюционно стабилизируется потенциалом внутренних межэлементных комбинаций и приобретает признаки морфогенетического и функционального консерватизма.

Эти правила приводят к важным следствиям, объясняющим сущность эволюции коловраток.

1. Эволюционный морфогенез модуля (мастакс, ресничная корона) базируется только на элементах, исходно его составивших. Эволюционные новообразования элементов в такой системе исключены. Перенос функциональной нагрузки с более специализированных элементов модуля на менее специализированные (субституция органов) — единственно возможный способ эволюционных обновлений такой системы. Полная гомология элементов подобных систем, невозможность абсолютно полных параллелизмов в многоэлементных комплексах определяют объективность фило-

Рис. 10. Схема филогенетических трансформаций ресничной короны, включающей ресничный покров буккальной трубки.

а — прототип, б — *Philodina*, в — *Mniobia*, г — *Seison*, д — *Cupelopagis*, е — *Collotheca*, ж — *Limnias*, з — *Floscularia*, и — *Conochilus*, к — *Rhinoglena*, л — *Asplanchna*, м — *Notommata*, н — *Lindia*, о — *Dicranophorus*.



генетической реконструкции по трансформациям отдельной модульной системы.

2. Становление модульных комплексов обуславливает ограничение эволюционных процессов, связанных с их дальнейшими трансформациями. Подобно тому как химический раствор, достигая известной качественной и количественной сложности, приобретает буферные свойства, внутренняя многоэлементность и разнокачественность модульной системы определяет приостановку эволюционно-прогрессивных изменений, компенсируя их частно-адаптивными внутримодульными комбинациями. Эта эволюционная инертность сохраняется до полного исчерпания адаптивного потенциала внутримодульной комбинаторики, которая детерминирована исходной сложностью возникающей системы.

Модульные блоки с высокой внутренней целостностью, автономизацией и способностью к транспозициям обнаруживаются на разных уровнях организации биосистем. Так, в надорганизменных системах колоний животных последние преобразуются в элементы-модули [37], дифференциация целого организма на субъединицы известна как „мероморфоз” [30], обособление субъединиц в системах органов — „модульная концепция” [15, 18], автономизированные системы клеточных ультраструктур — основа гипотезы „хромосомного сегмента” [43], субъединицы организации биохимических циклов определяют идею „функциональных блоков” [29].

Вскрытые закономерности формирования дальнейших трансформаций многоэлементных модульных органов коловраток служат основой реконструкции филогенеза этой группы. С данных позиций, эволюционным предшественником коловраток могли быть только те организмы, которые имели как исходные элементы (ункусы, трохус), так и конструктивные схемы мастакса и ресничной короны.

Пищеварительная система. Строение пищеварительного тракта у разных коловраток хорошо известно [44—46, 49, 77]. Наиболее удлиненная трубка, глубоко расположенный мастакс, кишечник, заполненный губчатой пищеварительной паренхимой, свойственны примитивным Bdelloida (Habrotrichidae) (рис. 11). Кишечная полость, развитые желудочные железы, указывающие на формирование полостного пищеварения, отмечаются у эволюционно продвинутых бделлоид (Philodinidae). Редукция буккальной трубки у Seisonida и ее трансформация в vestibulum у Paedotrochida ведут к одинаковому результату: челюстной аппарат оказывается в начале пищеварительного тракта. Короткую буккальную трубку имеет Gnesiotrocha и примитивные Pseudotrocha (Brachionidae). У высших Pseudotrocha (Asplanchnidae, Dicranophoridae) буккальный отдел исчезает и мастакс становится также первоначальным элементом тракта. Эта

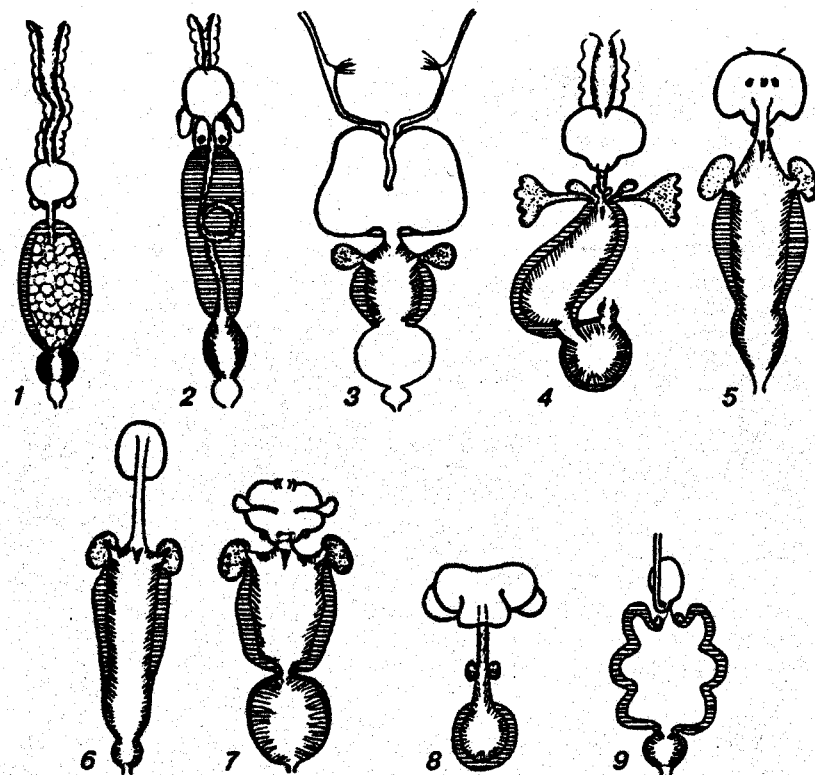


Рис. 11. Схемы пищеварительного тракта у представителей различных групп коловраток.

1 — *Habrotricha*, 2 — *Philodina*, 3 — *Stephanoceros*, 4 — *Testudnella*, 5 — *Epiphanes*, 6 — *Notommata*, 7 — *Euchlanis*, 8 — *Asplanchna*, 9 — *Gastropus* [77].

тенденция полностью соответствует эволюционной транспозиции мастакса и формированию псевдотрохуса из ресничек буккального отдела. Согласно нашим ТЕМ-исследованиям, в кишечнике Pseudotrochida наряду с полостным пищеварением присутствует и внутриклеточное, которое, вероятно, преобладало на исходной стадии эволюции данной группы.

Питание. С применением SEM и высокоскоростной микросъемки проведено сравнительное изучение содержимого желудков и механизмов улавливания пищи коловратками различных

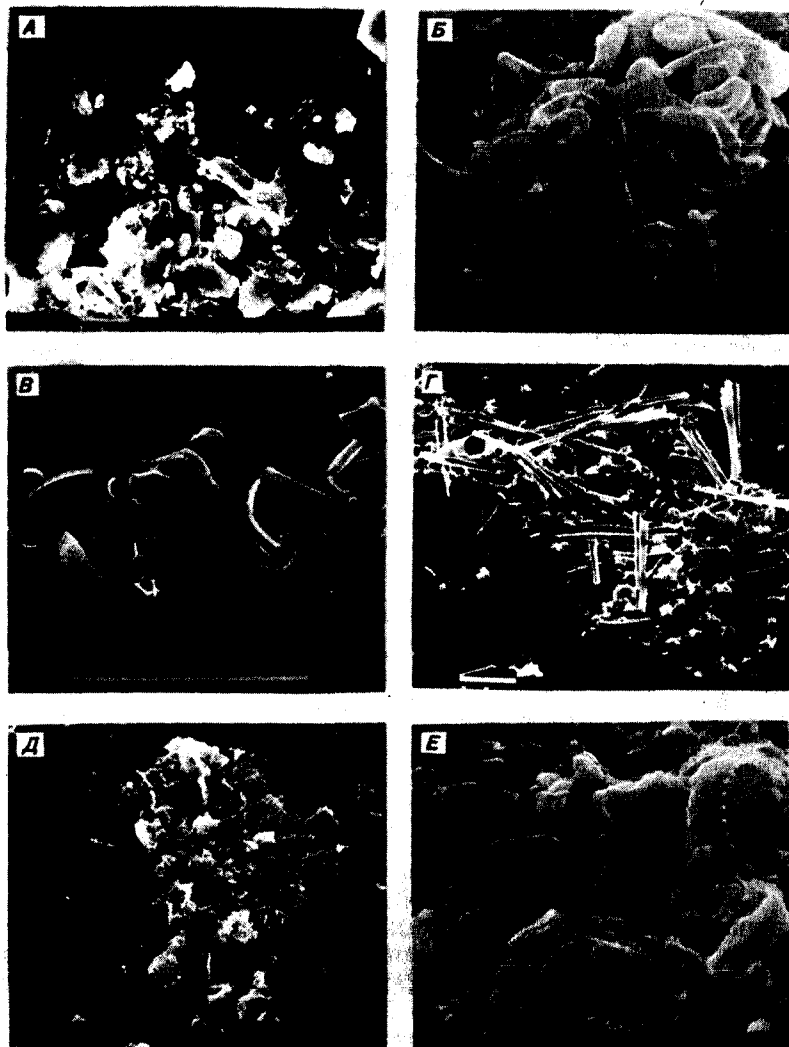
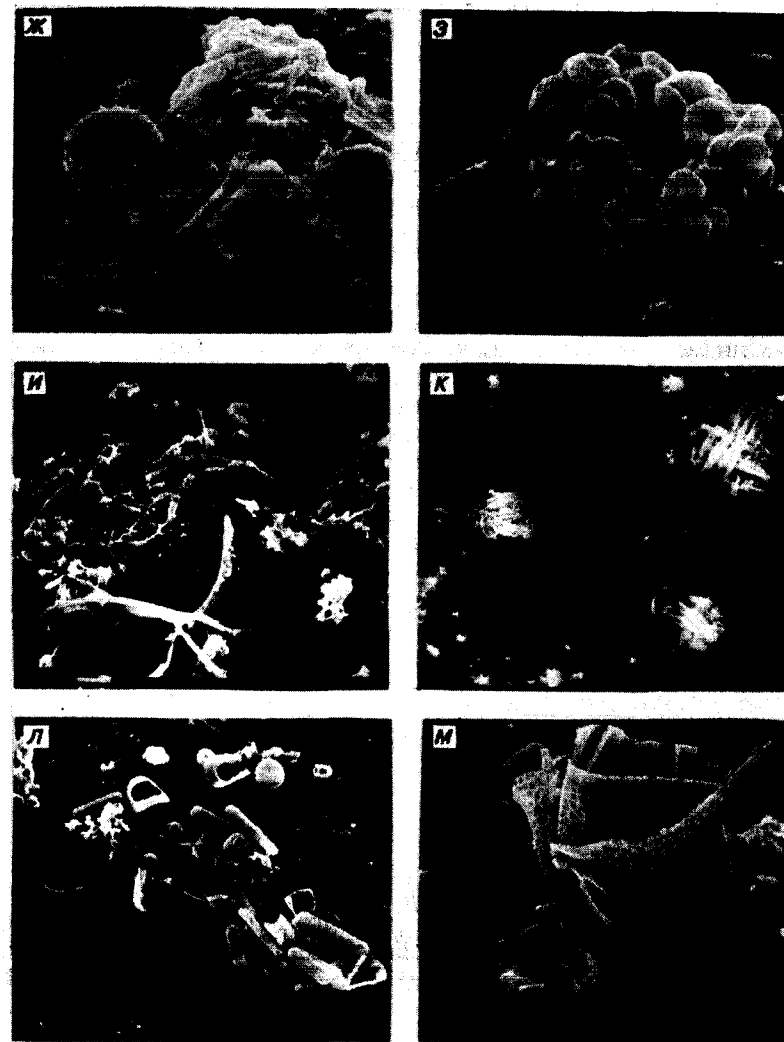


Рис. 12. Содержимое желудков коловраток  
 А — *Rotaria tardigrada*, Б — *Lacinularia ismailoviensis*, В — *Collotheca quadridentatus*, Ж — *Notholca squamula*, З — *Keratella quadrata* И —  
 М — *Asplanchna*



из естественных местообитаний.  
 X — *campanulata*, Г — *Rhinoglena frontalis*, Д — *Proales doliaris*, Е — *Brachionus Epiphanes senta*, К — *Eothinia elongata*, Л — *Dicranophorus caudatus*,  
 priodonta.

таксономических групп [11, 15]. Эти и многочисленные литературные данные [31, 36, 57, 74, 75, 80, 84, 92, 93] приводят к выводу о неспециализированности макрофагового питания Bdelloida, неизбирательно сепарирующих бактериально-детритную и водорослевую суспензию. В пищевых комках Gnesiotrocha ясной избирательности также не обнаруживается, однако частицы крупных размерных фракций встречаются чаще (рис. 12). Содержимое желудков примитивных Pseudotrocha (маллеатный мастакс) имеет явные признаки селективности. Так, у *Brachionus* и *Natholca* доминируют крупные диатомеи, у *Platias* (*Epiphanes*) *polyacanthus* — *Peridinium*, у *Keratella quadrata* — протококковые водоросли, у *Proales doliaris* — бактериально-детритные агрегаты. Степень селективности у этих коловраток различна [15, 26]. Еще более высока пищевая специализация высших Pseudotrocha: Asplanchnidae потребляют крупные организмы фито- и зоопланктона, в желудках *Eothinia elongata* обнаруживаются остатки (мастаксы) бделлоид, *Cephalodella gigantea* в свой пищевой рацион включает главным образом гастротрих *Polymerurus nodicaudis*. Seisonida и Paedotrocha — облигатные макрофаги. Желудки их наполнены либо клетками крови и тканей рачков *Nebalia* (Seisonida), либо фрагментами наиболее крупных криптозоеид и коловраток (Paedotrocha). Характеру содержимого желудков соответствует и пищевое поведение этих форм. Таким образом, специализация макрофагового питания последовательно возрастает в ряду Bdelloida → Gnesiotrocha → Pseudotrocha и завершается избирательной альгофагией, хищничеством, эндопаразитизмом, т. е. разными формами макрофагии. На наш взгляд, этот путь отражает историю освоения коловратками трофической пирамиды пресноводных экосистем. Аналогичный путь внедрения в пищевые цепи пресноводных экосистем отмечен у низших ракообразных (Cladocera), что позволяет считать его вполне закономерным [15, 26]. Макрофаговые aberrации Seisonida и Paedotrochida, а также неспециализированность микрофагии Bdelloida заставляют считать, что механизм суспензионного питания не наследуется от предшественников коловраток, а приобретается самостоятельно, замещая исходную макрофагию. Вероятно, смена типа питания, неэффективность первичных механизмов сепарации пищевой взвеси и сохранение макрофагии в aberrантных группах тесно взаимосвязаны.

Мышечная система. Подробные сведения о мускулатуре разных представителей коловраток имеются в ряде работ [55, 62, 81] (рис. 13). Наибольшее обилие мышц, метамерность их расположения и слабая дифференцировка характерны для

Bdelloida. Их мышечная система в принципе сходна с примитивным кожно-мускульным мешком специализированных Plathelminthes. Эволюционные преобразования мускулатуры коловраток сводятся к дифференцировке отдельных сильно развивающихся мышц и максимальной редукции исходно более многочисленной мускулатуры. Тенденция к редукции мускулатуры в процессе эволюции коловраток очевидна, хотя конкретные формы ее утраты в разных группах коловраток неодинаковы. Аналогичный процесс отмечается и в мышечной системе мастакса. Она наименее дифференцирована в рамадных мастаксах Bdelloida. Максимальную же редукцию мускулатуры при гипертрофированном развитии нескольких обособленных мышц демонстрируют мастаксы высших Pseudotrocha [15, 62].

Локомоция. Прогрессивное развитие ресничной короны и редукция общей мускулатуры тела адекватно отражаются на локомоции коловраток. Сравнение качественных и количественных параметров движения разных коловраток приводит к выводу о наибольшей архаичности локомоции Bdelloida. Им свойственны и наибольшее разнообразие типов движения, и малая эффективность ресничной локомоции [14]. Прогрессивное развитие ресничной локомоции и редукция вместе с мускулатурой характерного мышечного типа движения (пиявкообразного) приводит к выводу о исходности мышечной локомоции, замещаемой в процессе эволюции самой группы коловраток ресничным типом движения. Ресничный пояс (трохус), как гидрокинетический орган, принципиально отличается от общего ресничного покрова (так называемого ресничного „поля“) турбеллярий. Гидрокинетическая эффективность ресничного пояса на порядок выше гидрокинетической эффективности общего ресничного покрова [14]. Ресничные пояса (трохусы) у многоклеточных животных — характерный орган локомоции личиночных, но не имагинальных фаз жизненного цикла [71]. Среди Metazoa только коловратки используют ресничный пояс для локомоции своих имагинальных стадий<sup>1</sup>. У всех других метазойных животных существование ресничных поясов связано исключительно с формированием трофического водотока. С адаптациями, направленными на сопряжение локомоторных и трофических функций единого потока воды (движение тела относительно воды и наоборот), во многом связана вся эволюция этой группы. Мускульная и ресничная локомоции альтернативны [5]. Как мог возникнуть присущий коловраткам конгломерат различных

<sup>1</sup> Ряды ресничных пластинок гребневиков по своей организации и гидродинамике принципиально отличны от циллиарных поясов типа трохуса.

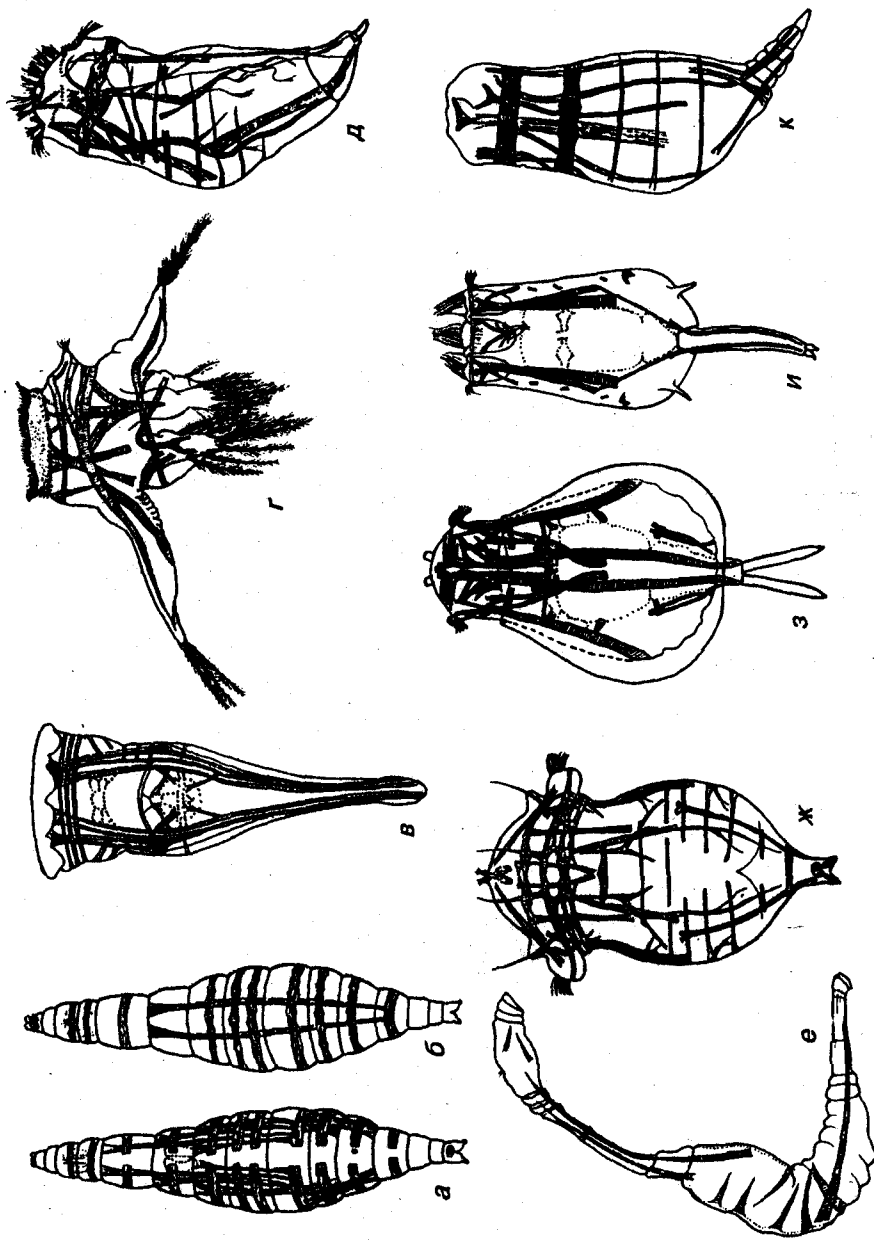


Рис. 13. Строение мышечной системы тела различных коловраток.  
а, б — *Philodina*, дорсально и вентрально соответственно; в — *Conochilus*; г — *Hexarthra*; д — *Epirhanea*; е — *Seison*; ж — *Synchaeta*; з — *Euchlanis*; и — *Brachionus*; к — *Notommata*.

специализированных форм движения? Возрастающая планктотрофность ресничных личинок у нересничных в имагинальном состоянии Plathelminthes и объединение личиночных и взрослых фаз развития путем гетерохронии или неотении дают вероятный, на наш взгляд, сценарий происхождения первых бделлоидоподобных коловраток [17]. Известно, что присоски — органы фиксации, характерные в основном для эктокомменсальных и эктопаразитических водных беспозвоночных. Передняя и задняя присоски имеются у Bdelloida, задняя — у Seisonida, Paedotrochida и Gnesiotrocha. Пальцы ноги обособливаются от присоски у Bdelloida, а у Pseudotrocha служат единственным органом прикрепления к субстрату. Редукция органов фиксации так же, как и развитие прыгательных придатков, независимо происходит в разных группах коловраток, переходящих в планктон [14, 72].

Выделительная система. Особенности строения протонефридиальной системы у коловраток различных таксономических групп хорошо известны [35, 55, 77]. Согласно этим данным, одинаковая схема протоков может быть свойственна коловраткам различных таксонов и, напротив, существенно различаться у видов одного семейства (рис. 14). Количество терминальных клеток во многом зависит от адаптивных особенностей [43], что не позволяет использовать этот признак как критерий архаичности.

Согласно мнению Ремане [77], присутствие анастомозов (анастомоз „Гексли“), соединяющих латеральные ветви протоков, — единственно несомненный признак примитивности выделительной системы. Этот тип строения протонефридиальной системы наиболее обычен для коловраток, включая и Bdelloida. Косвенные аргументы наибольшей архаичности протонефридиальной системы бделлоид представляют особенности ее ультраструктурной организации, которая в настоящее время исследована у коловраток достаточно подробно [38—40, 42, 47, 67, 83, 89]. Так, самая малая дифференциация фильтрующей стенки цирроцитов обнаруживается только у Bdelloida и возрастает в ряду *Trichocerca* → *Asplanchna* → *Notommata* (см. рис. 14).

Нервная система. Несмотря на обилие частных данных о строении нервной системы коловраток и их органов чувств [41, 43, 48, 55, 77, 94] решить вопрос о ее исходном состоянии можно лишь в общих чертах. В настоящее время недостаточны сведения по сравнитель-

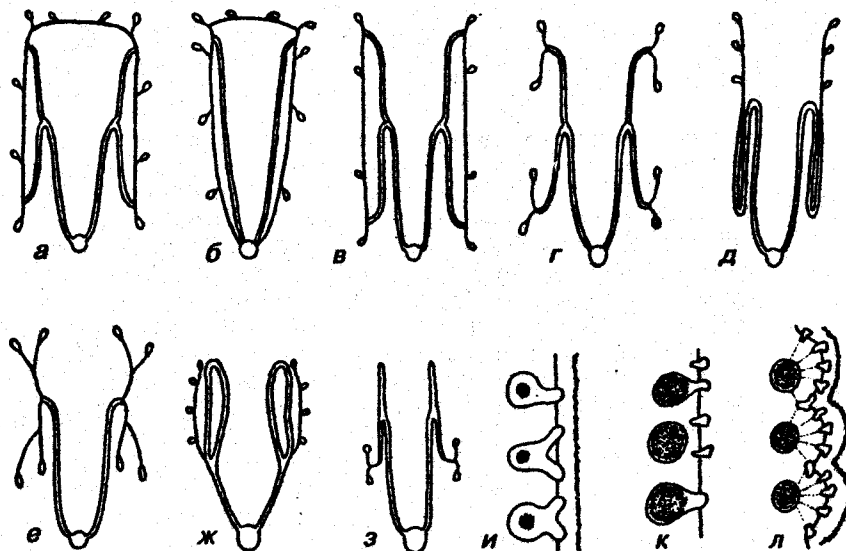


Рис. 14. Схемы строения выделительной системы и фильтрующей стенки цирроцитов разных коловраток.

Схемы протонефриальных протоков [77]: а — *Bdelloida*, б — *Flosculariidae*, в — *Epiphanidae*, г — *Euchlanidae*, д — *Dicranophoridae*, е — *Notommataidae*, ж — *Asplanchnidae*, з — *Lindidae*; схемы фильтрующей стенки по данным ТММ: и — *Philodina*, к — *Trichocerca*, л — *Notommata*.

ной анатомии нервной системы у представителей разных групп коловраток. В целом нервная система коловраток представлена парными вентральными стволами с редкими комиссурами. В переднем отделе эти стволы объединены посредством сильно развитого надглоточного ганглия (эндонный мозг). Пара нервных стволов, отходящих от эндонного мозга, соединяется ганглием под глоткой (ганглий мастакса). Число отдельных стволов, отходящих от надглоточного ганглия, а также количество дополнительных ганглиев и варикозов у разных форм разное и определяется, по-видимому, адаптивной спецификой. Принципиально, нервная система коловраток сходна с таковой специализированных *Plathelminthes*, развивающейся на основе ортогона.

Половая система. Вопросы о исходных для коловраток строения половой системы и типе размножения наиболее сложны. Многие данные о строении половой системы коловраток убеждают в первичности парных гонад *Bdelloida* и *Seisonida* и вторичности

непарных половых органов *Paedotrochida*, *Gnesiotrocha* и *Pseudotrocha*. Этот признак, определивший популярность таксономического деления коловраток на *Digononta* и *Monogononta*, теперь утрачивает свой филогенетический и таксономический вес. Так, значительные различия в строении половой системы, а также разноморфизм *Bdelloida* и *Seisonida* заставили отказаться от идеи естественной группы *Digononta* [7, 77, 87, 88]. Объединение всех коловраток с непарными гонадами в единый таксон *Monogononta* считается справедливым и сейчас [87]. Между тем, различные группы червей независимо утрачивают парность гонад (*Monogenea*, *Nematodes* и др.), что, на наш взгляд, делает потенциально возможным параллельное приобретение моногононтности и различными группами коловраток. Составить ясное представление об исходном строении парных гонад невозможно без оценки типов размножения коловраток. Согласно традиционным взглядам, раздельнополость эволюционно предвещает факультативный партеногенез, который, в свою очередь, предшествует облигатному партеногенезу *Bdelloida* [63, 91]. Эта интерпретация эволюции способов размножения приводит к явному противоречию с данными сравнительной анатомии коловраток. Так, очевидная исходность раматного мастакса для маллеораматного, унцинатного и фулькратного заставляет искать у бделлоидоподобных форм истоки всех типов размножения коловраток. Нам представляется, что единственно возможным объяснением облигатного партеногенеза *Bdelloida* служит их скрытый гермафродитизм. Отсутствие самцов и хорошо развитых семенников у *Bdelloida* — недостаточное доказательство их облигатного партеногенеза. Во-первых, сам факт долгого существования крупного таксона, тем более обладающего космополитическим распространением, невероятен. В этом отношении *Bdelloida* — необъяснимое исключение среди всего животного мира [68]. Облигатный партеногенез принципиально возможен только при исключительно высокой полиплоидности хромосомных комплектов. Однако, как теперь известно, бделлоиды имеют ограниченное число хромосом [73]. Во-вторых, сенсационное открытие сперматогенеза и феномена факультативного гермафродитизма у «партеногенетических» гастротрих *Lepidodermella squammata* позволяет предполагать существование сходного скрытого и непостоянного гермафродитизма и у *Bdelloida* [51, 61, 90]. В-третьих, гермафродитизм — самое распространенное и естественное состояние полового процесса у всех *Plathelminthes*. Высокая вероятность факультативного гермафродитизма *Bdelloida* следует из данной филогенетической реконструкции и может быть ее прогностическим критерием.

Какое строение половой системы с этой позиции исходно? Наименьшую редукцию этой системы обнаруживают *Seisonida*.

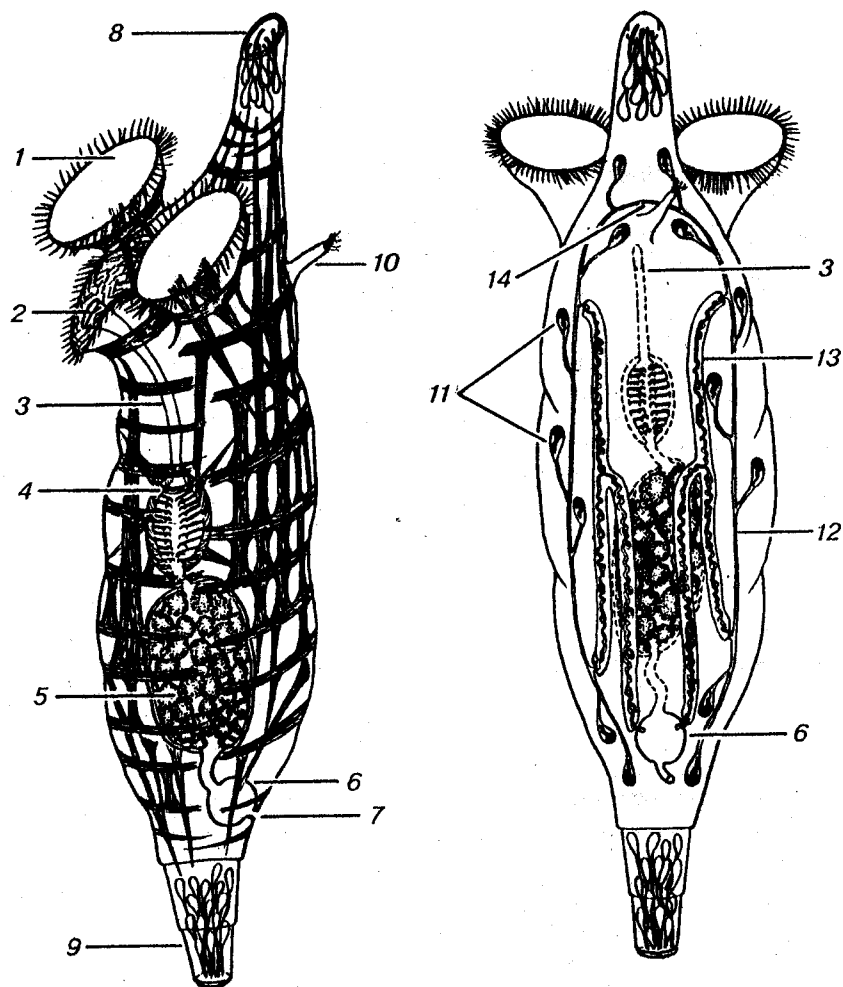
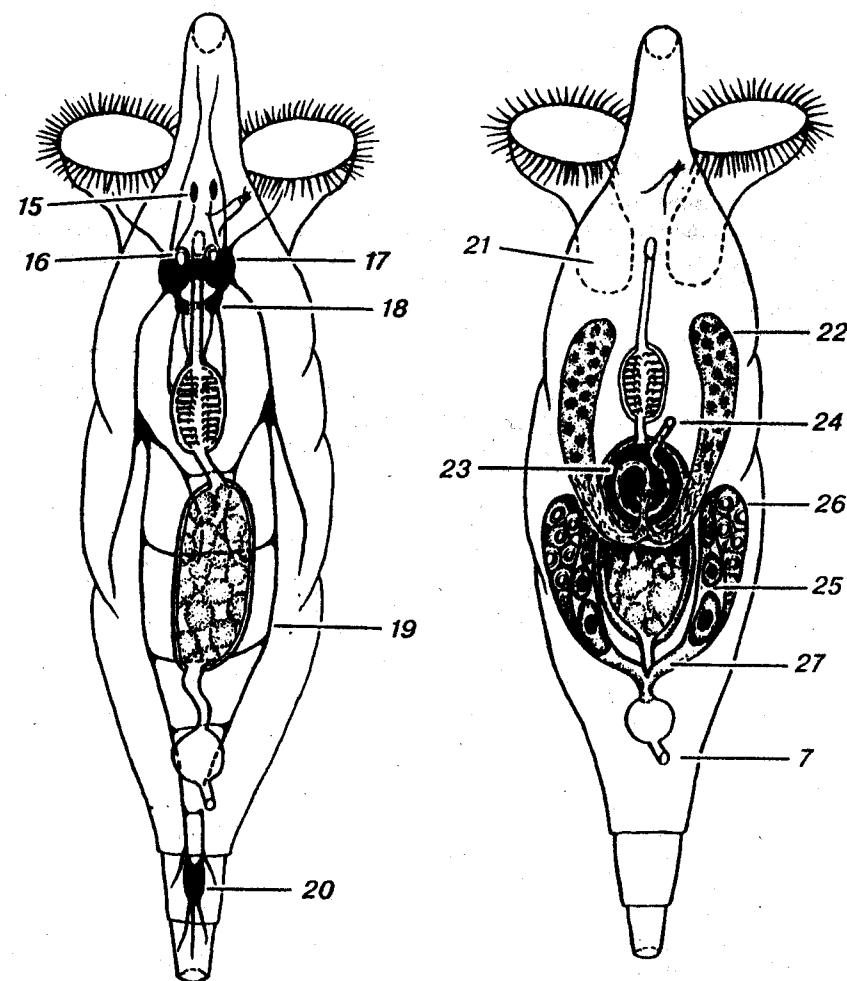


Рис. 15. Архетип коловраток

1 — гидрокинетические венчики трохуса, 2 — рот, 3 — буккальная трубка, пузырь, 7 — анус, 8 — передняя присоска, 9 — задняя присоска, 10 — дорсальный зистый выделительный проток, 14 — „анастомоз Гексли”, 15 — глаза, 16 — мозг, 19 — вентролатеральные нервные стволы, 20 — педальный ганглий, 21 — корональ, 24 — выводной проток семенников, 25 — яичник, 26 — желточник, 27 — яйцеводы.



по теоретической реконструкции.

4 — мастакс, 5 — желудок с пищеварительной паренхимой, 6 — клоакальный щупальце, 11 — циртоциты, 12 — простой выделительный проток, 13 — желе-ральные глаза, 17 — эндонный мозг, 18 — мастаксовые (подглоточные ганглии), ные влагалища, 22 — семенник, 23 — дополнительная система мужских гонад,



Строение их гонад заставляет предполагать значительную сложность исходных половых органов, включающих в себя кроме гонад и питающих клеток („желточников“), целый ряд дополнительных желез и протоков. Тесная ассоциация семенников с пищеварительной системой служит, очевидно, правилом, так как она характерна и для *Seisonida* и для рудиментарных самцов всех других коловраток. Выводные протоки исходных мужской и женской половых систем, вероятнее всего, раздельны, как у *Seisonida*. Подобная гермафродитная система, могла быть источником раздельнополости *Seisonida*, факультативного (или облигатного) партеногенеза с различной степенью редукции самцов.

Таким образом, сравнительный анализ основных систем органов коловраток показывает, что направления их эволюционного развития в целом соответствуют или же не противоречат реконструкции адаптиогенеза по признаковой плеяде мастакса. Ретроспективный анализ строения основных систем органов приводит к следующему архетипу.

1. Покровы с интрацеллюлярной кутикулой, а не ресничные турбеллярного типа (рис. 15).

2. Мастакс и ресничная корона исходно сложные, включают в себя и специализированные (ункусы, трохус) и неспециализированные (рамусы, манубрии, околоротовой ресничный симпласт) элементы. Локализация их не связана с ротовым отверстием. Трофическая специализация мастакса и ресничной короны исходно незначительна.

3. Пищеварительная система включает в себя протяженный буккальный отдел, глубоко расположенный рамастный мастакс, кишечник с пищеварительной паренхимой.

4. Мускулатура хорошо развита как продольная, так и кольцевая. Локомоция мышечная, пиявкоподобного типа. Имеются передняя и задняя присоски.

5. Выделительная система с передним анастомозом латеральных каналов.

6. Нервная система включает в себя парные вентро-латеральные стволы, надглоточный эндонный мозг с церебральными глазами. От мозга отходят дополнительные нервы к органам чувств, мастаксу. Вентро-латеральные стволы объединяются редкими комиссурами и pedalным ганглием.

7. Половая система исходно сложная, вероятно, гермафродитная. Гонады парные. Выводные протоки семенников связаны с передним отделом пищеварительной системы. Женская половая система открывается в заднем отделе пищеварительного канала. Возможно объединение половой и пищеварительной системы не исходно, а возникло вторично вместе с появлением ануса.

#### Происхождение коловраток.

Сравнительно-анатомическая реконструкция архетипа коловраток приводит к бделлоидоподобным червям, очень далеким от традиционно известных по зоологическим руководствам *Brachionus* и *Eriphanes*.

Уникальный план организации этих форм возникает как следствие эволюции самих коловраток, а не наследуется от исходной группы. Строение мышечной, выделительной, нервной и половой систем наиболее архаичных современных коловраток (*Bdelloida*) убеждает, что их анатомическая организация в целом соответствует таковой *Plathelminthes*, которые, несомненно, служат филогенетическим предшественником *Rotifera*. Традиционно считается, что ключевые моменты в выявлении филогенетических корней коловраток — природа их первичной полости тела и специфика эмбриогенеза.

Вопрос о возникновении псевдоцеля коловраток, так же как и попытки объяснить его присутствие у *Rotifera* происхождением всех *Pseudocoelomata* от регрессировавших целомических червей, не имеет, на наш взгляд, принципиального значения. Проблема возникновения псевдоцеля коловраток неоднократно обсуждалась в научной литературе [28, 43, 77, 81]. В настоящее время нет никаких сравнительно-анатомических или ультраструктурных подтверждений этой гипотезы. Косвенным аргументом малой филогенетической значимости псевдоцеля служит, например, тот факт, что он легко возникает или исчезает в соответствии с частными адаптациями. Так, мелкие пресноводные турбеллярии (род *Mesostoma* и др.) имеют обширный схизоцель, отделяющий кишку от покровов, напротив, пресноводные нематоды часто не обнаруживают никаких признаков схизоцеля и все их тело заполнено паренхимой. Я. И. Старобогатовым [28] было показано, что возникновение полости тела может определяться адаптивными причинами, связанными с обеспечением функций „гидравлического скелета“ беспозвоночных. С этой точки зрения канонизация признака псевдоцельности и деление низших червей на паренхиматозных и псевдоцеломатных достаточно условны и отражают не реальное разнообразие строения червей, а исторически сложившуюся в зоологии парадигму.

На основе сравнительного исследования ультраструктурной организации коловраток Клема [43] приходит к важному заключению о их близости к *Plathelminthes*. Им отмечено также, что связь коловраток с турбелляриями включает в себя звено специализированных *Plathelminthes*. Наша реконструкция адаптиогенеза коловраток и их архетипа подтверждает вывод Клема. Мышечный тип движения, покровы не ресничного, а кутикулярного типа, исходное присутствие специализированных модульных аппаратов — мастакса и ресничной короны ясно указывают на их более высокую исходную организацию, чем современных

Rhabdocoela. Только высокоспециализированные и утратившие ресничный покров Plathelminthes могли быть предками Rotifera. Какая же группа плоских червей может рассматриваться как реальный предок коловраток?

Многие зоологи отмечают существенное сходство в анатомии и эмбриональном развитии Rotifera и Acanthocephala [6, 9, 43, 54, 65, 69, 79, 85]. Сходства эти действительно значительны и для обеих групп характерны: одинаковый поворот анимально-вегетативной оси эмбриона при его развитии, интрацеллюлярная кутикула, тенденция к эутелии, сходная нервная система с эндонным мозгом, наличие мочеполовой клоаки, редуцированный кишечник (лигамент), фиксирующий семенники. Лоренцен [65] основывает свои взгляды на морфологическом сходстве короны и рострума Bdelloida с пробосциском и лемнисками Acanthocephala, придавая этому признаку ранг синапоморфии. Однако данный признак не имеет сравнительно-анатомических оснований и базируется только на внешнем сходстве. Отсутствие серьезных аргументов для подобного сопоставления дискутировалось ранее [17, 87].

Среди признаков, сближающих эти группы червей, самым весомым считается сходство их эмбриогенеза. Ряд доводов заставляет думать, что подобие эмбрионального развития коловраток и скребней не столь значимо. Во-первых, оно может быть меньшим, чем сейчас принято считать, и, во-вторых, может отражать феномен гомологической изменчивости близких, но независимых филогенетических групп. В качестве аргументов этого вывода приведем следующие. Большинство исследований эмбриогенеза Rotifera относится к Asplanchna. На сильную вторичную видоизмененность аспланхрид, приводящую к редукции ноги ануса, и связанную с ней специфику эмбриогенеза справедливо указывала Хайман [55]. Хорошо известны также значительные расхождения версий эмбрионального развития Asplanchna, Monostyla, Ploesoma и Mniochia [34, 64, 70, 76, 96]. Нет единого мнения даже в отношении судьбы бластопора, который трактуется и как задний, и как передний полюс эмбриона. Такая противоречивость данных может быть следствием многообразия вариантов развития у коловраток. Примечательно, что все эти данные касаются развития партеногенетических яиц. Однако детальные наблюдения за вылуплением Copoecilus из миктических и амиктических яиц указывают на его большие различия [2, 61]. Известно также значительное различие в строении самих коловраток гамо- и партеногенетических генераций, ярким примером которого служат гигантские личинки Sinantherina — „Voronkovia”, Polyarthra „artera” и др. Приведенные доводы позволяют считать, что эмбриональное развитие оплодотворенного яйца имеет свои особенности, о которых в настоящее время практически ничего не известно.

Исследования эмбриогенеза Brachionus calyciflorus и Floscularia ringens (также партеногенетические яйца), проведенные автором статьи методом цейтраферной микрокиносъемки, показали, что погружение Д-бластомера происходит на вегетативном полюсе зародыша [15]. Гастрюляция эпиблическая, очень быстрая, с полным зарастанием бластопора. Наиболее длительная четырехклеточная фаза развития сопровождается интенсивным „танцем бластомеров”, очень характерным для эмбриогенеза Nematoda. В средней области зародыша происходит погружение задней вентральной эктодермы, формирующей ункусы, а затем и остальные склериты. На анимальном полюсе образуются ресничная корона и узкая полоса ресничек, ориентированная параллельно анимально-вегетативной оси. Эта ресничная полоса погружается внутрь эмбриона, формируя буккальную трубку. Неоднократное погружение эктодермального материала вдоль вентрального меридиана делает возможным трактовку гастрюляции коловраток как варианта щелевидного бластопора.

Противоречивость существующих данных по эмбриогенезу самих коловраток заставляет чрезвычайно осторожно относиться к сходству развития коловраток и Acanthocephala. В лучшем сравнительно-эмбриологическом анализе группы Nemathelminthes О. М. Иванова-Казас [6] делает вывод о независимом происхождении ее различных классов, включая Rotifera и Acanthocephala, от общего корня, существовавшего среди Plathelminthes. В настоящий момент эта точка зрения наиболее корректна и обоснована. К числу несомненных черт сходства в развитии разных классов Nemathelminthes О. М. Иванова-Казас относит следы спирального дробления и тенденцию к дроблению билатерального типа, доминирование ранней детерминации и эутелии, снижение регенерации и полное отсутствие бесполого размножения [6].

На наш взгляд, этот набор черт сходства могут дополнить тенденция к эпиблической гастрюляции и отторжение эмбрионом собственной эктодермы или ее продуктов. Утрата первичных покровов эмбрионами Nemathelminthes — феномен „биогенетического закона”, сохраняющийся в эмбриогенезе отпечаток крупнейшего филогенетического шага Plathelminthes — смену ресничного покрова, место которого занимает принципиально новый слой — „неодерма”. У плоских и псевдоцеломических червей варианты этого процесса многообразны. Онкосферы цестод отбрасывают ресничный покров корацидия или эмбриофор. Мирации и онкомирации утрачивают ресничные клетки и пояса, формируемые также самим эмбрионом. Более специализированные варианты этого феномена обнаруживают псевдоцеломические черви. Отторжение кутикулы у Nematoda происходит в виде линьки, регулярно повторяющейся, начиная с эмбрионального этапа. У Rotifera этот процесс подобен освобождению цестод от своих эмбриональных покровов. А. С. Богословский [1] детально описал процесс

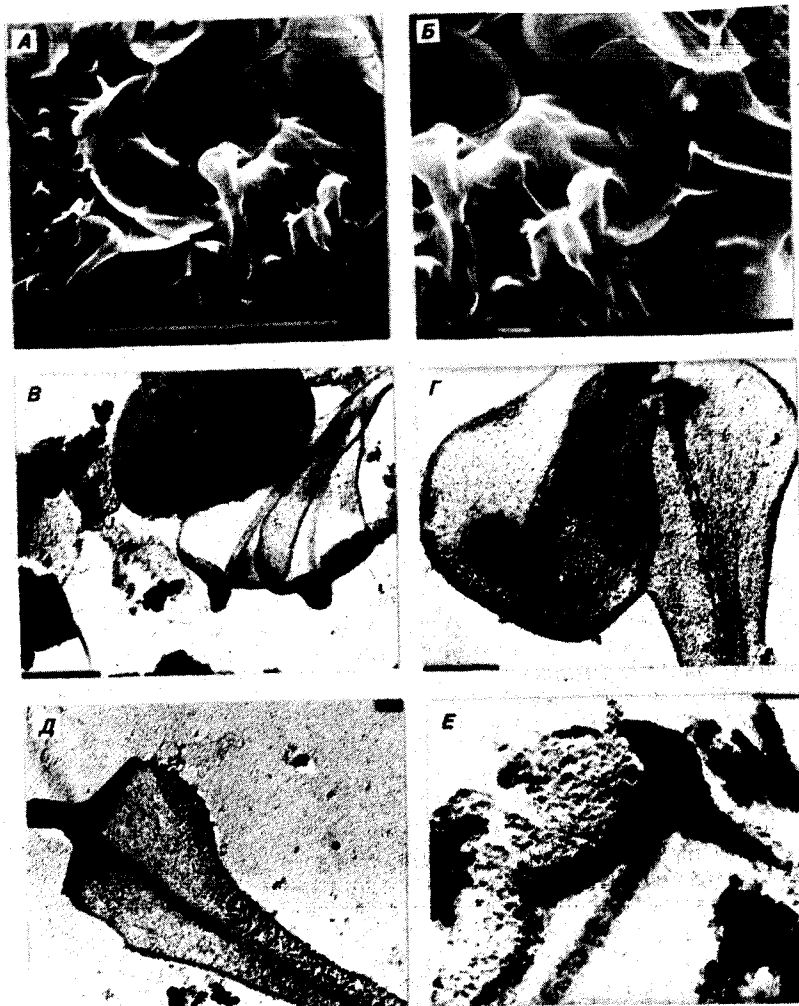


Рис. 16. Строение и дифференциация склеритных чешуй, продуцируемых не-  
одермисом онкосферы *Triclaenophorus podulosus*.

А — онкосфера после мацерации мягких тканей, Б—Д — строение чешуй  
разной степени дифференциации „Т“-типа, Е — формирование дистального зубца.  
А, Б — SEM, В—Е — TEM ( $\times 15\,000$ — $\times 30\,000$ ).

формирования скорлупы покоящегося яйца из эктодермы эмбриона. Позже на ультраструктурном уровне этот феномен был подтвержден [95]. Выход коловратки из скорлупы покоящегося яйца, по существу, — отторжение собственных склеротизированных покровов [23]. Этот факт принципиально важен, так как он очерчивает группу вероятных предков коловраток. Эволюционная смена покровов, в разных вариантах повторяемая эмбриогенезом, свойственна только специализированным паразитическим Plathelminthes, объединяемым на основании этой особенности в единую группу Neodermata [50]. Впервые филогенетическая общность паразитических плоских червей была показана Яницким [56], создавшим „теорию церкомера“. Важным маркером церкомера у большинства этих червей служат эмбриональные склеритные крючья (onchi). Они имеют идентичное строение, и гомологичность их общепринята. Отсутствие данных крючьев у Trematoda, мирациии которых, между тем, имеют склеритные пластинки, стало решающим аргументом для выделения паразитических Plathelminthes с эмбриональными крючьями в обособленный от трематод надкласс Cercomeromorpha [3]. Эмбриональные крючья имеют представители только Neodermata, у которых они формируются эволюционно новыми покровами, заместившими ресничный эпителий турбеллярий.

Специфика склеритного комплекса мастакса и реконструкция общего архетипа коловраток показывает, что склеритно-мышечный модуль, на основе которого строится их челюстной аппарат, наследуется от самих предков. Решение проблем преемственности мастакса в целом решает и проблему происхождения самих коловраток. Если склериты „камерного“ типа и их продольные ассоциации („протосклериты“) вполне обычны и для Turbellaria, то склериты ункусного типа очень специфичны. Они по строению идентичны только эмбриональным крючьям церкомерных червей и не имеют аналогов ни в каких других группах низших Metazoa. Вероятность их гомологии предполагала и сходный установленный для ункусов способ их формирования методом „Т“-образной складки интрацеллюлярной пластинки. Изучение SEM-морфологии склеритов онкосферы подтвердило этот прогноз (рис. 16). Установлено, что традиционно известные три пары эмбриональных крючьев онкосфер цестод составляют малую часть их чешуеподобных склеритов. Крючья онкосфер — наиболее специализированные и склеротизированные из чешуй, но поверхность онкосферы покрывают и другие чешуи, дифференцирующиеся в разной степени. Экстернальные швы, специфические для ункусов, были обнаружены на крючьях онкосфер и онкомирацидиев [10]. С нашей точки зрения, только происхождение коловраток от древних церкомерных червей позволяет объяснить природу ункусов коловраток без фантастических теорий и „гипотетических“ животных.

Общий набор склеритов мастакса, его конструктивная организация и эволюционная судьба (раматызация) сходны только со склеритным фиксаторным аппаратом Monogenea [23]. Эти черви считаются родоначальниками всех других паразитических плоских червей. Происхождение коловраток от морских Monogenea-подобных червей объясняет многие загадочные особенности их организации и биологии, такие, как пресноводность большинства коловраток, эктопаразитизм рано уклонившихся Seisonida, транспозицию мастакса ко рту в ходе дальнейшей эволюции и его эктодермальную природу. Регулярный перенос таких древних эктокомменсальных червей своими активно мигрирующими хозяевами (рыбами, ракообразными) в пресные воды, возрастающая планктотрофность личинок и переход взрослых червей на микрофаговый способ питания вследствие гетерохронии и утраты личиночных стадий — вероятный путь возникновения необычайного архетипа коловраток, совмещающего в себе черты как имагинального червя, так и исчезающего из цикла развития онкомирацидия.

В целом эволюционная замена ресничного покрова турбеллярий неодермой, продуцирующей интрацеллюлярные чешуи, могла стать базисом для всего разнообразия склеритных структур и аппаратов, а также чешуйных и кутикулярных покровов. Эволюция позвоночных имеет аналогичный пример морфологического прогресса, возникшего на морфофункциональной базе чешуйного покрова рыб. Объединение всего разнообразия червей, в том числе и коловраток, развивающихся на основе склеротизации эволюционно новых покровов, в одном надтипе Squamodermata tax et pot. nov. представляется нам целесообразным.

#### Список литературы

1. Богословский А. С. Наблюдения над экологией коловраток // Зап. Большевск. биол. ст. 1935. Вып. 7—8.
2. Богословский А. С. Наблюдения за размножением *Conochiloides coenobasis* Skorikov и установление новой для гетерогонных коловраток физиологической категории самок // Зоол. журн. 1960. Т. 39, № 5.
3. Быховский Б. Е. Онтогенез и филогенетические взаимоотношения плоских паразитических червей // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1937. Вып. 4.
4. Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд-во ЛГУ. 1954.
5. Зенкевич Л. А., Константинов М. И. Движение и двигательный аппарат коловраток // Зоол. журн. 1956. Т. 35, № 3.
6. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск, 1975.
7. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л., 1970.
8. Кутикова Л. А. (Kutikova L. A.) Parallelism in evolution of rotifers // Hydrobiologia. 1983. Vol. 104.
9. Малахов В. В. Нематоды. Строение, развитие, система и филогения. М., 1986.

10. Маркевич Г. И. Ультраструктура хитиноидного вооружения корацидия *Triacnophorus nodulosus* (Pallas, 1781) // ДАН. 1984. Т. 278, № 4.
11. Маркевич Г. И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Челюстной аппарат // Коловратки: Мат-лы 2-го Всесоюз. симпозиума по коловраткам. Л., 1985.
12. Маркевич Г. И. Ультратонкая морфология мастаксов коловраток. I. Bdelloida // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 68.
13. Маркевич Г. И. Оценка функциональной пластичности ресничной короны коловраток // Поведение водных беспозвоночных: Мат-лы 4-го Всесоюз. симпозиума. Рыбинск, 1986.
14. Маркевич Г. И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Локомоция и локомоторное поведение. Фауна и биология пресноводных организмов. Л., 1987.
15. Маркевич Г. И. Функциональная морфология челюстного аппарата коловраток: Автореф. дис... канд. биол. наук. Л., 1987.
16. Маркевич Г. И. Закономерности морфологической эволюции сложных склеритномышечных систем коловраток // Проблемы макроэволюции. М., 1988.
17. Маркевич Г. И. Значение, проблемы и перспективы исследований филогенеза коловраток // Экология и морфология водных беспозвоночных / ИБВВ АН СССР. Борок, 1988. С. 90—136. Деп. в ВИНТИ. 27.09.1988, № 7151—Б88.
18. Маркевич Г. И. Регуляция ресничного биения у коловраток. Простые нервные системы // Простые нервные системы и их значение для теории и практики: Мат-лы 2-й Всесоюз. конф. Л., 1988.
19. Маркевич Г. И. Частотные характеристики ресничного биения у коловраток и других групп пресноводных беспозвоночных // Экология и морфология водных беспозвоночных / ИБВВ АН СССР. Борок, 1988. С. 137—203. Деп. в ВИНТИ. 27.09.1988, № 7151—Б88.
20. Маркевич Г. И. Морфология и принципиальная организация склеритной системы мастакса коловраток // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных организмов. Л., 1989.
21. Маркевич Г. И. Историческая реконструкция филогенеза коловраток как основа построения их макросистемы // Коловратки: Мат-лы 3-го Всесоюз. симпозиума по коловраткам. Л., 1990.
22. Маркевич Г. И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Конструктивная технология и кенематика склеритных систем // Фауна, биология и систематика свободноживущих низших червей. Рыбинск, 1990.
23. Маркевич Г. И. Особенности тонкого строения и развития коловраток и их положения в системе животного царства // Тез. докл. Одесской науч. обл. конф., посвященной 150-летию со дня рождения А. О. Ковалевского. Одесса, 1990.
24. Маркевич Г. И. Филогения коловраток и эволюция их таксономической системы // Фауна, биология и систематика свободноживущих низших червей. Рыбинск, 1990.
25. Маркевич Г. И., Коренева Е. А. К методике подготовки мастаксов коловраток для растровой электронной микроскопии // Зоол. журн. 1981. Т. 60, № 10.
26. Маркевич Г. И., Коренева Е. А. Об особенностях пищевой специализации у брахионид и систематическом положении у *Platylas polyacanthus* // Коловратки: Мат-лы 3-го Всесоюз. симпозиума по коловраткам. Л., 1990.
27. Маркевич Г. И., Кутикова Л. А. (Markevich G. I., Kutikova L. A.) Mastax morphology under SEM its usefulness in reconstructing phylogeny and systematics // Hydrobiologia. 1989. Vol. 186.
28. Старобогатов Я. И. Брахиоцельная (гидроцельная) гипотеза происхождения целомат // Эволюционная морфология беспозвоночных. Л., 1983. Т. 109.
29. Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л., 1985.

30. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1938.
31. Эрман Л. А. Цикломорфоз и питание планктонных коловраток // Зоол. журн. 1962. Т. 41, № 7.
32. Beauchamp P. de. Morphologie et variations de l'appareil rotateur dans la serie des Rotiferes // Arch. Zool. expil. et gen. ser. 1907. Vol. 4, N 6.
33. Beauchamp P. de. Recherches sur les Rotiferes: les formations tegumentaires et l'appareil digestif // Arch. Zool. expil. et gen. ser. 1909. Vol. 4, N 10.
34. Beauchamp P. de. Le developement de *Ploesoma hudsoni* (Imhof) et l'origine des feuillets chez les Rotiferes // Bull. Soc. Zool. France. 1956. Vol. 81, № 5—6.
35. Beauchamp P. de. Classe des Rotiferes // Traite de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie. 1965. Vol. 4, of 3.
36. Berzins B. Notes on the Feeding of some Rotifera // J. Quckett Microscop. Club. ser. 1952. N 3—5.
37. Chapman C., Stebbing A. The modular habit — a recurring strategy // Develop. and Cellular Biol. Cocceniterates. New York, 1980.
38. Clement P. Ultrastructures du systeme osmoregulateur d'un rotifere, *Notommata copeus*. Conclusions physiologiques et phylogenetiques: These Doct. 3<sup>e</sup> cycle. Lyon, 1967.
39. Clement P. Ultrastructures d'un rotifere, *Notommata copeus*. 1. La cellule-flamme. Hypotheses physiologiques // Z. Zellforsch. 1968. Vol. 89.
40. Clement P. Ultrastructures d'un rotifere, *Notommata copeus*. 2. Le tube protonephridien // Z. Zellforsch. 1969. Vol. 94.
41. Clement P. Introduction a la photobiologie des Rotiferes dont le cycle reproducteur est contröle la photoperiode. Approches ultrastructurale et experimentale: These Doct. Etat. Lyon, 1977.
42. Clement P. Ultrastructural research on rotifers // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1977. Bd 8.
43. Clement P. Phylogenetic relationships of rotifers, as derived from photoreceptor morphology and other ultrastructural analyses // Hydrobiologia. 1980. Vol. 73.
44. Clement P., Amsellem J., Cornillac A. M., Luciani A., Ricci C. An ultrastructural approach to feeding behaviour in *Philodina roseola* and *Brachionus calyciflorus* (Rotifers). 1. The buccal velum // Hydrobiologia. 1980. Vol. 73.
45. Clement P., Amsellem J., Cornillac A. M., Luciani A., Ricci C. An ultrastructural approach to feeding behaviour in *Philodina roseola* and *Brachionus calyciflorus* (Rotifers). 2. The oesophagus // Hydrobiologia. 1980. Vol. 73.
46. Clement P., Amsellem J., Cornillac A. M., Luciani A., Ricci C. An ultrastructural approach to feeding behaviour in *Philodina roseola* and *Brachionus calyciflorus* (Rotifers). 3. Cilia and muscles. Conclusions // Hydrobiologia. 1980. Vol. 73.
47. Clement P., Fourniens A. Un appareil excreteur primitif: les protonephridies (*Plathelminthes* et *Nemathelminthes*) // Bull. Soc. Zool. France. 1981. Vol. 106, N 1.
48. Clement P., Wurdak E. L., Amsellem J. Behavior and ultrastructure of sensory organs in rotifers // Hydrobiologia. 1983. Vol. 104.
49. Donner J. Ordnung der *Bdelloides* (Rotatoria, Rädertiere) // Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. Berlin, 1965. Bd 6.
50. Ehlers U. Das Phylogenetische der *Plathelminthes*. Stuttgart; New York, 1985.
51. Fryer G. Sperms in „parthenogenetic“ freshwater gastrotrichs // Nature, 1979. Vol. 280, N 5725.
52. Gilbert G. G., Birky W. Gr., Wurdak E. S. Taxonomic relationships of *Asplanchna brightwelli*, *A. intermedia* and *A. sieboldi* // Arch. Hydrobiol. 1979. Bd 87, H. 2.
53. Gossler O. Funktionsanalysen am Päderorgavon Rotatorien durch optische Verlangsamung // Öster. zool. 1950. Bd 2, H. 5—6.
54. Haffner K. Organisation und systematische Stellung der *Acanthocephalen* // Zool. Anzeiger. 1950. Bd 145.
55. Hymen L. H. The invertebrates: *Acanthocephala*, *Aschelminthes* and *Entoprocta*. The pseudocoelomate *Bilateria*. Toronto; London, 1951. Vol. 4. Ch. 3. *Rotatoria*.
56. Janicki C. Grundlinien einer „Cercomer“ — Theorie zur Morphologie der *Trematoden* und *Cestoden*, Festschr // Z. Zschokke, Basel. 1921. Bd 30.
57. King C. E. Food, age, and the dynamics of a laboratory population of rotifers // Ecology, 1967. Vol. 48.
58. Knight-Jones E. W. Relations between Metachronism and the direction of ciliary beat in *Metazoa* // Quart. Microscop. Sci. 1954. Vol. 95, N 4.
59. Koehler J. K., Hayes T. L. The Rotifer Jaw: A Scanning and Transmission Electron Microscope Study. 1. The Trophi of *Philodina acuticornis odiosa* // J. Ultrastr. Res. 1969, N 27.
60. Koehler J. K., Hayes T. L. The Rotifer Jaw: A Scanning and Transmission Electron Microscope Study. 2. The Trophi of *Asplanchna sieboldi* // J. Ultrastr. Res. 1969. N 27.
61. Kolisko A. Über *Conochilus unicornis* und seine Koloulebildung // Int. Rev. ges. Hydrobiol., Hydrogr. 1939. Vol. 39.
62. Koste W. Das Rädertier-Porträt. *Selson anulatus*, ein Ektoparasit des marinen Krebses *Nebalia* // Mikrokosmos. 1975. N 11.
63. Lange A. Unsere gegenwärtige Kenntnis von den Fortpflanzungs—Verhältnissen der Rädertiere // Int. Rev. ges. Hydrobiol., Hydrogr. 1913. Vol. 6.
64. Lechner M. Untersuchungen zur Embryonalentwicklung des Rädertieres *Asplanchna girodi* de Guerne // Roux' Archiv Entw. Mech. 1966. Bd 257.
65. Lorenzen S. Phylogenetic aspects of pseudocoelomate evolution. The origins and relationships of lower invertebrates // The Syst. Ass. 1985. Spec. vol. 28.
66. Martini E. Studien über die Konstanz histologischer Elemente. 2. *Hydatina senta* // Z. wiss. Zool. 1912. Bd 102.
67. Mattern C. F. T., Daniel W. A. The flame-cell of rotifer. Electron microscop observations of supporting rootlet structures // J. Cell. Biol. 1966. Vol. 29.
68. Maynard Smith I. The evolution of sex. Cambridge; London; New York; Melbourne, 1978.
69. Meyer A. *Acanthocephala* // Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Vermes. Leipzig, 1929—1933. Bd 4, H. 2.
70. Nachtwey R. Untersuchungen über die Keimbahn, Organogenese und Anatomie von *Asplanchna priodonta* Gosse // Z. wiss. Zool. 1925. Bd 126.
71. Nielsen C. Larval ciliary bands and metazoan phylogeny // Z. zool. Syst. und Evolutionsforsch. 1979. Ser. B. N 1.
72. Pejler B. On variation and evolution in planctonic *Rotatoria* // Zool. Bidrag fran Uppsala. 1957. Vol. 32.
73. Plasota K., Plasota M. The determination of the chromosome number of *Habrotrocha rosa* Donner, 1949 // Hydrobiologia. 1980. Vol. 73.
74. Pourriot R. Sur la nutrition des Rotiferes a partir des Algues d'eau douce // Hydrobiologia, 1957. Vol. 9.
75. Pourriot R. Food and feeding habits of *Rotifera* // Arch. Hydrobiol. 1977. Bd 8.
76. Pray P. A. Studies of the early development *Monostyla cornuta* Müller // Trans. Amer. Microscop. Soc. 1965. N 84.
77. Remane A. Rotatorien // Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vermes. Leipzig, 1929—1933. Bd 4, H. 2.
78. Remane A. Morphologie als Homologienforschung // Zool. Anzeiger. 1954. Suppl. 18.
79. Remane A., Storch V., Welsch V. Systematische Zoologie. Stuttgart; Iena, 1976.
80. Rubenstein D. L., Koehl M. A. The mechanisms of filter feeding: some theoretical considerations // Am. Nat. 1977. N 3.
81. Ruttner-Kolisko A. The Interrelationships of the *Rotatoria* // The Lower Metazoa. Berkeley; Los Angeles, 1963.

82. Salt G. W., Sabbadini G. F., Commins M. L. Trophic morphology relative to food habits in six species of rotifers (*Asplanchnidae*) // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1978. N 97.
83. Schramm U. Das Protonephridium eines *Rotators*. Ein der Niere funktionell vergleichbares Ausscheidungsorgan // Anat. Anz., 1979. Bd 146. T. 2.
84. Starkweather P. L. Aspect of the feeding behavior and trophic ecology of suspension-feeding rotifers // Hydrobiologia. 1980. Vol. 73.
85. Storch V. Contributions of comparative ultrastructural research to problems of invertebrate evolution // Amer. Zool. 1979. Vol. 19, N 2.
86. Tannreuther G. W. The development of *Asplanchna ebbesborni* (Rotifer) // J. Morphol. 1920. Vol. 33.
87. Wallace R. L., Colbarn R. A. Phylogenetic relationships within phylum Rotifera: orders and genus *Notholca* // Hydrobiologia. 1989. Vol. 186—187.
88. Wallace R. L., Snell T. W. *Rotifera* // Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. New York, 1991.
89. Warner F. D. The fine structure of the protonephridia in the rotifer *Asplanchna* // J. Ultrastr. 1969. Vol. 29.
90. Weiss M. J., Levy D. P. Sperm in „partenogenetic“ freshwater gastrotrichs // Science. 1979. Vol. 205, N 4403.
91. Wesenberg-Lund G. Biologie der süßwassertiere. Wirbellose Tiere. Wien, 1939.
92. Wright H. G. S. Capture of food by Collothecid *Rotatoria* // J. Quekett Microscop. Club. 1958. Vol. 4, N 5.
93. Wulfert K. On the feeding habits of the *Rotatoria* // Microscop. 1956. Vol. 10, N 12.
94. Wurdak El., Clement P., Amselem J. Sensory receptors involved in the feeding behaviour of the rotifer *Asplanchna brightwelli* // Hydrobiologia. 1983. Vol. 104.
95. Wurdak E., Gilbert G. G., Gage R. Resting egg ultrastructure and formation of the in *Asplanchna sieboldi* and *Brachionus calyciflorus* // Arch. Hydrobiol. 1977. Bd 8.
96. Zelinka C. Studien über Rädertiere. 3. Zur Entwicklungsgeschichte der Rädertiere nebst Bemerkungen über die Anatomie und Biologie // Z. wiss. Zool. 1892. Bd 52.

УДК 595.132

В. Г. Гагарин

## СВОБОДНОЖИВУЩИЕ НЕМАТОДЫ ВОДОЕМОВ О. САХАЛИН

В устье р. Тымь, небольшом озере и четырех минеральных источниках, расположенных на территории Северного Сахалина, обнаружено 39 видов нематод, из них 7 — новые для науки. Приведены полное морфологическое описание и рисунки новых для науки и редких видов, а также краткие морфологические данные и сведения по экологии остальных.

Сведения о нематодофауне водоемов о. Сахалин довольно скудные. Имеются всего три публикации [1—3], в которых приводятся данные о встречаемости в устьях мелких рек и в оз. Тунайча (Южный Сахалин) 10 видов червей: *Adoncholaimus islandicus* Kreis, 1963, *Tripyla glomerans* Bastian, 1865, *Tobrilus gracilis* (Bastian, 1865), *Raritobrilus steineri* (Micoletzky, 1925), *Mononchus truncatus* Bastian, 1865, *Dorylaimus stagnalis* Dujardin, 1845, *Deontolaimus papillatus* de Man, 1880, *Leptolaimus papilliger* de Man, 1876, *L. longispiculus* Alekseev et Rassadnikova, 1977, *L. fluvialis* Alekseev, 1981. Последний был описан как новый для науки именно из этих водоемов.

Материалы для настоящей статьи послужили пробы, любезно предоставленные для обработки В. И. Бисеровым. Пробы взяты из шести водоемов Северного Сахалина. Одна проба отобрана в устье р. Тымь (вблизи пос. Горячие Ключи), вторая — в литорали озера, расположенного на берегу Луньского залива, четыре пробы — в минеральных источниках, расположенных вблизи пос. Горячие Ключи. Вода источников имела разный минеральный состав и разную температуру. В источниках № 1 и № 2 вода на вкус была пресной, в источнике № 1 с температурой 40—45 °С. В источниках № 3 и № 4 вода была холодной, горькой на вкус, с запахом сероводорода. Пробы везде отбирали с берега сачком (газ № 65), фиксировали 2—4 %-ным формалином. Определение и промеры нематод проводили на временных глицериновых препаратах, подкрашенных метиленовой синькой. Голотипы препаратов новых видов хранятся в коллекции лабора-

© В. Г. Гагарин



тории биологии и систематики водных животных ИБВВ РАН (пос. Борок, Ярославская обл.).

Обнаружено 39 видов нематод из 8 отрядов, из них 7 — новые для науки (см. таблицу). Из 10 видов, ранее зарегистрированных на острове, найдены 4: *Dorylaimus stagnalis*, *Tobrilus gracilis*, *Mononchus truncatus*, *Leptolaimus longispiculus*. Все виды относятся к четырем экологическим группам согласно их основному обитанию в том или ином типе водоемов или биоценозе: пресном или солоноватом водоеме, сапробионте, тканях растений (см. таблицу). Деление это в какой-то мере условно. Так, *Tobrilus gracilis*, один из наиболее распространенных пресноводных видов, встречается также и в солоноватых водах [21]. *Monhystella paramacrura* наиболее часто и в большом количестве отмечается в минеральных источниках, но изредка заселяет и пресноводные биоценозы [19]. *Diplogaster rivalis* тяготеет к водоемам, загрязненным естественной разлагающейся органикой и, в

Таблица

Видовой состав нематод

Вид	Экологическая группа вида	р. Тьма	Озеро	№ источника			
				1	2	3	4
Отр. Enoplida							
<i>Prismatolaimus dolichurus</i> de Man, 1880	Пресноводный	—	+	—	—	—	—
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bastian, 1865)		+	+	+	+	—	
<i>T. helveticus</i> (Hofmaenner, 1914)		—	+	—	—	—	
<i>Semitobrilus gagarini</i> (Ebsary, 1982)		—	—	+	—	—	
<i>Peritobrilus nothus</i> (Gagarin, 1989)	Солоноватоводный	+	—	—	—	—	
<i>Brevitobrilus stefanski</i> (Micoletzky, 1925)		⊕	—	—	—	—	
<i>Neotobrilus longus</i> (Ledy, 1852)		+	—	—	—	—	
<i>Epitobrilus allophysis</i> (Steiner, 1919)		+	—	—	—	—	
<i>Adoncholaimus brevispiculus</i> Gagarin sp. n.	Солоноватоводный	—	⊕	+	—	—	
<i>Pseudoncholaimus neglectus</i> Tsololichin, 1982		—	—	—	⊕	+	
<i>Anoplostoma viviparum</i> (Bastian, 1865)		—	—	—	—	+	
		—	—	—	—	+	

Продолжение таблицы

Вид	Экологическая группа вида	р. Тьма	Озеро	№ источника			
				1	2	3	4
Отр. Mononchida							
<i>Mononchus truncatus</i> Bastian, 1865	Пресноводный	—	+	—	—	—	—
<i>M. tunbridgensis</i> Bastian, 1865		+	—	—	—	—	—
Отр. Dorylaimida							
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin, 1848	Пресноводный	+	—	+	—	—	—
<i>Mesodorylaimus micans</i> Gagarin sp. n.		—	—	+	+	—	—
<i>Calodorylaimus sachalinus</i> Gagarin sp. n.	Солоноватоводный	+	—	—	—	—	—
<i>Eudorylaimus lindbergi</i> Andrassy, 1960		+	—	—	—	—	—
Отр. Monhysterida							
<i>Monhystera stagnalis</i> Bastian, 1865	Солоноватоводный	+	—	—	—	—	—
<i>Eumonhystera filiformis</i> (Bastian, 1865)		+	—	+	+	—	—
<i>E. dispar</i> (Bastian, 1865)		+	—	—	—	—	—
<i>E. serena</i> Gagarin sp. n.		+	—	—	—	—	—
<i>Monhystrella paramacrura</i> (Meyl, 1954)	Пресноводный	—	—	⊕	+	+	⊕
<i>Daptonema aquaedulcis</i> (Gagarin, 1987)		+	—	—	—	+	+
<i>Diploalaimella ocellata</i> (Bütschli, 1874)	Солоноватоводный	—	—	+	+	+	+
<i>Megadesmolaimus robustus</i> Gagarin sp. n.		—	—	—	—	+	+
Отр. Araeolaimida							
<i>Leptolaimus longispiculus</i> Alekseev, Rassadnikova, 1977	Пресноводный	—	—	—	—	+	—
<i>Parodontophora quadrasticha</i> (Stekhoven, 1950)		—	—	—	—	+	—
<i>Chronogaster typicus</i> (de Man, 1921)		—	—	+	—	—	—
<i>Plectus cirratus</i> Bastian, 1865		+	+	+	—	—	—
<i>P. tenuis</i> Bastian, 1865	Солоноватоводный	—	+	—	—	—	—
<i>Dichromadora geophila</i> (de Man, 1876)		—	—	—	—	+	+
<i>Chromadorita mirabile</i> Gagarin sp. n.		+	—	—	+	⊕	+
<i>Spilophorella intermedia</i> Gagarin, Lemsina, 1982		+	—	—	—	—	—

Продолжение таблицы

Вид	Экологическая группа вида	р. Тымь	Озеро	№ источника			
				1	2	3	4
Отр. Rhabditida							
<i>Pelodera</i> sp.	Сапробионт	—	—	—	—	—	+
<i>Panagrolaimus thienemanni</i> Hirschmann, 1952		—	—	—	—	—	+
Отр. Diplogasterida							
<i>Diplogaster rivalis</i> (Leydig, 1854)		—	—	—	—	—	+
<i>Mononchoides intermedius</i> Gagarin, sp.n.		+	—	—	—	—	—
Отр. Tylenchida							
<i>Eutylenchus africanus</i> Sher et al., 1966	Фитогельминт	—	—	—	+	—	—
<i>Hirschmanniella</i> sp.		+	—	—	—	—	—
Число видов		19	6	11	8	10	11

Примечание. Знак минус означает, что вид отсутствует, знак плюс — вид имеется, а знак ⊕ — вид доминирует.

частности, сбросами бытовых или промышленных вод, но встречается и в экологически чистых водоемах [6].

Наибольшее количество видов (19) найдено в р. Тымь, где преобладают пресноводные формы — 14 видов. Присутствие незначительного числа солоноватых форм (3 вида) объясняется миграцией червей из прибрежных мелководий моря.

Наиболее бедна фауна в озере — 6 видов, при этом доминирует один вид, *Adoncholaimus brevispiculus* (82 % общей численности червей). Хотя все известные виды рода *Adoncholaimus* — морские или солоноватоводные формы, данный вид явно адаптирован к обитанию в пресной воде. Во-первых, в озере найдены только пресноводные формы червей, что говорит о слабой минерализации воды. Во-вторых, особи *A. brevispiculus* встречены еще только в источнике с пресной водой (источник № 1), но отсутствовали в источниках с сильно минерализованной водой (источники № 3 и № 4).

Обследованные источники по составу нематод четко делятся на две группы. В источниках № 1 и № 2 преобладали пресноводные формы червей, в № 3 и № 4 — солоноватоводные, на основании чего можно предположить, что в первых двух вода слабо минерализованная, а во вторых — сильно минерализованная.

Кроме того, присутствие в источнике № 4 трех сапробиотических видов нематод косвенно говорит о его загрязнении. Два вида, *Monhystrella paramacrura* и *Diplolaimella ocellata*, обнаружены во всех четырех источниках. Поэтому можно предположить, что эти виды специфичны для источников.

Ниже приводится краткая морфологическая характеристика выявленных видов и описание новых для науки.

1. *Prismatolaimus dolichurus* de Man, 1880.

Материал: 1 ♀ из озера.

Описание. К сожалению, хвост у червя был оборван. Ширина области губ 15 мкм<sup>1</sup>. Десять головных щетинок, длина более крупных из них 7. Размеры стомы 12 × 7. Длина пищевода 258. Яичники парные, с загибом.

Распространение. В России и сопредельных странах обычен [6, 18]. В пресной воде, мху, влажной почве.

2. *Tobrilus gracilis* (Bastian, 1865).

Материал: ♂, 4 juv из р. Тымь, 2 juv из озера, 2 juv из источника № 1, 4 juv из источника № 2, 1 juv из источника № 3.

Описание. ♂  $L = 1.77$  мм,  $a = 23.6$ ,  $b = 5.62$ ,  $c = 11.41$ . Ширина области губ 27. Длина более крупных головных щетинок 9. Длина пищевода 315, длина хвоста 155, хв/ан=3.7. Шесть суплементарных органов. Длина спикул 39.

Распространение. Широко распространен в пресных водоемах России и сопредельных стран [6, 18], встречается и в солоноватых [21].

3. *Tobrilus helveticus* (Hofmaenner, 1914).

Материал: 1 ♀ из источника № 1.

Описание. ♀  $L = 1.85$  мм,  $a = 29.4$ ,  $b = 5.96$ ,  $c = 8.71$ ,  $V = 43.96$  %. Ширина области губ 24. Длина более крупных головных щетинок 7. Длина пищевода 311, длина хвоста 213, хв/ан = 5.4.

Распространение. Обычен в пресных водах России и сопредельных стран [6, 18].

4. *Semitobrilus gagarini* (Ebsary, 1982).

Материал: ♂, ♀ 3 juv из источника № 1, ♀ из источника № 2.

Описание. ♂  $L = 1.84$  мм,  $a = 33.4$ ,  $b = 5.40$ ,  $c = 7.71$ . 2 ♀♀  $L = 2.18, 1.92$  мм,  $a = 27.0, 23.7$ ,  $b = 6.78, 6.38$ ,  $c = 5.67, 6.47$ ,  $V = 51.92, 45.18$  %. Ширина области губ 26—29. Длина более крупных головных щетинок 11—13. Биокристаллы в полости тела многочисленны. Длина пищевода 301—340. Длина хвоста самок 297, 385, хв/ан самок 8.5, 9.2. Размеры яйца 56

<sup>1</sup> Далее, где не указано, размеры даны в микрометрах.

× 36. Длина хвоста самца 238, хв/ан самца 6.1. Шесть очень плохо выраженных супплементарных органов. Длина спикул 81, длина руляка 14.

Распространение. Бассейн рек Волги [6—8, 12], Днепра [17].

5. *Peritobrilus nothus* (Gagarin, 1989).

Материал: ♂, 11 juv из р. Тымь.

Описание. ♂  $L = 1.47$  мм,  $a = 25.6$ ,  $b = 5.83$ ,  $c = 13.47$ .

Биокристаллы в полости тела многочисленны. Ширина области губ 25. Размеры более длинных головных щетинок 7. Длина пищевода 286. Длина хвоста 131, хв/ан = 3.0. Супплементарных органов 6. Длина спикул 34.

Распространение. В европейской части России обычен [12, 13].

6. *Brevitobrilus stefanskii* (Micoletzky, 1925).

Материал: 37 ♂♂, 27 ♀♀, 81 juv из р. Тымь.

Описание. 10 ♀♀  $L = 1.70...1.92$  (1.79) мм,  $a = 21.9...27.8$  (24.7),  $b = 5.14...6.055$  (5.60),  $c = 9.65...10.67$  (10.00),  $V = 39.20...45.38$  (42.95) %. 5 ♂♂  $L = 1.69...1.966$  (1.77) мм,  $a = 23.4...26.2$  (24.9),  $b = 5.23...5.97$  (5.79),  $c = 12.88...15.19$  (14.21). Ширина области губ 27—31. Длина более крупных головных щетинок 6—8. Длина пищевода самок 296—353 (320), самцов 270—345 (308). Длина хвоста самок 165—188 (179), хв/ан = 4.07...4.68 (4.39). Длина хвостов самцов 114—132 (125), хв/ан = 2.93...3.11 (3.03). Размеры яиц 56—62 × 40—57. Супплементарных органов 6. Длина спикул 35—39 (38).

Экземпляры из реки отличаются от типовых более крупными размерами тела, более длинными спикулами, относительно более коротким хвостом. Морфологически они более близки к червям из оз. Плещеево [11].

Распространение. Повсеместен в пресных водах [6, 18, 21].

7. *Neotobrilus longus* (Leidy, 1852).

Материал: 1 ♀, 8 juv из р. Тымь.

Описание. ♀  $L = 2.12$  мм,  $a = 21.6$ ,  $b = 5.20$ ,  $c = 9.96$ ,  $V = 48.94$  %. Биокристаллы в полости тела отсутствуют. Ширина области губ 31. Длина более крупных головных щетинок 14. Длина пищевода 408. Размеры яйца 63 × 45. Длина хвоста 213, хв/ан = 4.2.

Распространение. Широко распространен в пресных водоемах России и сопредельных стран [6, 18].

8. *Epitobrilus allophysis* (Steiner, 1919).

Материал: 6 ♀♀, 2 juv из р. Тымь.

Описание. 4 ♀♀  $L = 1.34...1.68$  (1.55) мм,  $a = 18.6...23.7$  (20.7),  $b = 4.11...4.58$  (4.26),  $c = 7.24...8.30$  (7.59),  $V = 46.19...51.49$  (48.98) %. Биокристаллы в полости тела отсутствуют. Ширина области губ 30—31. Длина более крупных головных щетинок 14—15. Длина пищевода 326—401 (366). Размеры яиц 90—125 × 55—67. Длина хвоста 185—221 (205), хв/ан = 4.52...6.14 (5.22).

Распространение. Широко распространен в пресных водоемах европейской части России [13].

9. *Adoncholaimus brevispiculus* Gagarin sp. n. (рис. 1 А—В).

Материал: 6 ♀♀, 3 ♂♂, 43 juv из озера, 1 ♀ из источника № 1.

Описание. Голотип ♂ (препарат 0з—3).  $L = 3.91$  мм,  $a = 36.2$ ,  $b = 5.49$ ,  $c = 18.36$ . Паратипы: 6 ♀♀  $L = 3.67...4.55$  (3.88) мм,  $a = 27.9...34.7$  (30.6),  $b = 5.10...6.06$  (5.56),  $c = 13.85...16.32$  (15.19),  $V = 46.81...54.23$  (51.29) %. 2 ♂♂  $L = 3.74, 3.90$  мм,  $a = 34.0, 36.1$ ,  $b = 5.55, 5.65$ ,  $c = 19.81, 16.25$ .

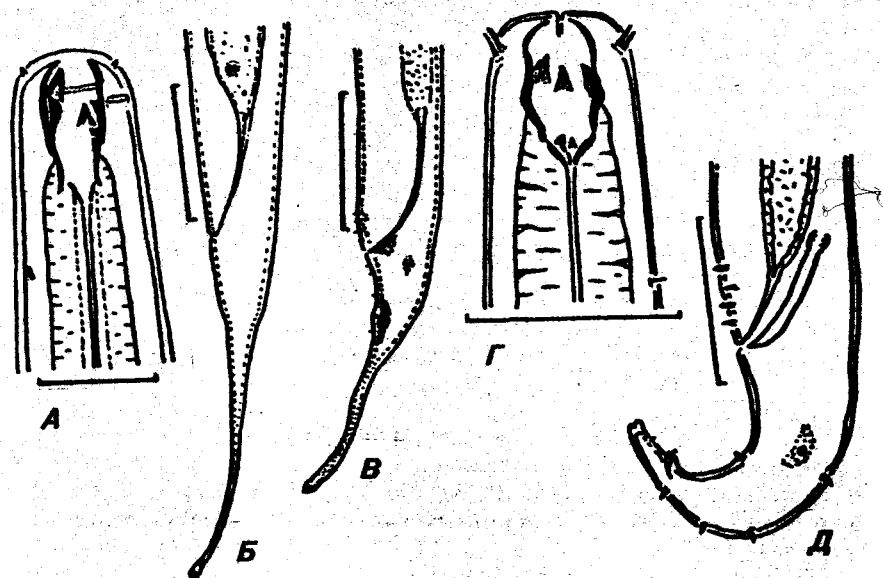


Рис. 1. Детали строения *Adoncholaimus brevispiculus* Gagarin sp. n. (А—В) и *Pseudoncholaimus neglectus* Tsalolichin, 1982 (Г—Д). А — голова самки; Б — хвост самки; В, Д — хвост самца; Г — голова самца. Масштаб, мкм: А, Г, Д — 50; Б, В — 100.

Относительно крупные и толстые черви. Кутикула тонкая и гладкая. Ширина области губ 38—42. Головные щитки очень короткие, в форме крупных папилл. Размеры стомы 48—55 × 23—27. В стоме три зуба, причем правый субвентральный крупнее двух других. Отверстия амфидов локализируются примерно на уровне вершин более мелких зубов. Пора ренетты расположена от переднего края тела на расстоянии, равном 1.7—2.3 длины стомы. Длина пищевода самок 657—750 (698), самцов 675—713 (693). В матках половозрелых самок находятся 3—7 синхронных яиц размерами 83—95 × 60—70. Трубочатый орган (система де Мана) адонхоляймоидного типа, вариант А по классификации О. И. Белогурова и Л. С. Белогуровой [4]. Четыре терминальные протоки открываются попарно латероventрально и латеродорзально на расстоянии, равном 1.2—2.3 (1.8) анальным диаметрам тела от ануса. Длина хвоста самок 225—281 (256), хв/ан = 3.5...4.4 (3.9). Терminus хвоста вооружен двумя короткими щетинками. Длина спикул 107—113 (110), что равно 1.6 диаметра тела в области клоаки. Рулек простой, длиной 20—24. Перед анусом расположены 7—8 крепких щетинок, на хвосте 6—8 таких же щетинок и одна крупная папилла. Длина хвоста самцов 189—240 (214), хв/ан = 2.8...3.6 (3.2).

Дифференциальный диагноз. По наличию на хвосте у самцов папиллы новый вид близок к *A. thalassophygas* (de Man, 1876) и *A. aralensis* Filipjev, 1924. Отличается от них тем, что у самок терминальные протоки трубчатого органа открываются значительно ближе к анальному отверстию и спикулы более короткие (относительно диаметра тела в области клоаки и относительно длины хвоста).

Этимология. Видовое название означает „короткоспикулевый“ (лат.).

10. *Pseudoncholaimus neglectus* Tsalolichin, 1982 (рис. 1 Г, Д).  
Материал: 4 ♂♂, 2 ♀♀, 24 juv из источника № 3, 1 juv из источника № 4.

Описание. 3 ♂♂  $L = 3.97...4.08$  (4.03) мм,  $a = 61.1...80.6$  (72.9),  $b = 7.99...9.39$  (8.66),  $c = 43.66...56.63$  (51.34). 2 ♀♀  $L = 3.47, 4.11$  мм,  $a = 55.92, 47.24$ ,  $b = 7.46, 8.06$ ,  $c = 30.41, 34.25$ ,  $V = 63.17, 67.88$  %. Ширина головы 30—32. Длина головных щетинок 7—8. Размеры стомы 30—36 × 18—21. Расстояние от переднего конца тела до экскреторной поры 70—90. Длина пищевода 430—510. В матке у половозрелых самок до 15 синхронных яиц размером 95—105 × 72—75. Длина хвоста самок 112, 114, хв/ан = 2.9, 3.2. Длина хвоста самцов 75—91, хв/ан = 1.7...2.2. Длина спикул 35—41. На хвосте самцов примерно в 2/3 его длины расположена крупная папилла.

Распространение. Редкий солоноватоводный вид. Известен только из Монголии [22].

11. *Anoplostoma viviparum* (Bastian, 1865).

Материал: 1 ♂ из источника № 4.

Описание. ♂  $L = 1.65$  мм,  $a = 26.3$ ,  $b = 5.52$ ,  $c = 9.70$ . Ширина области губ 10. Десять головных щетинок, длина более крупных из них около 10. Глубина стомы 13. Отверстия амфидов расположены на расстоянии 24 от переднего края тела. Длина пищевода 300. Длина хвоста 170, хв/ан = 5.7. Длина спикул 75.

Распространение. Широко распространен в морских и солоноватоводных водоемах. Известен из Каспия [23].

12. *Mononchus truncatus* Bastian, 1865.

Материал: 1 ♀ из озера.

Описание. ♀  $L = 1.5$  мм,  $a = 21.2$ ,  $b = 3.44$ ,  $c = 5.58$ ,  $V = 54.18$  %. Ширина области губ 27. Размеры стомы 42 × 15. Длина пищевода 438. Длина хвоста 270, хв/ан = 6.

Распространение. Широко распространен в пресных водоемах России и сопредельных стран [6, 18].

13. *Mononchus tunbridgensis* Bastian, 1865.

Материал: 2 ♀♀, 6 juv из р. Тымь.

Описание. 2 ♀♀  $L = 1.48, 1.53$  мм,  $a = 27.9, 21.6$ ,  $b = 4.88, 5.03$ ,  $c = 11.55, 9.30$ ,  $V = 56.32, 54.82$  %. Ширина области губ 15 и 16. Размеры стомы 18—21 × 8—9. Длина пищевода 303 и 305. Размеры яйца 68 × 41. Длина хвоста 128, 165; хв/ан = 4.0, 4.1.

Распространение. Крайне редок [6, 18].

14. *Dorylaimus stagnalis* Dujardin, 1848.

Материал: ♀, 9 juv из р. Тымь, 2 juv из источника № 1.

Описание. ♀  $L = 6.44$  мм,  $a = 34.3$ ,  $b = 5.13$ ,  $c = 19.34$ ,  $V = 45.45$  %. Ширина области губ 27. Длина копыя 59, длина продолжения копыя 60. Длина пищевода 1260. Диаметр тела в области ануса 72. Длина ректума 105, длина преректума 432. Длина хвоста 222, хв/ан = 4.6.

Распространение. Обычен в пресных водоемах России [6, 18].

15. *Mesodorylaimus micans* Gagarin sp. n. (рис. 2 В—Е).

Материал: 7 ♂♂, 9 ♀♀, 21 juv из источника № 1, 2 juv из источника № 2.

Описание. Голотип ♀ (препарат Ми—1.2).  $L = 1.39$  мм,  $a = 26.8$ ,  $b = 5.30$ ,  $c = 13.27$ ,  $V = 46.23$  %. Паратипы: 8 ♀♀  $L = 1.26...1.54$  (1.40) мм,  $a = 25.6...36.9$  (29.2),  $b = 5.01...5.93$  (5.39),  $c = 12.29...19.40$  (14.44),  $V = 45.39...48.88$  (47.06) %. 7 ♂♂  $L = 1.13...1.33$  (1.23) мм,  $a = 26.28...39.18$  (32.96),  $b = 4.43...4.95$  (4.76),  $c = 53.81...78.35$  (62.21). Тело червей при фиксации часто изогнуто вентрально. Кутикула гладкая, без поперечной кольча-

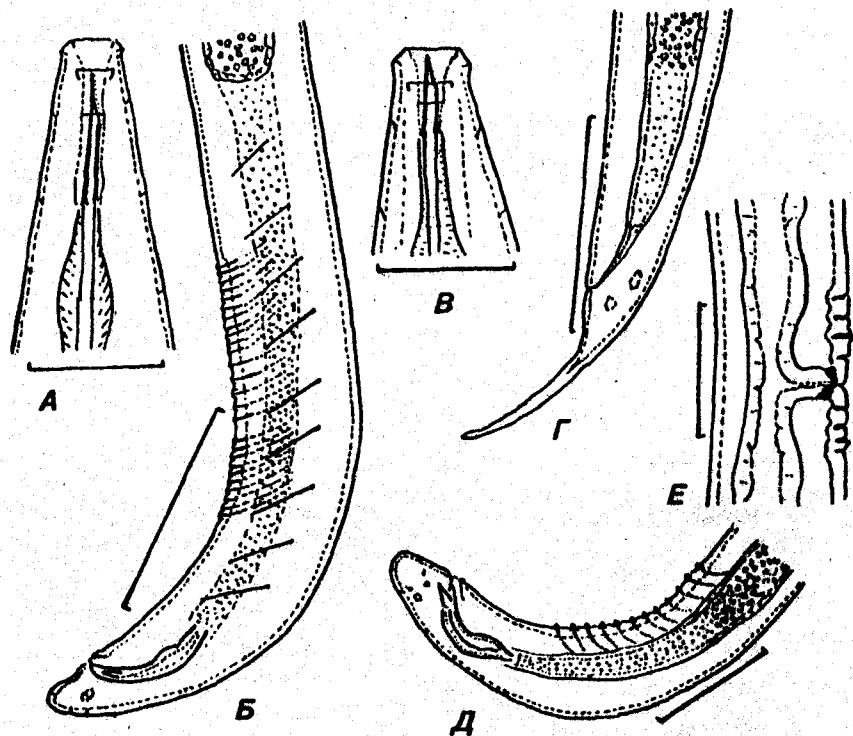


Рис. 2. Детали строения *Calodorylaimus sachalinus* Gagarin sp. n. (А, Б) и *Mesodorylaimus ticans* Gagarin sp. n. (В—Е).

А, Б — голова самца; В, Д — хвост самца; Г — хвост самки; Е — тело в области вульвы.

Масштаб, мкм: А, В — 25; Б, Г — 100; Д, Е — 50.

тости и продольных ребер. Область губ слегка обособлена от контуров тела, но без резкой перетяжки. Ширина области губ 11—12. Отверстия амфидов расположены в основании губ. Копье стройное, длиной 13—15, отверстие копья занимает 1/3 его длины. Длина продления копья 20—23. Ведущее кольцо простое. Длина пищевода самок 238—281 (261), длина пищевода самцов 235—270 (252). Самки дидельфные, яичники загнутые. Вульва в форме поперечной щели, с треугольными кутикулизованными телами. По обе стороны ее имеются кутикулярные поры, реже

папиллы. Вагина занимает примерно половину диаметра тела. Размеры яиц 75—90 × 33—45. Хвост самок часто вентрально загнут. Его длина у самок 70—109 (100), хв/ан = 3.6...5.6 (4.7).

Самцы немного мельче самок. Преректум самцов относительно короткий, всегда начинается в области супплекментарных органов. Его длина 128—158 (141). Длина спикул 34—39 (35). Боковые ведущие отростки спикул довольно крупные, выступают за пределы спикул. Супплекментарные органы сравнительно крупные, в числе 11—14 (12). Хвост короткий, тупо округлый, длиной 18—22. На хвосте 3—4 пары папилл и 3—4 пары кутикулярных пор.

Дифференциальный диагноз. Вид наиболее близок к *M. imperator* Loof, 1975. Отличается от него следующими морфологическими признаками. Кутикула гладкая, не имеет внешней и внутренней поперечной кольчатости, которая наблюдается у *M. imperator*. Вульва локализуется ближе к переднему краю тела (*M. imperator*:  $V = 50...55$  (52) %). Пищевод относительно более короткий (*M. imperator*:  $\varphi \varphi$   $b = 3.9...4.8$  (4.3)); яйца более мелкие (*M. imperator*: размеры яиц 94—107 × 38—40); спикулы более короткие (*M. imperator*: длина спикул 49—56).

Этимология. Видовое название означает „удивительный“ (лат.).

16. *Calodorylaimus sachalinus* Gagarin sp. n. (см. рис. 2, А, Б).

Материал: 2 ♂♂, 40 juv из р. Тымь.

Описание. Голотип ♂ (препарат Ты-11).  $L = 2.21$  мм,  $a = 32.5$ ,  $b = 4.66$ ,  $c = 95.96$ . Паратип ♀  $L = 2.24$  мм,  $a = 30.3$ ,  $b = 4.53$ ,  $c = 97.52$ . Кутикула гладкая, поперечная кольчатость и продольные ребра отсутствуют. Область губ не обособлена от контуров тела, диаметром 12. Копье длинное, тонкое, длиной 23,24; отверстие занимает 1/3 его длины. Ведущее кольцо простое. Отверстия амфидов широкие, занимают более половины соответствующей ширины тела. Длина пищевода 495, 474, она резко расширяется в задней трети. Кардий мускулистый, вытянуто-треугольный. Спермии продолговатые, длиной около 15—16. Супплекментарные органы плотно расположены в двух группах. В первой, ближней от клоаки, группе 10—11 органов, во второй — 11—12. Между группами свободно расположены 4—5 органов. Первый из клоаки супплекментарный орган лежит выше уровня спикул. У одного самца было 26 органов (10—5—11), у второго 27 (11—4—12). Спикулы дорилаймоидные, длиной 51, 52. Преректум длиной 165, 162, начинается на расстоянии 47—52 от последнего (от клоаки) супплекментарного органа. Хвост самцов ко-

роткий, округлый, длиной 23, несет 3—4 пары папилл, а на вентральной стороне, вблизи клоаки, хорошо заметную выемку.

Дифференциальный диагноз. Вид близок к *C. indicus* Ahmad et Jajrajuri, 1982. Отличается от него более крупной спиккулой (*C. indicus*: длина спиккулы 40—46) и большим числом суплементарных органов (*C. indicus*: 20—22 органа).

Этимология. Назван по названию острова (Сахалин).

17. *Eudorylaimus lindbergi* Andrassy, 1960.

Материал: 1 ♀ из р. Тымь.

Описание. ♀  $L = 2.09$  мм,  $a = 23.2$ ,  $b = 4.48$ ,  $c = 23.17$ ,  $V = 43.88$  %. Ширина области губ 15. Длина копы 16, длина продолжения копы 14. Длина пищевода 465. Диаметр тела в области ануса 39, длина преректума 93, длина ректума 9, хв/ан = 2.3.

Распространение. Довольно часто встречается в водоемах России и сопредельных стран, особенно Арктики и Субарктики [6, 18].

18. *Monhystera stagnalis* Bastian, 1865.

Материал: 5 ♀♀, 2 juv из р. Тымь.

Описание. 5 ♀♀  $L = 1.06...1.11$  (1.08) мм,  $a = 22.8...25.3$  (23.8),  $b = 5.50...5.71$  (5.58),  $c = 5.50...6.08$  (5.84),  $V = 60.11...63.14$  (61.53) %. Ширина области губ 15—16. Длина пищевода 188—198. Размеры яиц 56—60 × 33—40. Длина хвоста 180—195 (186), хв/ан = 6.5...7.8 (7.0).

Распространение. Космополит, широко распространен в водоемах России и сопредельных стран [6, 18].

19. *Eumonhystera filiformis* (Bastian, 1865) (рис. 3 Б, В).

Материал: ♂, 4 ♀♀, 2 juv из р. Тымь, 2 juv из источника № 1, ♀ из источника № 2.

Описание. ♂  $L = 0.66$  мм,  $a = 24.6$ ,  $b = 5.39$ ,  $c = 5.53$ . 4 ♀♀  $L = 0.66...0.79$  (0.74) мм,  $a = 23.8...26.5$  (25.5),  $b = 5.30...5.73$  (5.39),  $c = 4.60...5.17$  (4.94),  $V = 63.44...66.15$  (65.37) %. Диаметр области губ 9—10. Длина пищевода самок 120—140 (133), длина пищевода самца 123. Размеры яиц 53—55 × 28—32. Длина хвоста самок 144—155 (150), хв/ан = 6.9...8.1 (7.7). Длина спиккулы 35. Длина хвоста самца 120, хв/ан = 5.3.

Данные экземпляры морфологически близки к особям из оз. Святого (Вологодская обл.) [10]. Самцы очень редки, и это вторая находка в водоемах России и третья в мире. Размеры спиккулы соизмеримы с таковыми у самцов из оз. Севан [15].

Распространение. Космополит, в России и сопредельных странах обычен [6, 18].

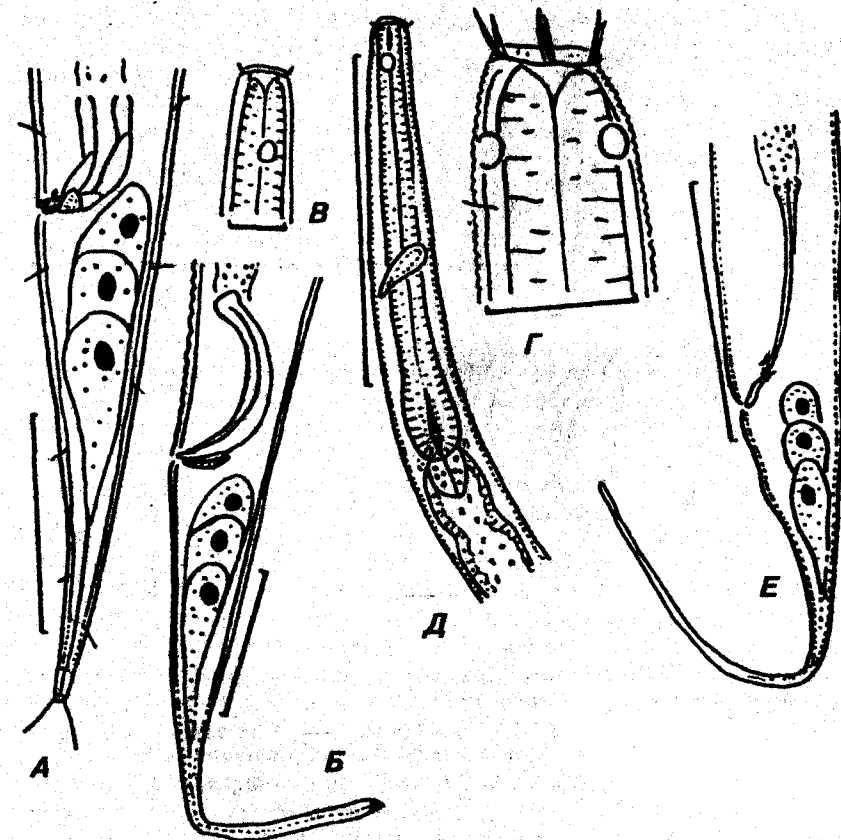


Рис. 3. Детали строения *Daptonema aquadulcis* (Gagarin, 1987) (А, Г), *Eumonhystera filiformis* (Bastian, 1865) (Б, В) и *Monhystrella paramacura* (Meyl, 1954) (Д, Е).

А, Б, Е — хвост самца; В, Г — голова самца; Д — передний конец самца. Масштаб, мкм: А, Д — 100; Е — 50; Б, Г — 30; В — 10.

20. *Eumonhystera dispar* (Bastian, 1865).

Материал: 2 ♀♀ из р. Тымь.

Описание. 2 ♀♀  $L = 0.65, 0.71$  мм,  $a = 19.2, 21.6$ ,  $b = 4.81, 4.97$ ,  $c = 5.74, 5.93$ ,  $V = 63.01, 62.87$  %. Диаметр области губ 15—16. Длина пищевода 135, 143. Длина хвоста 113, 120, хв/ан = 5.0, 5.4.

Распространение. Космополит. В России и сопредельных странах обычен [6, 18].

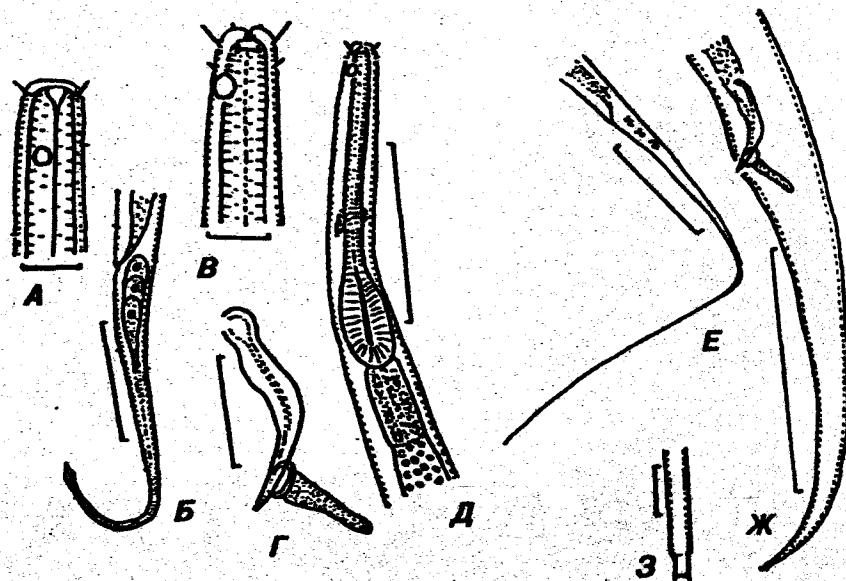


Рис. 4. Детали строения *Eumonhystera serena* Gagarin sp. n. (А, Б) и *Megadesmolaimus rodustus* Gagarin sp. n. (В—З).

А, В — голова самки; Б, Е — хвост самки; Г — сплюснутый аппарат; Д — передний конец самки; Ж — хвост самца; З — терминал хвоста.

Масштаб, мкм: Д, Е, Ж — 100; Б — 50; В, Г — 20; А — 15; З — 5.

#### 21. *Eumonhystera serena* Gagarin sp. n. (рис. 4 А, Б).

Материал: 7 ♀♀, 3 juv из р. Тымь.

Описание. Голотип ♀ (препарат Ты—20).  $L = 0.83$  мм,  $a = 30.6$ ,  $b = 4.59$ ,  $c = 5.23$ ,  $V = 63.56$  %. Паратипы: 6 ♀♀  $L = 0.82...0.94$  (0.85) мм,  $a = 27.6...34.8$  (30.3),  $b = 4.15...4.76$  (4.46),  $c = 4.91...5.62$  (5.28),  $V = 59.23...63.62$  (62.63) %.

Кутикула гладкая, соматические щетинки малочисленны, длиной 2. Биокристаллы в полости тела отсутствуют. Ширина области губ 14—15. Длина головных щетинок 4—5. Отверстия амфиодов диаметром 4.0—4.5, расположены на расстоянии 14—15 от переднего конца тела. Глазки отсутствуют. Длина пищевода 180—203 (191), расстояние от конца пищевода до вульвы 308—398 (342), расстояние от вульвы до ануса 135—173 (157), длина

хвоста 153—173 (161). Поствульварная клетка отсутствует. Хвост длинный, обычно вентрально загнут, терминус слегка вздут,  $хв/ан = 8.0...10.5$  (9.0).

Дифференциальный диагноз. Вид похож на *E. vulgaris* (de Man) и *E. tiweraizii* (Meyl). От первого отличается относительно более длинными головными щетинками, отверстия амфиодов расположены ближе к переднему концу тела и длина хвоста относительно более короткая. От второго отличается тем, что абсолютные размеры тела более высокие, отверстия амфиодов расположены ближе к переднему концу тела, вульва локализуется ближе к середине тела и длина хвоста относительно расстояния от вульвы до ануса имеет иной показатель.

Этимология. Видовое название означает „ясный“ (лат.).

#### 22. *Monhystrella ragamasturga* (Meyl, 1954) (см. рис. 3 Д, Е).

Материал: 20 ♀♀, 8 juv из источника № 1, 5 ♀♀, 2 juv из источника № 2, 19 ♀♀ из источника № 3, 142 ♀♀, ♂, 5 juv из источника № 4.

Описание. ♂  $L = 0.72$  мм,  $a = 24.1$ ,  $b = 5.36$ ,  $c = 5.50$ , 10 ♀♀  $L = 0.47...0.53$  (0.51) мм,  $a = 24.6...29.6$  (27.4),  $b = 4.89...5.91$  (5.37),  $c = 3.69...4.79$  (4.07),  $V = 49.79...55.17$  (52.28) %. Кутикула гладкая, без соматических щетинок. Диаметр области губ самок 5, самца 10. Длина головных щетинок 1.5—2.0. Длина ротовой полости 7—8. Отверстия амфиодов у самок расположены на расстоянии, равном 2.5 диаметра области губ от переднего края тела, а у самца на расстоянии, равном 1 диаметру области губ. Пищевод с хорошо выраженным базальным бульбусом. Длина пищевода самок 87—101 (95), самца 135. Начало средней кишки образует хорошо обособленное бульбусовидное вздутие. Размеры яиц 45—50 × 15—17. Расстояние от заднего конца пищевода до вульвы в 1.5—1.9 раз больше длины пищевода и в 1.3—1.5 раза больше расстояния от вульвы до ануса. Длина хвоста самок 101—143 (126), что в 1.2—1.6 раза больше расстояния от вульвы до ануса,  $хв/ан = 11.1...12.4$ . Длина хвоста самца 77,  $хв/ан = 5.5$ . Длина спиннерет 10—12. Длина спикул 38. Рулек без дорзального отростка, его длина 12.

Размеры обнаруженных самок идентичны типовым экземплярам [25]. Самцы очень редки, известна только единственная его находка [25]. Обнаруженный на о. Сахалин самец крупнее типового экземпляра, спикла более длинная (38 против 17—20) и рулек лишен дорзального отростка.

Распространение. Минеральные солоноватые источники, реже в пресной воде. Ранее на территории бывшего Советского Союза был известен из обростаний водных макрофитов оз. Сиверского (Вологодская обл.) [19] и грунта минеральных источников Кыргызстана [16].



23. *Deptonema aquaedulcis* (Gagarin, 1987) (см. рис. 3 А, Г).  
Материал: 5 ♂♂, 4 ♀♀, 3 юв из р. Тымь, ♂, 2 юв из источника № 3, 2 юв из источника № 4.

Описание. 5 ♂♂  $L = 1.16...1.42$  (1.28) мм,  $a = 12.8...15.5$  (13.9),  $b = 4.15...5.56$  (5.18),  $c = 5.58...6.30$  (6.03). 2♀♀  $L = 1.50$ , 1.39 мм,  $a = 14.3$ , 14.9,  $b = 5.70$ , 5.45,  $c = 6.79$ , 6.29,  $V = 65.27$ , 65.37 %. Ширина области губ 24—27. Длина головных щетинок 10—12. Длина пищевода 218—293 (249). Длина хвоста самок 263, 255, хв/ан = 3.27, 3.34. Длина хвоста самцов 195—225 (211), хв/ан = 2.87...3.55 (3.29). Длина спикул 53—60 (57). Самцы отличаются от типовых экземпляров более длинным хвостом и более короткими спикулами.

Распространение. Вид описан по экземплярам, найденным в озерах Северо-Двинской водной системы [9]. Это вторая находка.

24. *Diplolaimella ocellata* (Bütschli, 1874).

Материал: 1 ♂ из источника № 1, 2 ♀♀ из источника № 2, 1 ♂, 5 ♀♀ из источника № 3, 3 ♂♂, 6 ♀♀, 2 юв из источника № 4.

Описание. 5 ♂♂  $L = 0.82...1.04$  (0.95) мм,  $a = 36.1—47.6$  (41.2),  $b = 5.41...6.43$  (5.93),  $c = 3.97...4.64$  (4.31), 10 ♀♀  $L = 0.93...1.21$  (1.05) мм,  $a = 33.7...50.5$  (40.2),  $b = 5.56...6.93$  (6.37),  $c = 3.60...4.28$  (3.87),  $V = 47.66...54.42$  (50.78) %. Ширина области губ 9. Отверстия амфидов расположены от переднего края тела на расстоянии, равном 1.5—2.0 диаметрам головы, а глазки на расстоянии 4—5 диаметров головы. Длина пищевода самок 155—174 (165). Размеры яиц 70—75 × 25—30. Длина хвоста самок 225—341 (275), хв/ан = 13.2...17.0 (15.0). Длина спикул 21—25 (24), что примерно в 1.3—1.5 раза больше диаметра тела в области клоаки. Длина хвоста самцов 177—240 (222), хв/ан = 9.8... 15.2 (12.0).

Распространение. Солоноватоводный вид. Ранее на территории бывшего Советского Союза был известен из р. Анапки (Черноморское побережье Кавказа) [5].

25. *Megadesmolaimus robustus* Gagarin sp. n. (см. рис. 4 В—З).

Материал: 1 юв из источника № 3, ♂, 2♀♀, юв из источника № 4.

Описание. Голотип ♀ (препарат Ис—4.5 ст.)  $L = 2.31$  мм,  $a = 56.3$ ,  $b = 11.00$ ,  $c = 5.93$ ,  $V = 48.24$  %. Паратипы: ♀  $L = 3.28$  мм,  $a = 91.1$ ,  $b = 14.57$ ,  $c = 7.81$ ,  $V = 43.43$  %; ♂  $L = 2.23$  мм,  $a = 64.4$ ,  $b = 11.04$ ,  $c = 12.66$ . 1 юв  $L = 2.55$  мм,  $a = 84.9$ ,  $b = 13.27$ ,  $c = 6.53$ .

Длинные, тонкие черви. Кутикула тонкая. Соматические щетинки короткие и немногочисленные. Ширина области губ 17—20. На голове два круга тангорцепторов. Первый круг несет шесть

очень коротких щетинок, длиной около 2. Второй круг объединяет четыре щетинки, длина которых 9—10. Стома узкая, поперечно вытянутая. Отверстия амфидов идеально круглые, не разорваны, диаметром 6, расположены на расстоянии 12 от переднего края тела. Перед отверстием амфидов локализуется круг из шейных щетинок, длина которых 6. Длина пищевода самок 210, 225, самца 204. Пищевод оканчивается бульбусом, который хорошо выражен благодаря своей мощной мускулатуре. Размеры бульбуса 38—41 × 27—30. Длина кардия 41—60. Шейная железа и ее протоки не были обнаружены. Яичники парные, прямые. Спикулы изогнутые, с головками, длиной 35. Рулек с дорзальным отростком, длина которого 20. Преклоакальная щетинка отсутствует. Хвост длинный, хлыстовидный. Длина хвоста самок 389, 420, хв/ан = 18.5, 21.4. Хвостовые железы плохо заметны. У самок и личинок терминус хвоста вооружен хорошо заметной склеротизированной спиннерет. Хвост самца более короткий, длиной 174, хв/ан = 5.5. Терминус хвоста не несет склеротизированной спиннерет, но вооружен тремя короткими шиповидными щетинками.

Дифференциальный диагноз. От 6 валидных видов рода *Megadesmolaimus* новый отличается очень длинным хвостом самок и наличием склеротизированной спиннерет.

Этимология. Видовое название „robustus” означает „мощный”, „крепкий” (лат.).

26. *Leptolaimus longispiculus* Alekseev, Rassadnikova, 1977.

Материал: ♀, ♂, 4 юв из источника № 3.

Описание. ♂  $L = 0.96$  мм,  $a = 22.7$ ,  $b = 5.25$ ,  $c = 9.10$ . ♀  $L = 1.02$  мм,  $a = 17.8$ ,  $b = 5.40$ ,  $c = 6.42$ ,  $V = 48.97$  %. Длина пищевода самки 188, самца 182. Размеры яйца 60 × 54. Длина хвоста самки 158, хв/ан = 5.0. Длина спикул 75, длина рулька 18. Число трубчатых супплементарных органов 10, альвеолярных супплементарных органов 30. Длина хвоста самца 105, хв/ан = 3.7.

Распространение. Солоноватоводные водоемы Дальнего Востока [2] и Каспийское море [23].

27. *Parodontophora quadristica* (Stekhoven, 1950) (рис. 5 А, Б).

Материал: ♀, ♂ из источника № 3.

Описание. ♂  $L = 1.29$  мм,  $a = 23.0$ ,  $b = 6.59$ ,  $c = 9.82$ . ♀  $L = 1.63$  мм,  $a = 27.2$ ,  $b = 7.25$ ,  $c = 9.27$ ,  $V = 52.42$  %. Ширина головы 15—16. Длина головных щетинок 8. Глубина стомы 40. Размеры отверстия амфидов около 38. Шейная железа огромная, длиной 100—115. Длина пищевода самки 225, самца 195. Длина хвоста самки 176, хв/ан = 4.9. Длина спикул 45, рулек с большим дорзальным отростком. Длина хвоста самца 131, хв/ан = 3.2.



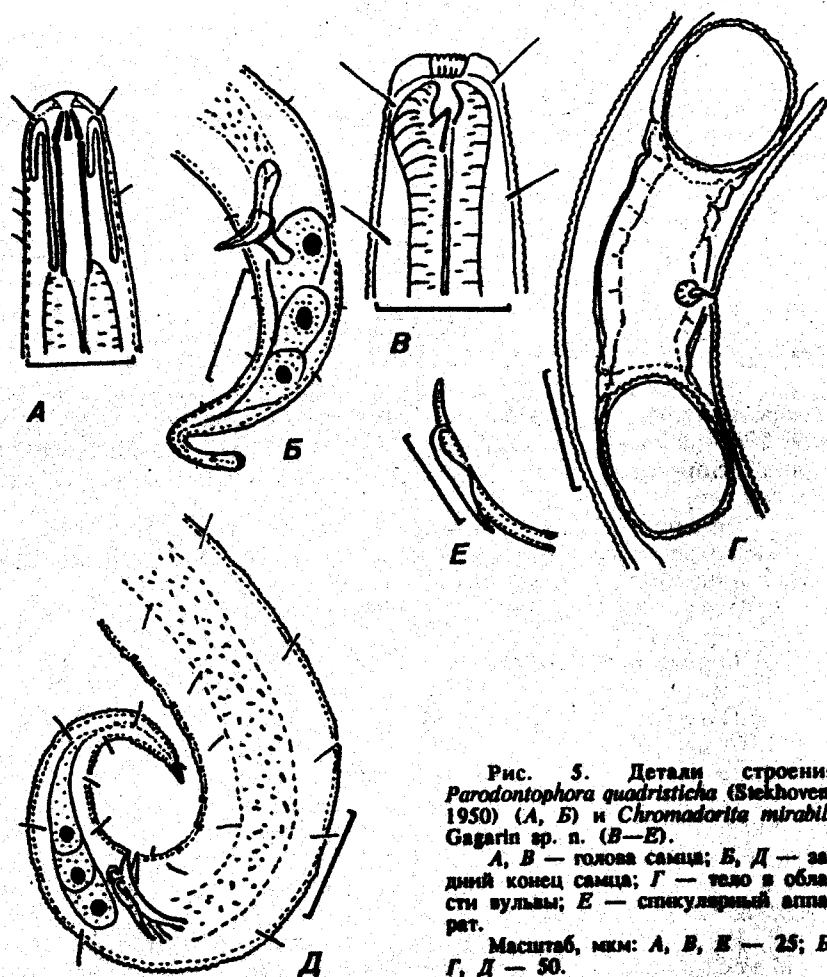


Рис. 5. Детали строения *Parodontophora quadristicha* (Stekhoven, 1950) (А, Б) и *Chromadorita mirabile* Gagarin sp. n. (В—Е).

А, В — голова самца; Б, Д — задний конец самца; Г — тело в области вульвы; Е — спекулярный аппарат.

Масштаб, мкм: А, В, Е — 25; Б, Г, Д — 50.

**Распространение.** Редкий вид. В России найден впервые. Ранее был найден в Средиземном море и на Тихоокеанском побережье Чили [24].

28. *Chronogaster typicus* (de Man, 1921).

Материал: 1 juv из источника № 1.

Описание. juv  $L = 1.07$  мм,  $a = 44.7$ ,  $b = 4.00$ ,  $c = 7.94$ . Длина пищевода 268, расстояние от конца пищевода до ануса 669, длина хвоста 135, хв/ан = 7.5.

**Распространение.** Космополит. Широко распространен в России и сопредельных странах [6, 18]. В пресной воде, во мху и влажной почве.

29. *Plectus cirratus* Bastian, 1865.

Материал: 4 ♀♀, juv из р. Тымь, ♀ из озера, 2 juv из источника № 1.

Описание. 4 ♀♀  $L = 1.01...1.30$  (1.15) мм,  $a = 18.3...21.7$  (19.9),  $b = 3.81...4.44$  (4.16),  $c = 7.00...7.49$  (7.26),  $V = 45.18...53.36$  (49.28) %. Ширина области губ 12—13. Длина стомы 26—28. Длина пищевода 258—296 (276). Размеры яйца  $54 \times 33$ . Длина хвоста 144—180 (159), хв/ан = 4.0...4.8 (4.3).

**Распространение.** Космополит. В России и сопредельных странах обычен [6, 18]. В пресной воде, во мху и сырой почве.

30. *Plectus tenuis* Bastian, 1865.

Материал: 2 ♀♀ из озера.

Описание. 2 ♀♀  $L = 1.10, 1.44$  мм,  $a = 26.8, 30.0$ ,  $b = 3.70, 4.01$ ,  $c = 9.17, 8.73$ ,  $V = 54.27, 52.02$  %. Ширина области губ 8. Длина стомы 41—42. Длина пищевода 297 и 360. Длина хвоста 120, 165, хв/ан = 5.7 и 6.1.

**Распространение.** Космополит. Довольно часто встречается в России и сопредельных странах [6, 18]. В пресной воде, во мху и почве.

31. *Dichromadora geophila* (de Man, 1876).

Материал: 7 ♂♂, 13 ♀♀, 2 juv из источника № 3, ♂, ♀ из источника № 4.

Описание. 7 ♂♂  $L = 0.81...1.02$  (0.91) мм,  $a = 14.1—17.7$  (15.6),  $b = 6.19...7.08$  (6.51),  $c = 7.47...10.84$  (9.29). 10 ♀♀  $L = 0.86—1.00$  (0.91),  $a = 12.5—16.7$  (14.6),  $b = 5.88...6.48$  (6.21),  $c = 6.32...7.77$  (6.98),  $V = 44.79—49.77$  (47.68) %. Ширина области губ 15—18. Длина головных щетинок 6—7. Длина пищевода самок 140—155 (147), длина пищевода самцов 126—153 (140). Размеры яиц  $57—60 \times 42—47$ . Длина хвоста самок 125—138 (131), хв/ан = 3.00...4.2 (3.6). Длина спикул 36—38, длина рулевка 23—25. Супплементарные органы отсутствуют. Длина хвоста самцов 83—117 (99), хв/ан = 2.1...2.9 (2.5).

**Распространение.** На территории бывшего Советского Союза найден в Куршском заливе Балтийского моря [18] и в оз. Иссык-Куль [20].

32. *Chromadorita mirabile* Gagarin sp. n. (см. рис. 5 В—Е).

Материал: 15 ♂♂, 12 ♀♀, 2 juv из р. Тымь, 2 ♂♂, 2 ♀♀ из источника № 2, 19 ♂♂, 11 ♀♀, 7 juv из источника № 3, ♂, juv из источника № 4.

Описание. Голотип ♂ (препарат Ты—18).  $L = 1.22$  мм,  $a = 17.9$ ,  $b = 8.71$ ,  $c = 9.04$ . Паратипы: 10 ♂♂  $L = 0.98...1.32$  (1.15) мм,  $a = 14.7...19.4$  (17.4),  $b = 6.99...8.71$  (7.73),  $c =$

= 7.70...10.38 (8.91). 10 ♂♂  $L = 1.03...1.36$  (1.21) мм,  $a = 15.1...18.2$  (15.9),  $b = 6.97...9.00$  (8.08),  $c = 7.07...8.27$  (7.74),  $V = 45.41...50.66$  (48.22) %.

Небольшие толстые черви. Кутикула кольчатая, ареолирована мелкими точечными склероциями. В боковых полях точечные склероции более крупные. Соматические щетинки многочисленные, длиной 10—12. В области шеи они более крупные, длиной 15—16. Ширина области губ 23—24. Длина головных щетинок 13—16. Стома вооружена крупным дорзальным зубом. Длина пищевода самок 135—167 (150), самцов 138—165 (149). Бульбус пищевода хорошо выражен. Вульва в форме поперечной щели. Вульварная мускулатура довольно мощная. Матка с толстыми стенками, но не формирует специальную камеру. Яичники парные, с загибом. Размеры яиц 54—72 × 50—66. Длина хвоста самок 143—168 (157), хв/ан = 3.3...4.2 (3.7). Спиккулы изогнутые, длиной по хорде 45—48 (47). Рулек длиной 30—37 (33), с широкими латеральными крыльями. Дистальный конец рулька когтевидно загнут. Супплевментарные органы мелкие, кубковидные, в числе 8—10. Длина хвоста самцов 120—138 (130), хв/ан = 2.4...3.3 (2.8).

Дифференциальный диагноз. Вид близок к *Ch. tenuis* (G. Schneider, 1906). Отличается от него более толстым телом (*Ch. tenuis*:  $a = 29...34$ ), относительно более коротким хвостом (*Ch. tenuis*: ♀♀ хв/ан = 6...7, ♂♂ хв/ан = 4.0...4.5) и деталями строения рулька. У *Ch. tenuis* дистальный конец его когтевидно не загнут.

Этимология. Видовое название означает „удивительный“ (лат.).

33. *Spilophorella intermedia* Gagarin et Lemsina, 1982 (рис. 6).

Материал: 3 ♂♂, 5 ♀♀, 2 juv из р. Тымь.

Описание. 3 ♂♂  $L = 1.12...1.18$  (1.14) мм,  $a = 16.2...17.3$  (16.8),  $b = 5.69...6.03$  (5.85),  $c = 10.59...11.74$  (11.31). 5 ♀♀  $L = 1.24...1.36$  (1.28),  $a = 16.1...19.2$  (17.5),  $b = 5.85...6.34$  (6.13),  $c = 9.01...9.88$  (9.40),  $V = 50.84...53.25$  (51.88) %. Ширина головы 29—33. Длина головных щетинок 6—8. Длина пищевода самок 200—215 (210), самцов 191—198 (195), длина бульбуса пищевода 75—83. Шейная железа большая, размером 150—180. Длина хвоста самок 131—140 (135), хв/ан = 2.9...3.4 (3.2). Длина спиннерет 10—12. Длина спиккул 48—52, длина рулька 34—38. Длина хвоста самцов 96—111 (105), хв/ан = 2.0...2.7 (2.3).

Распространение. Ранее был известен из оз. Иссык-Куль [20]. Солоноватые и пресные воды.

34. *Pelodera* sp.

Материал: 1 juv из источника № 4.

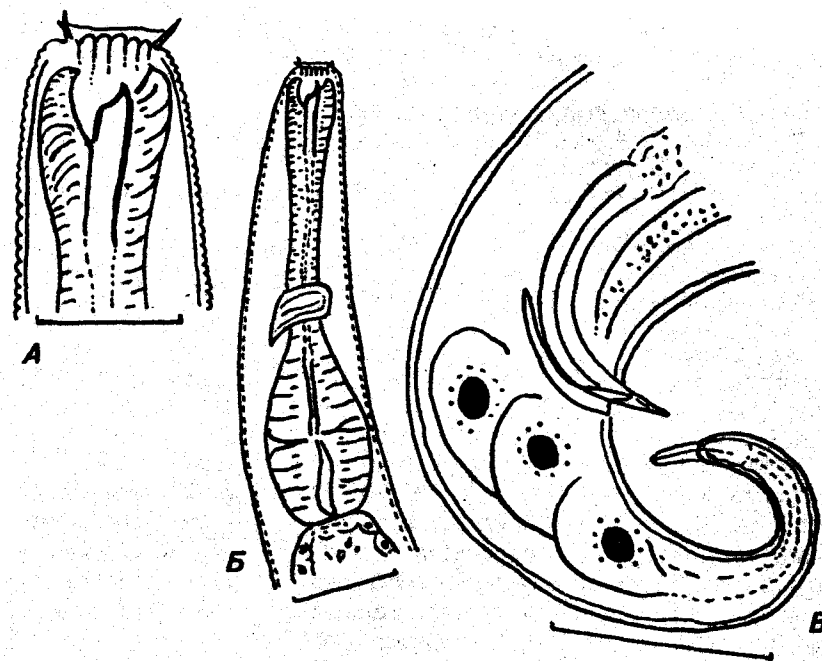


Рис. 6. Детали строения *Spilophorella intermedia* Gagarin, Lemsina, 1982, самец. А — голова, Б — передний конец, В — хвост. Масштаб, мкм: А — 25; Б, В — 50.

Описание. juv  $L = 0.92$  мм,  $a = 30.7$ ,  $b = 3.76$ ,  $c = 12.27$ . Ширина области губ 10. Глубина стомы 11. Длина пищевода 245. Длина хвоста 75, хв/ан = 6.3.

Распространение. Представители рода *Pelodera* — почвенные формы. В водоемах встречается только в местах, подверженных значительному загрязнению [6].

35. *Panagrolaimus thienemannii* Hirschmann, 1952.

Материал: 1 ♀ из источника № 4.

Описание. ♀  $L = 0.96$  мм,  $a = 53.4$ ,  $b = 4.85$ ,  $c = 11.58$ ,  $V = 75.23$  %. Диаметр области губ 6. Длина стомы 8. Длина пищевода 198. В передней матке много развивающихся эмбрионов. Длина задней матки 7, что равно примерно половине соответствующего диаметра тела. Длина хвоста 83, хв/ан = 5.5.

**Распространение.** Редкий пресноводный вид. На территории бывшего Советского Союза известен только из очистных сооружений пос. Борок (Ярославская обл.) [14].

36. *Diplogaster rivalis* (Leydig, 1854).

**Материал:** 1 juv из источника № 4.

**Описание.** juv  $L = 0.83$  мм,  $a = 45.9$ ,  $b = 5.20$ ,  $c = 5.01$ . Ширина области губ 10. Длина пищевода 159. Длина хвоста 165, хв/ан = 13.8.

**Распространение.** Космополит. В России и сопредельных странах обычен [6]. В пресных, реже солоноватых водоемах.

37. *Mononchoides intermedius* Gagarin sp. n. (рис. 7 В—Д).

**Материал:** 1, 2 из р. Тымь.

**Описание.** Голотип (препарат Тм—6).  $L = 1.12$  мм,  $a = 24.8$ ,  $b = 6.64$ ,  $c = 3.23$ ,  $V = 40.9$  %. Паратипы:  $L = 0.91$  мм,  $a = 30.4$ ,  $b = 5.96$ ,  $c = 3.58$ .  $L = 1.19$  мм,  $a = 22.5$ ,  $b = 6.96$ ,  $c = 3.33$ ,  $V = 40.5$  %.

Черви небольшого размера. Кутикула несет поперечные ребра; их число в среднем отделе тела 32—36. Ширина области губ самца 13, самок 15. Губные папиллы хорошо выражены. Самец, кроме того, вооружен головными щетинками. Стома состоит из двух частей. Глубина передней камеры 6—7; она вооружена тремя зубами. Вторая часть стомы (телостомы) цилиндрическая по форме, глубиной 9—11. Хейлостомы несет продольные насечки. Длина пищевода самца 153, из них метакорпальная часть 96, базальная 57. Длина пищевода самок 168 и 165, из них размеры метакорпальной части равны соответственно 111 и 108, а базальной части соответственно 57. Яичники парные, с загибом. Вульва едва заметна. Длина преректума самок в 1.5 раза превышает диаметр тела в области ануса. Длина хвоста самок 345 и 350, хв/ан = 15.3, 12.8. Терminus хвоста нитевидный. Длина спикул 35, длина рулька 14. Длина хвоста самца 255, хв/ан = 11.3. Хвост самца вооружен довольно крупными длинными папиллами.

**Дифференциальный диагноз.** Вид наиболее близок к *Mononchoides gracilis* Dassonville et Heyns, 1984. Отличается от него более коротким хвостом (у *M. gracilis* длина хвоста более 400) и меньшим значением отношения длины хвоста к анальному диаметру (у *M. gracilis* хв/ан = 21 (19—24)).

**Этимология.** Видовое название означает „средний“ (лат.).

38. *Eutylenchus africanus* Sher et al., 1966 (рис. 7 А, Б).

**Материал:** 1 из источника № 2.

**Описание.**  $L = 0.75$  мм,  $a = 35.7$ ,  $b = 7.31$ ,  $c = 6.88$ . Кутикула поперечно-кольчатая, с отчетливыми продольными ребрами. Ширина головы 8. Длина стилета 24. Длина головных

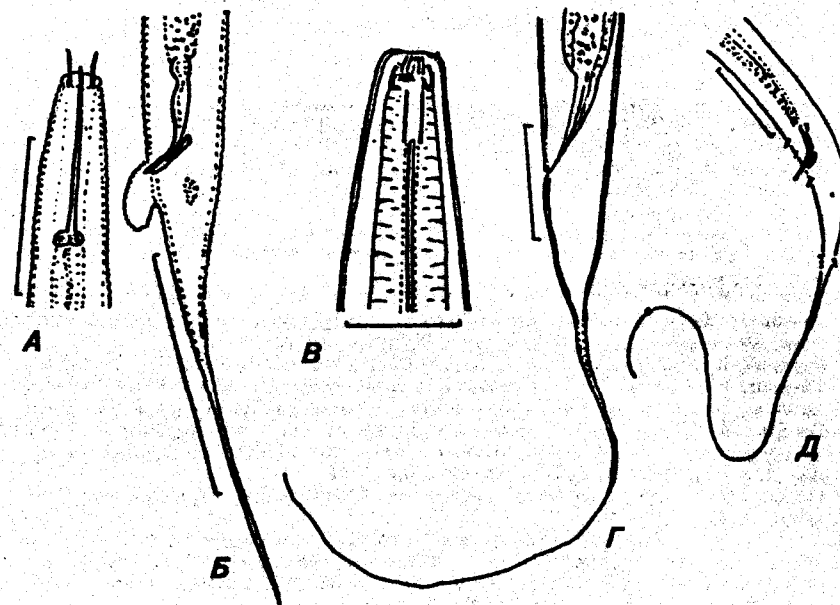


Рис. 7. Детали строения *Eutylenchus africanus* Sher et al., 1966 (А, Б) и *Mononchoides intermedius* Gagarin sp. n. (В—Д): А — голова самца; Б, Д — хвост самца; В — голова самки; Г — хвост самки. Масштаб, мкм: А — 20; В — 25; Б, Г, Д — 50.

щетинок 10. Длина пищевода 102. Длина спикул 27. Рулек папочковидный. Края аданальной бursy кольчатые. Длина хвоста 109, хв/ан = 7.1.

**Распространение.** Очень редок. Для России указывается впервые.

39. *Hirschmanniella* sp.

**Материал:** 1 juv из р. Тымь.

**Описание.** juv  $L = 1.07$  мм,  $a = 25.5$ ,  $b = 6.20$ ,  $c = 20.23$ . Ширина области губ 9. Длина стилета 23. Длина пищевода 173. Хвост остроконический, длиной 53, хв/ан = 2.9.

**Распространение.** Все виды рода — паразиты водных и болотных растений, довольно широко распространены в России и сопредельных странах [6, 18].

# Список литературы

1. Алексеев В. М. Нематоды семейства *Leptolaimidae* (Nematoda, Araeolaimida) из солоноватых водоемов Южного Сахалина // Свободноживущие и фитопатогенные нематоды фауны Дальнего Востока. Владивосток, 1981.
2. Алексеев В. М. К фауне пресноводных нематод Дальнего Востока. Владивосток. Дальневост. ун-т. 1986. 11 с. Деп. в ВИНТИ. 04.12.1986. № 8514—В 86.
3. Алексеев В. М., Дизендорф З. А. Переописание редкого вида *Adoncholaimus islandicus* (Nematoda, Oncholaimidae) с Южного Сахалина // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 2.
4. Белогурова Л. С., Белогуров О. И. Систематика и эволюция онхолаймин (*Nematoda, Oncholaimidae*). 1. Строение, эволюция и таксономическое значение трубчатого органа // Биол. моря. 1977. № 3.
5. Гагарин В. Г. К вопросу о нематодах корневой системы пресноводных макрофитов // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978.
6. Гагарин В. Г. Пресноводные нематоды Европейской части СССР. Л., 1981.
7. Гагарин В. Г. К фауне свободноживущих нематод мелких водоемов Европейской части СССР // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985.
8. Гагарин В. Г. Meiobentos Рыбинского водохранилища и его притоков // Фауна и морфология водных беспозвоночных / ИБВВ АН СССР. Борок, 1986. с. 30—46. Деп. в ВИНТИ. 14.01.1986, № 306—В 86.
9. Гагарин В. Г. Два новых вида нематод сем. *Monhysteridae* (Nematoda) // Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 3.
10. Гагарин В. Г. Морфологическая изменчивость *Eumonhystera filiformis* (Bastian, 1865) и *E. dispar* (Bastian, 1865) (Nematoda, Monhysteridae) // Экология и морфология водных беспозвоночных. / ИБВВ АН СССР. Борок, 1988. с. 204—214. Деп. в ВИНТИ. 27.09.88, № 7151—В 88.
11. Гагарин В. Г. Морфологическая изменчивость свободноживущих нематод сем. *Tobrilidae* (Nematoda, Enoplida) // Экология и морфология водных беспозвоночных. / ИБВВ АН СССР. Борок, 1988. с. 214—227. Деп. в ВИНТИ. 27.09.88, № 7151—В 88.
12. Гагарин В. Г. Дополнение к фауне нематод Ивановского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 82.
13. Гагарин В. Г. Новые и редкие виды семейства *Tobrilidae* (Nematoda, Enoplida) // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 8.
14. Гагарин В. Г. Новые для фауны СССР виды свободноживущих нематод из района сброса сточных вод // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1992. № 95.
15. Гагарин В. Г., Акопян С. А. К фауне нематод озера Севан // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1991. № 98.
16. Гагарин В. Г., Лемзина Л. В. Фауна нематод минеральных источников Кыргызстана // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1992. № 91.
17. Дехтир М. Н. Новые для фауны Днепра нематоды. Сооб. 1 // Вест. зоол. Киев, 1988. № 6.
18. Захидов М. Т., Цаололихин С. Я., Гагарин В. Г. Нематоды пресных и солоноватых водоемов СССР. М., 1972. 57 с. Деп. в ВИНТИ. 16.12.71. № 1626.
19. Кузьмин Л. Л. К фауне нематод обрастаний Северо-Двинской водной системы // Фауна, биология и систематика свободноживущих низших червей. Рыбинск, 1991.
20. Лемзина Л. В. Свободноживущие нематоды озер Иссык-Куль и Сон-Куль. Фрунзе, 1989.
21. Цаололихин С. Я. Нематоды семейств *Tobrilidae* и *Tripilidae* мировой фауны. Л., 1983.
22. Цаололихин С. Я. Нематоды пресных и солоноватых водоемов Монголии. Л., 1985.

23. Чесунов А. В. Свободноживущие нематоды Каспийского моря: Автореф. дис....канд. биол. наук. М., 1979.
24. Gerlach S. A., Riemann F. The Bremerhaven checklist of aquatic nematodes. A catalogue of *Nematoda Adenophorea* excluding the *Dorylaimida* // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. 1973, 1974. Bd 4.
25. Meyl A. H. Beiträge zur Kenntnis der Nematodenfauna vulkanisch erhitzter Biotope. 3. Mitteilung. Nematoden aus der Mischungszone strandnaher, heisser Süßwasserquellen mit dem Meerwasser auf der Insel Ischia // Z. Morph. Ökol. Tiere. 1954. Vol. 42.

Т. И. Добрынина

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ  
РАКООБРАЗНЫХ ОТР. CONCHOSTRACA

Изучена плодовитость 13 видов Conchostraca из 6 семейств. В природе и в лабораторных условиях получены данные о времени созревания кладки, числе яиц в кладке и количестве кладок за генеративный период. Плодовитость самок этой группы очень высокая по сравнению с другими ракообразными и характеризуется значительной внутривидовой вариабельностью.

За последнее время конхостраки привлекают все большее внимание как группа организмов, недостаточно изученная в биологическом отношении, работы по ним носят в основном морфологический и фаунистический характер. Между тем, знание биологии этой группы представляет большой интерес, связанный с проблемой культивирования и регуляции численности в рыбоводных хозяйствах. Из трех групп листоногих раков (Apostraca, Notostraca и Conchostraca) репродуктивные возможности лучше всего изучены у голых жаброносов. В литературе по конхостракам этот вопрос освещен слабо, имеются лишь отдельные указания о плодовитости одиночных самок [4, 6, 7, 11, 12].

В работе использованы результаты экспериментальных наблюдений и полевых сборов. Рачков, достигших половозрелости в естественных условиях, помещали в опытах попарно (самку и самца) в сосуды объемом 50 мл. *Lynceus brachyurus* содержался в артезианской воде, куда в виде корма добавляли водоросли *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus* sp., при содержании *Eocyzicus orientalis*, *Caenestheria* sp., *Limnadia lenticularis* использовали воду из водоема, откуда были взяты рачки. Температура в опытах колебалась от 20 до 24 °C. Сосуды с животными (20 повторностей для каждого вида) ежедневно просматривали и меняли в них воду. Определяли время созревания кладки, количество яиц в кладке и количество кладок у самок за генеративный период.

Полевой материал собирали во всевозможных постоянных и временных водоемах и в рыбоводных прудах (табл. 1). Использовали также коллекционный материал по конхостракам Словакии, любезно предоставленный нам Бртеком. У яйценосных самок из проб измеряли длину раковины, количество полос прироста на

раковине, число яиц в кладке и диаметр яиц. Всего было проанализировано 1694 самки 13 видов из 6 семейств.

Для конхострак в большинстве случаев характерно двуполое размножение. Из представленных (табл. 1) 13 видов только 2 вида (*Limnadia lenticularis* и *Cyclestheria hislopi*) размножаются партеногенетическим путем. В случае двуполого размножения сразу же после копуляции, которая длится от 10 мин до нескольких часов, яйца выходят из яйцеводов и прикрепляются к видоизмененным экзоподитам средних пар ног (обычно 9—11-й), образуя с двух сторон тела под створками раковины по пакету яиц. В зависимости от количества яиц в кладке и от видовой принадлежности рачка пакеты яиц могут выглядеть по-разному. Когда яиц мало, они чаще всего имеют форму неправильного овала, когда их больше — форму прямоугольника, вытянутого в сторону головного отдела, при максимальном количестве яиц пакеты могут соединяться друг с другом на дорсальной стороне, образуя под раковиной как бы крышу из яиц. В зависимости от количества яйца лежат либо в один слой, если их мало, либо в 3—4 слоя, если много. В последнем случае кладка яиц по размерам может превышать 2/3 длины тела рачка. У самок исследованных видов разница в количестве яиц в пакетах с правой и левой стороны одной кладки составляла от 0 до 20 % с равномерным рассеиванием точек на всем диапазоне отклонения. Изредка попадались самки, у которых эта разница превышала 100 %.

Нами установлено, что яйца могут сбрасываться в воду по мере их созревания поодиночке (*Limnadia lenticularis*), порциями (*Caenestheria* sp.) и целыми пакетами (*Eocyzicus orientalis*, *Leptestheria dahalacensis*). Чаще всего самки сбрасывают сначала одиночные яйца, а потом порции яиц, скрепленные матриксом. После достижения половозрелости рачка линьки и рост продолжают до конца жизни. Обычно при температуре 20—24 °C линька происходит раз в 2—6 сут. Самки сбрасывают яйца или непосредственно перед линькой или во время линьки. Иногда самка не успевает сбросить яйца, и они остаются на ее личиночной шкурке.

Самки, находящиеся в опытных сосудах без самцов, яиц не выметывали, хотя их яичники и переполнялись яйцами. При таком длительном содержании у некоторых самок из яйцеводов выходила часть несформированных абортных яиц. Очевидно, образованию последующей новой кладки должна обязательно предшествовать копуляция, если рачки двуполые. Исключение составляла *Caenestheria* sp. (пруды Александровского рыбхоза Астраханской обл.), самкам которой было достаточно одной копуляции, чтобы дать в дальнейшем несколько пометов.

Таблица 1

## Плодовитость самок отряда Conchostraca

Место и время сбора	Количество самок, экз.	Длина раковины, мм	Количество полус прироста	Количество яиц в кладке самок, шт.
<i>Сем. Cyziciidae</i>				
<i>Cyzicus ketracensis</i> (Kuznetsov, 1930)				
Рязанская обл., Охский заповедник, пруд, 12.VI 1985	5	10.20—11.60	16—20	705—969
Там же, небольшой постоянный водоем около р. Пра, 10—13. VI 1988	29	6.30—11.05	17—22	101—810
Окрестности г. Тверь, небольшой пруд около р. Волги, 29. VI 1987	3	10.15—10.30	15—17	825—921
Кировская обл., лесная дуба около пос. Мамыли, 9. VI 1991	20	8.70—11.30	18—21	474—1092
Словакия, юго-запад, временный водоем около с. Каменична, 14. VI 1970	10	9.30—10.50	15—17	1425—2465
Там же, канавка около с. Солнечка, 3. VI 1970	26	7.80—9.80	18—23	498—1062
Словакия, юго-восток, временный водоем около с. Янковице, 31. VI 1970	15	8.70—10.55	17—21	692—1002
Там же, глубокая лужа около р. Добра, 3. VI 1970	19	7.55—9.20	19—24	409—1230
Там же, временный пруд около с. Лелес, 2. VI 1970	18	7.60—9.70	20—22	505—1272
Там же, временное болото около с. Вельки-Камени, 30. VI 1970	13	9.10—10.90	15—21	727—1354
Там же, глубокая канавка около с. Стражи, 30. V 1970	25	8.05—9.90	17—19	374—1291
Словакия, юг, канавка около с. Векша, 29. V 1970	39	7.00—8.70	15—23	213—613
Всего	222	6.30—11.60	15—24	101—2465
<i>Eosyzicus orientalis</i> Daday, 1914				
Азербайджан, пос. Баки, пруд Куринского рыбзавода, 5—18. VI 1984	45	5.75—8.25	14—23	63—744
Там же, 8—15. VI 1986	35	4.90—8.70	14—23	88—1876
Азербайджан, пос. Али-Баба, пруд рыбзавода, 6. VI 1981	30	6.30—7.60	16—18	960—1754
<i>Сем. Cyziciidae</i>				
<i>Cyzicus ketracensis</i> (Kuznetsov, 1930)				
Краснодарский край, пос. Приморск-Ахтарск, пруд рыбхоза, 12. VI 1979	7	8.35—8.80	17—19	432—1541
Там же, пос. Горный ключ, пруд рыбхоза, 6. VI 1979	12	6.10—7.20	20—21	233—534
Ростовская обл., с. Капальник, пруд рыбокомбината "Взморье", 13. VI 1979	10	6.20—7.35	12	311—597
Окрестности г. Ростов-на-Дону, временный водоем, 10. VI 1979	16	5.75—7.30	16—20	79—251
Астраханская обл., пруд островного рыбзавода в дельте Волги, 2. VI 1975	8	9.80—11.10	30—31	1936—3206
Волгоградская обл., пруд Ергенинского рыбхоза, 22. VI 1976	5	11.25—11.60	21—23	4898—5054
Украина, Херсонская обл., пруд Украинского островного рыбзавода, 4. VI 1981	6	5.10—5.70	13—14	57—77
Молдова, Дубоссарский р-он, пруд Приднестровского рыбхоза, 30. VI 1989	23	7.10—8.70	14—18	582—1702
Каракалпакия, рисовый чек около оз. Кара-Терень, 3. VII 1987	17	4.20—5.70	16—18	74—330
Там же, Караулакский р-он, рисовый чек совхоза Маданит, 20. VI 1987	12	6.30—8.30	21—25	334—1137
Узбекистан, Сырдарьинская обл., рисовые чеки левобережья р. Сырдарья, 7. VI 1988	11	4.60—6.60	11—14	269—863
Туркменистан, прибрежье в южной части Ташкентинского водохранилища, 19. VI 1979	5	7.10—7.90	22—24	1050—1069
Всего	242	4.20—11.60	11—31	57—5054
<i>Caenestheria davidi</i> (Simon, 1886)				
Окрестности г. Читы, временный водоем около оз. Ке-нон, 9. IX 1989	5	5.90—6.65	18—21	359—1053
Читинская обл., Александрово-Заводской р-он, временный водоем около с. Николаевка, 16. VIII 1990	6	8.50—9.30	19—27	1337—3402
Окрестности г. Читы, канавка у дороги, 10. VII 1990	20	5.30—6.80	15—20	83—385
Монголия, Булганский аймак, временный водоем около р. Селенги, 3. VIII 1976	7	5.80—7.00	16—21	199—455
Там же, окрестности г. Улан-Батора, временный водоем, 3. IX 1969	5	5.90—8.00	16—17	806—2258
Всего	43	5.30—9.30	15—27	83—3602
<i>Caenestheria</i> sp.				
Томская обл., с. Абакан, пруды рыбхоза, 19. VII—3. VIII 1985	125	5.30—7.95	17—27	115—1050
Ямало-Ненецкий АО, сор р. Куноват около с. Горки, 4. VII 1980	8	6.00—7.10	19—24	492—734

Таблица 1 (продолжение)

Место и время сбора	Количество самцов, шт.	Длина раковины, мм	Количество полос прироста	Количество яиц в кладке самки, шт.
Ханты-Мансийский АО, сор р. Малая Обь около пос. Березово, 12. VII 1984	5	5.35—5.90	13—16	142—281
Всего	138	5.30—7.95	13—27	115—1050
Сем. <i>Leptestheriidae</i>				
<i>Leptestheria dahalacensis</i> (Rüppell, 1837)				
Азербайджан, пос. Банк, пруды Куринского рыбзавода, 5—18. VI 1984	25	7.45—8.90	15—24	66—716
Там же, 9—15. VI 1986	58	6.20—8.30	13—26	511—1455
Там же, 12. VI 1987	8	5.90—8.60	13—24	102—2115
Грузия, с. Джатана, пруд рыбхоза, 19. VI 1969	17	4.50—5.30	9—11	24—195
Краснодарский край, окрестности г. Красногвардейска, рисовый чек, 9. VI 1979	9	5.50—7.10	13—14	71—667
Там же, окрестности пос. Приморск-Ахтарска, пруд Ах- тарского рыбхоза, 12. VI 1979	5	6.90—7.10	17—18	510—647
Там же, с. Чигук, пруд рыбхоза 11. VI 1979	26	5.95—7.50	9—14	54—1298
Там же, пруд Краснодарского зонального рыбопитомни- ка, 8. VII 1986	5	6.50—6.80	20—24	163—272
Окрестности г. Краснодар, рисовый чек, 7. VI 1979	8	6.70—8.60	12—20	221—1260
Астраханская обл., рыболовный пруд около пос. Труд- фронт, 20. V 1977	4	6.10—6.20	11	103—124
Там же, пруд Александровского рыбзавода, 4. V 1978	5	6.00—6.15	13	125—156
Там же, пойой около с. Обжорова, 15. VI 1977	5	9.15—10.40	16—19	1250—1962
Там же, временный водоем на территории запovedника, 2. VI 1984	20	5.20—6.95	10—14	106—649
Там же, пойой в нижней зоне дельты Волги, 25. V 1968	8	5.20—7.10	9—12	208—1282
Там же, временный водоем в средней зоне дельты Волги, 5. VI 1975	10	6.90—7.80	20—22	861—1212
Рязанская обл., д. Назарьева, пруд рыбхоза „Пара“, 19. VI 1988	9	7.50—10.30	14—17	559—2501
Сем. <i>Limnadiidae</i>				
<i>Limnadia lenticularis</i> (Linnaeus, 1761)				
Молдова, Дубоссарский р—он, пруд Приднестровского рыбхоза, 29. VI 1989	24	6.20—8.30	12—22	262—1349
Тюменская обл., с. Абалак, пруды рыбхоза, 25. VII—3. VIII 1985	20	5.80—8.00	13—26	156—550
Там же, 23. VII 1986	7	5.80—6.60	12—15	266—486
Узбекистан, окрестности г. Карши, пруд Кашкадарь- инского рыбокомбината, 15. V 1989	18	4.80—5.90	9—12	117—338
Там же, окрестности г. Ташкента, пруд рыбопитом- ника, 25. V 1978	9	4.50—5.90	11—12	102—431
Всего	300	4.50—10.40	9—26	24—2501
<i>Eleptestheria ticiensis</i> (Balsamo-Grivelli, 1859)				
Тюменская обл., с. Абалак, пруды рыбхоза, 19. VII—5. VIII 1985	41	7.05—11.30	16—25	68—831
Там же, 20. VII 1987	31	7.70—10.30	17—19	154—599
Словакия, юго-восток, с. Новосад, временный водоем в поле, I. VI 1970	22	10.10—12.10	19—21	706—2450
Там же, с. Оборин, временный водоем в поле, I. VI 1970	14	7.60—9.40	17—19	184—837
Всего	108	7.05—12.10	16—25	68—2450
Сем. <i>Limnadiidae</i>				
<i>Limnadia lenticularis</i> (Linnaeus, 1761)				
Астраханская обл., временный водоем на территории заповедника, 12. VI 1988	11	4.50—5.40	11—12	73—224
Там же, пойой около р. Волги на территории заповед- ника, 27. VI 1989	10	8.50—10.70	3—7	287—715
Тюменская обл., с. Абалак, пруды рыбхоза, 20—31. VII 1985	117	9.10—14.55	5—14	403—2315
Там же, 3. VIII 1986	56	9.20—11.40	3—5	247—772
Словакия, юго-восток, с. Горни Бар, временный водоем около р. Днубе, 15. V 1970	5	9.80—14.30	9—13	745—1691
Всего	199	4.50—14.55	3—14	73—2315
Сем. <i>Limnadiidae</i>				
<i>Limnadia usureta</i> Hertzog, 1935				
Словакия, юго-восток, с. Горни Бар, временный водоем около р. Днубе, 15. V 1970	6	6.70—7.30	4—6	452—668

Таблица 1 (продолжение)

Место и время сбора	Количество самок, шт.	Длина раковины, мм	Количество полус прироста	Количество яиц в кладке самок, шт.
Там же, с. Медведов, временный водоем около р. Данубе, 16. V 1970	8	7.00—8.20	4—7	610—941
Всего	14	6.70—8.20	4—7	452—941
Сем. Cyclestheridae				
<i>Cyclestheria hislopi</i> (Baird, 1859)				
Куба, центральная часть водохранилища Понтесуэла, 7. V 1973	20	2.5—3.8	5—9	6—26
Индия, южная часть, пересыхающий водоем в Иринд-жалакуде, 1966—1967 [11]		2.5	5	1—14
Сем. Lynceidae				
<i>Lynceus brachyurus</i> O. F. Müller, 1776				
Ярославская обл., временный водоем около пос. Борок, 26. VI 1983	18	2.20—2.95		42—111
Там же, временный водоем около д. Постылыцево, 31. V 1983	7	3.60—4.60		148—575
Там же, временный водоем около д. Григорово, 22. VI 1984	33	2.35—3.33		34—258
Там же, временный водоем в лесу около д. Дьяконово, 24. VI 1983	12	2.83—3.43		100—395
Тверская обл., пос. Нерль, временный водоем в 5 км от р. Нерль, 8. VI 1977	17	2.98—4.05		181—655
Там же, временный водоем в пойме р. Реня, 9 VI 1976	18	1.68—2.03		96—113
Там же, временный водоем около д. Юркино по дороге Бежец-Кашин, 12. VI 1976	16	2.90—3.73		123—493
Там же, пруд у д. Максатихи по дороге Вышний Волочек—Бежецк, 11. VI 1976	20	2.05—2.73		27—106
Ивановская обл., временный водоем в окрестностях г. Шуя, 4. VI 1977	14	3.43—3.88		252—826
Там же, бочаг в пойме р. Клязьмы у ст. Гороховец, 5. VI 1977				
Владимирская обл., бочаг в пойме р. Уюдь около г. Коврова, 5. VI 1977	10	3.78—4.80		296—858
Рязанская обл., Окский заповедник, побережье оз. Толгата, 12. VI 1988	13	3.68—4.96		395—1233
Кировская обл., временный водоем около г. Яранска, 7. VI 1991	14	3.00—3.90		157—695
Курганская обл., побережье оз. Иткуль, 4. VIII 1979	24	2.00—2.80		22—66
Горно-Алтайская АО, небольшой лесной водоем около пос. Артыбаш, 12. VI 1990	5	4.10—4.60		1481—2424
Магаданская обл., побережье оз. Майорского около пос. Марково, 8. VIII 1975	22	2.70—3.20		122—445
Словакия, центрально-восточная часть, временный водоем около с. Сомотор, 1. VI 1970	28	2.80—3.70		150—991
Там же, юго-восточная часть, временный водоем около с. Крадува, 3. VI 1970	16	2.40—3.70		133—694
Канада, штат Альберта, временный водоем около г. Калгари, 6. VI 1971	18	2.70—4.20		239—1288
Там же, пруд в национальном парке, 15. VII 1975	5	2.30—2.60		70—170
Там же, побережье оз. Элитон, 8. VIII 1975	15	3.90—4.60		597—1436
Всего	8	3.40—3.60		302—560
	333	1.68—4.96		22—2424
<i>Lynceus dauricus</i> Thiele, 1907				
Читинская обл., Александрово-Заводской р-он, временный водоем около с. Николаевка, 17. VIII 1990	12	4.40—4.80		314—1617
Монголия, Чойбалсанский аймак, временный водоем около р. Керулен, 16. VIII 1965	3	5.50—5.60		2086—2099
Всего	15	4.40—5.60		314—2099
<i>Lynceus macleayanus</i> (King-Sars)				
Австралия, северная часть, временный водоем около р. Хей, 7. X 1936	3	3.30—4.20		23—28
<i>Lynceus sp.</i>				
Тюменская обл., с. Абалак, пруды рыбхоза, 23. VII—5. VIII 1985	57	4.55—6.59		674—4802



О количестве кладок, продуцируемых самками сем. Cyzicidae и Leptestheriidae, можно судить по числу полос прироста на раковине животных. На науплиальных стадиях в ходе линьки хитиновые покровы сбрасываются полностью, включая и зачаток раковины, который появляется на 3—4-й стадиях. На первой постларвальной стадии, когда формируется раковина, она представляет собой двуслойный вырост. При последующей линьке образуется промежуточный слой, после чего наблюдается разрыв по краю старой раковины. Внутренний слой отпадает со всей остальной шкуркой, а вновь образованный листок начинает выпячиваться за пределы предыдущего края, образуя полосу прироста. К периоду окончания выпячивания он расщепляется на два и его наружный слой прочно срастается со старым [1]. Таким образом, после очередной линьки на раковине появляется новая полоса роста. По количеству этих полос можно определить, после какой линьки рачок достигает половозрелости и сколько раз он линяет за генеративный период. Перед достижением половозрелости количество линек у рачков непостоянно. Определение границ репродуктивного периода выявило, что существуют пороговые размеры (табл. 1, 2), а соответственно и масса тела самок, ниже которых организм не способен к воспроизводству, несмотря на количество пройденных постларвальных линек. Так, рачки *Eocyclus orientalis* из рисового чека около оз. Кара-Терень (табл. 1) только после 16-й линьки достигли размера 4.2 мм и стали половозрелыми, в то же время самки этого вида из рисовых чек около р. Сырдарьи уже после 11-й линьки приступили к размножению. Такая же тенденция сохраняется не только внутри вида, но и внутри одной популяции, только с меньшими колебаниями (обычно в 2—3 линьки). Так, крупные особи *Leptestheria dahalacensis* из пруда рыбхоза с. Джапана в Грузии (см. табл. 1) достигали половозрелости уже после 9-й линьки, мелкие — после 11-й.

Таблица 2

Размеры и количество яиц в кладке самок конхострак

Семейство	Количество видов	Количество просмотренных самок, экз.	Длина самок, мм	Диаметр яиц, мкм	Количество яиц в кладке самки, шт.
Cyzicidae	4	645	4.20—11.60	121—187	57—5054
Leptestheriidae	2	408	4.50—12.10	109—170	24—2501
Limnadiidae	1	199	4.50—14.55	204—241	73—2315
Imnadiidae	1	14	6.70—8.20	186—207	452—941
Cyclestheriidae	1	20	2.50—3.80	277—378	6—26
Lynceidae	4	408	1.68—6.59	115—152	27—4802

Иногда маркером начала репродуктивного периода у представителей сем. Cyzicidae и Leptestheriidae может служить расстояние между линиями прироста на раковине. При благоприятных условиях жизни наблюдается широкое расстояние, при ухудшении условий оно сокращается. При достижении генеративного периода темпы соматического роста падают, так как часть энергии рачка идет на генеративный рост, и при последующих линьках полосы становятся более узкими. В зависимости от условий жизни рачка в том или ином водоеме (температура, прозрачность воды, плотность рачков, количество кислорода и пищи) это проявляется в большей или меньшей степени.

У Limnadiidae количество полос прироста не соответствует числу линек. По данным Бишопы [9], первые постларвальные линьки у *Limnadia stanleyana* King не приводят к образованию полос прироста. Очевидно, первые линьки после метаморфоза протекают по науплиальному типу и хитиновые покровы сбрасываются полностью. Таким образом, у Limnadiidae, в отличие от представителей сем. Cyzicidae и Leptestheriidae, рачки достигают репродуктивного периода при 3—5 полосах прироста (см. табл. 1). У Lynceidae раковина не имеет полос прироста. Этому соответствует тип линьки, свойственный данным животным, а именно: раковина в виде двуслойной складки сбрасывается при каждой линьке полностью.

Размеры половозрелых особей в пределах одного вида колеблются в 1.5—3 раза (см. табл. 1), что объясняется разнообразными условиями жизни рачков, а также тем, что соматический рост после достижения половозрелости не прекращается. Минимальные размеры тела наблюдаются у самок из сем. Lynceidae и Cyclestheriidae, максимальные — из сем. Limnadiidae (см. табл. 2). Темпы соматического роста самцов в генеративный период несколько выше, чем у самок, поэтому самцы, как правило, крупнее.

Плодовитость самок этой группы очень высока по сравнению с другими ракообразными и может колебаться у одного вида на 1—2 порядка. Так, у самок *Eocyclus orientalis* из разных популяций плодовитость изменялась от 57 до 5054 яиц в одной кладке. Значительная вариабельность этого параметра наблюдается не только на видовом уровне, но и на популяционном, составляя у девяти проанализированных видов 14—62 % (табл. 3). На уровне отряда у исследованных конхострак минимальная плодовитость наблюдалась у *Cyclestheria hislopi* (сем. Cyclestheriidae), тропического вида, для которого характерны полициклия, небольшие размеры тела и самые крупные яйца, максимальная плодовитость — у моноциклических представителей сем. Cyzicidae

(*Eocyzicus orientalis*, *Cyzicus tetracerus*) и сем. Lynceidae (*Lynceus dauricus*, *L. brachyurus*) (табл. 1, 2).

Таблица 3

Коэффициенты вариации репродуктивных показателей самок конхострак

Вид	Репродуктивный показатель		
	количество яиц в кладке	размер яиц в одной кладке	размер яиц самок популяции
<i>Eocyzicus orientalis</i>	14—52	0.5—2.9	1.6—4.2
<i>Cyzicus tetracerus</i>	17—38	0.9—3.2	1.2—4.0
<i>Caenestheria davidi</i>	21—44	1.1—2.7	2.8—3.4
<i>Caenestheria sp.</i>	17—37	2.3—3.6	1.0—3.5
<i>Leptestheria dahalacensis</i>	23—62	0.3—3.9	0.8—5.2
<i>Eoleptestheria ticlensis</i>	21—40	1.1—2.6	1.6—5.5
<i>Limnadia lenticularis</i>	25—31	1.1—4.6	3.5—4.1
<i>Imnadia yeyetta</i>	22—33	2.1—4.3	2.3—4.9
<i>Lynceus brachyurus</i>	24—53	0.7—3.5	1.5—5.5
Для отряда	14—62	0.3—4.6	0.8—5.5

Сравнительный анализ материала по количеству яиц в кладке и размерам самок показал, что плодовитость рачков возрастает по мере увеличения размеров тела. Высокие коэффициенты корреляции, полученные для *Eocyzicus orientalis* из прудов Куринского рыбхоза в Азербайджане (0.812), *Caenestheria sp.* и *Limnadia lenticularis* из прудов Абалакского рыбхоза Западной Сибири (0.872 и 0.713 соответственно), позволили установить параболическую связь между этими параметрами. У других видов коэффициент корреляции был значительно ниже (0.4—0.6), что связано или с большим разбросом данных по плодовитости одно-размерных особей или с более узким размерным диапазоном.

Связь размера яйца в кладке с плодовитостью самки нами не выявлена. Несмотря на то что количество яиц в кладке может меняться более чем на порядок, размеры яиц независимо от числа их в кладке относительно стабильны (табл. 2), небольшие колебания диаметра яйца не носят закономерный характер, а коэффициент вариации не превышает 3 % (см. табл. 3). Еще более стабильны размеры яиц из одной кладки (см. табл. 3). На уровне отряда самые крупные яйца у *Cyclestheria hislopi* из сем. Cyclestheriidae, у вида, для которого характерны развитие эмбрионов сразу же после откладки яиц и минимальная плодовитость. У представителей сем. Cyzicidae, Leptestheriidae и Lynceidae яйца значительно мельче, их диаметр не превышает

200 мкм, сем. Limnadiidae и Imnadiidae по размерам яиц занимают промежуточное положение (см. табл. 2).

В лабораторных условиях число яиц в кладках *Eocyzicus orientalis*, *Caenestheria sp.*, *Limnadia lenticularis* и *Lynceus brachyurus* варьировало от 50 до 1 тыс. За время эксперимента самки *Lynceus brachyurus* дали максимально 10 пометов, самки остальных видов — 4—6, что значительно меньше, чем в естественных условиях. Время созревания каждой кладки колебалось от 2 до 6 сут. Динамика времени созревания кладки, как правило, соответствовала динамике плодовитости, т. е. по мере увеличения числа яиц в кладке время, необходимое для ее созревания, возрастало. У *Lynceus brachyurus* в конце репродуктивного периода наблюдалась обратная связь: несмотря на уменьшение количества яиц в кладке, время ее созревания увеличивалось.

Так как число яиц в кладках, количество кладок и время их созревания значительно варьировали не только между видами, но и между отдельными особями одного вида, для сравнения репродуктивных способностей самок указанных выше видов была рассчитана скорость откладки яиц, т. е. отношение суммарного количества яиц, выметанных самкой, к времени, за которое эти яйца продуцируются [3]. Эта величина оказалась более стабильным показателем и колебалась у пяти видов конхострак от 49 до 77 яиц/сут (табл. 4).

Таблица 4

Удельная плодовитость самок Conchostraca в условиях эксперимента

Вид	Время наблюдения, сут	Суммарная плодовитость самки за период наблюдения, шт	Удельная плодовитость
<i>Eocyzicus orientalis</i>	15	750	50 ± 8
<i>Caenestheria sp.</i>	17	1038	61 ± 6
<i>Leptestheria dahalacensis</i>	13	1001	77 ± 14
<i>Limnadia lenticularis</i>	22	1380	64 ± 11
<i>Lynceus brachyurus</i>	32	1568	49 ± 4

<sup>1</sup> Даны средние из 20 наблюдений ± ошибка средней.

По количеству яиц в кладке и числу пометов самок в естественных условиях нами рассчитано количество яиц, продуцируемое самкой за ее жизнь. Эта величина составила у *Eocyzicus orientalis* 3500—12100 шт. (Азербайджан, пруды Куринского рыб-

завода), у *Leptestheria dahalacensis* 2100—10300 шт., *Eoleptestheria ticiensis* 3000—8600 шт., *Limnadia lenticularis* 10500—16400 шт., *Caenestheria* sp. 2800—6300 шт. (Зап. Сибирь, пруды Абалакского рыбхоза).

Высокие показатели плодовитости выделяют представителей этой группы из других ракообразных и объясняются условиями их жизни. Конхостраки живут в эфемерных или мелких постоянных водоемах, которые характеризуются неустойчивым режимом по ряду параметров — температуре, pH, кислороду, солености, выпадению осадков и испарению воды. Животные этой группы выработали ряд адаптаций, позволяющих им жить в таких экстремальных условиях. Рачки, как правило, моноциклически. Несмотря на большое количество ювенильных стадий они способны в короткие сроки достичь половозрелости и отложить яйца до высыхания воды в водоеме. В зависимости от температуры воды и времени существования водоема активная фаза жизненного цикла обычно длится от 2 нед. до 1.5—2 мес, все остальное время года популяции представлены покоящимися яйцами, для которых характерен ангидриобиоз. Яйца конхострак покрыты двумя оболочками — внутренней, тонкой, и наружной, толстой. Плотная наружная оболочка, очевидно, замедляет скорость обезвоживания на воздухе и обеспечивает в дальнейшем сохранение жизнеспособности яйца, предохраняя его от солнечного света и механического повреждения [5]. Такие диапаузирующие яйца конхострак способны длительное время (более 10 лет) переносить высушивание [2, 10].

Высокая плодовитость рачков, так же как и наличие диапаузирующих яиц, подстраховывает их в случае неблагоприятных условий. Если в многоводные годы в долго существующих временных водоемах генеративный период конхострак может превышать ювенильный в 2—4 раза и самки в таких условиях дают от 10 до 20 пометов, то в маловодные годы рачки в лучшем случае успевают продуцировать только несколько порций яиц и часто погибают из-за преждевременного обсыхания водоема, до того, как самки начали откладывать яйца. Иногда маловодные годы наблюдаются ряд лет, и каждый год рачки могут погибать, не достигнув половозрелости. Очевидно, у водных организмов с низкой плодовитостью это может привести к популяционным катастрофам. Покоящиеся яйца конхострак находятся в водоеме в гетерогенных условиях, поэтому при заполнении водоема водой не из всех яиц идет вылупление. Часть яиц остается в грунте в резерве, что защищает популяцию от гибели в случае неоднократного преждевременного обсыхания водоема. Лишь длитель-

ная засуха истощает запас „резервных” яиц, и популяция погибает [8].

Таким образом, наличие покоящихся яиц, сохранение их жизнеспособности при длительном ангидриобиозе и высокий репродуктивный потенциал, выделяющий конхострак из других Euphyllopoda, позволяет этим „живым ископаемым” реализовать-ся в экстремальных условиях эфемерных водоемов.

#### Список литературы

1. Братчик Р. Я., Монаков А. В. Некоторые особенности линьки листоногих раков (*Crustacea, Conchostraca*) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 64.
2. Добрынина Т. И., Братчик Р. Я. Влияние температуры на эмбриональное развитие *Eocyclus orientalis* Dadau (*Branchiopoda, Conchostraca*) // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л., 1989.
3. Хмелева Н. Н. Закономерности размножения ракообразных. Минск, 1988.
4. Цхомелидзе О. И., Сергеева Ж. Н. К биологии массовых форм зоопланктона для искусственного разведения // Тр. науч.-исслед. рыбохозяйственной станции Грузии. Тбилиси, 1964. Т. 9.
5. Belk D. Function of the conchostracan egg shell // *Crustaceana*. 1970. Vol. 19, N 1.
6. Belk D. The biology and ecology of *Eulimnadia antlei* Mackin (*Conchostraca*) // *Southwest. Natur.* 1972. Vol. 16, N 3—4.
7. Bishop J. Adaptation of *Limnadia stanleyana* King (to a temporary freshwater environment // Ph. D. Thesis. Univ. Sydney, 1966.).
8. Bishop J. A. Some adaptations of *Limnadia stanleyana* King (*Crustacea: Branchiopoda: Conchostraca*) to a temporary freshwater environment // *J. Animal. Ecol.* 1967. Vol. 36, N 3.
9. Bishop J. A. Aspects of the post-larval life history of *Limnadia stanleyana* King (*Crustacea, Conchostraca*) // *Austral. J. Zool.* 1968. N 16.
10. Mattox N. T., Velardo J. T. Effect of temperature on the development of the eggs of a conchostracan phyllopod, *Caenestheriella gynecia* // *Ecology*. 1950. Vol. 31, N 4.
11. Nair K. K. N. Observations on the biology of *Cyclestheria hislopi* (Baird.), (*Conchostraca: Crustacea*) // *Arch. Hydrobiol.* 1968. Vol. 65, N 1.
12. Zaffagnini F. Contributo alla conoscenza della biologia riproduttiva dei Fillopodii *Conchostraci*: I. Osservazioni sull' accrescimento e sul ciclo riproduttivo di *Limnadia lenticularis* (L.) // *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* „Dott. M. Marchi”. 1967. Vol. 21.

Л. Г. Буторина

# О РЕПРОДУКТИВНОЙ АКТИВНОСТИ ВЕТВИСТОУСОВОГО РАКООБРАЗНОГО *POLYPHEMUS PEDICULUS* (L.) (CLADOCERA)

Показано, что репродуктивная активность *Polyphemus pediculus* характеризуется разнообразием стратегии, пластичностью, высоким потенциалом, варьирует в сезонном и зональном аспектах. Температурные интервалы размножения и жизнедеятельности вида совпадают. Характер взаимосвязи плодовитости, размера тела и температуры среды определяется типом самок и воспроизводимых ими яиц.

Исследованию плодовитости пресноводных низших ракообразных в разных экологических условиях и географических зонах посвящено большое количество работ. Однако основная масса имеющихся данных, установленные закономерности размножения относятся к репродуктивной активности партеногенетических самок, производству субитанных яиц. Размножение гамогенетических самок, производство покоящихся—латентных яиц, его закономерности, количественное выражение остаются вне поля зрения исследователей. В силу этого популяционные и видовые уровни толерантности и экологической пластичности, репродуктивные границы и потенциальные возможности размножения видов оказываются неточными, что приобретает особое значение в условиях нарастающего антропогенного пресса на водоемы.

Цель данной работы состояла в проведении всестороннего исследования репродуктивной активности *Polyphemus pediculus* (L.), определения широты его экологической пластичности и репродуктивных возможностей.

В качестве критерия количественной оценки репродуктивной активности самок и ее изменений на протяжении вегетационного сезона в водоемах разной географической широты был использован показатель индивидуальной плодовитости, широко применяемый для ракообразных [11] и представляющий собой среднее количество яиц в одном помете у одной самки определенного размера. За интенсивность размножения вида было принято число яиц, произведенное одной самкой за определенный отрезок времени [11, 14].

© Л. Г. Буторина

Определение индивидуальной плодовитости *P. pediculus* производили у самок, выловленных из агрегаций в планктоне и выращенных в стеклянных садках-обручах на специальной установке в естественных условиях [2].

Отбор самок из естественных агрегаций в прибрежье Рыбинского водохранилища, окрестных рек, прудов и временных водоемов Ярославской области осуществляли 2 раза в неделю с апреля по октябрь на протяжении 6 лет. В течение вегетационного сезона 1974 г. были проведены четыре ежемесячных рейса по всей мелководной зоне Рыбинского водохранилища. Отбор самок из шести озер Карелии производили ежедневно в течение июня-июля 1974 г., а из озер островов Ладожского озера одноразово в июле-августе 1979 г. Всего было исследовано 7826 партеногенетических и 2893 гамогенетических самок из водоемов Ярославской области и 917 и 232 соответственно из озер Карелии.

Из отловленной массы рачков для исследования отбирали лишь самок со зрелыми, готовыми к откладке эмбрионами и латентными яйцами. Такие самки резко выделялись из общей массы особей. Их выводковые камеры имели максимальный размер и шаровидную форму. Зрелые эмбрионы отличаются черными глазами, а латентные яйца — большим размером, округлостью и четко выраженными оболочками. Верх выводковой камеры гамогенетической самки, готовящейся к откладке своей единственной порции яиц, за которой следует ее гибель, в большинстве случаев был яркокрасным.

У исследуемых особей производили подсчет эмбрионов или яиц, замер длины тела по прямой от наружной окружности головы до конца брюшка в месте отхождения от него хвостового стебля.

В садки помещали по 1—10 новорожденных или половозрелых самок. Их просмотр, замер длины тела и подсчет эмбрионов, готовых к отрождению, осуществляли ежедневно вплоть до гибели рачков. Инкубацию самок производили непрерывно на протяжении трех вегетационных сезонов. Всего было исследовано 2560 партеногенетических особей.

При отлове самок из водоемов и их просмотре из садков производили замер температуры воды в месте нахождения агрегации или пенопластовой пластины с садками.

По литературным данным, количество эмбрионов в одном помете у партеногенетических самок *P. pediculus* не превышает 40 [21], латентных яиц у гамогенетических — 7—8 [18, 19, 21—23]. По нашим наблюдениям, индивидуальная плодовитость партеногенетических самок из водоемов Ярославской области колеблется от 1 до 60 (табл. 1). У особей, выращенных в садках, — от 1 до 18, у обитающих в озерах Карелии — от 1 до 13 эмб-

Таблица 1  
Размер и индивидуальная плодовитость партеногенетических самок  
в водоемах Ярославской области

n	Температура, °C			Длина тела, мм			Количество яиц на 1 особь, шт.					
	Min	Max	$\bar{X}$	$\sigma$	$C_p$	$\sigma$	Min	Max	$\bar{X}$	$\sigma$	$C_p$	$\sigma$
Апрель												
822	3.0	15.0	9.372	3.378	0.363	0.53	0.53	1.05	0.764	0.057	0.076	6
Май												
2155	7.0	19.3	13.908	2.871	0.180	0.48	1.00	0.708	0.075	0.106	1	48
Июнь												
1685	11.3	25.5	18.857	3.059	0.162	0.48	1.13	0.699	0.103	0.147	1	48
Июль												
1790	15.0	28.2	21.332	2.652	0.124	0.40	0.95	0.644	0.075	0.113	1	24
Август												
1948	10.2	23.1	16.716	3.019	0.181	0.53	1.00	0.746	0.077	0.103	2	23
Сентябрь												
1441	4.2	16.5	12.762	2.285	0.179	0.60	1.10	0.817	0.075	0.092	2	24
Октябрь												
68	5.4	13.0	12.049	1.549	0.129	0.75	1.00	0.896	0.047	0.052	3	18
За вегетационный сезон												
9909	3.0	28.0	16.290	3.850	0.221	0.40	1.13	0.725	0.106	0.145	1	60

Примечание. Здесь и в табл. 2—4: Min — минимальное значение, Max — максимальное,  $\bar{X}$  — среднее,  $\sigma$  — среднеквадратическое отклонение,  $C_p$  — коэффициент вариации, n — число исходных данных.

рионов (табл. 2). Количество яиц в выводковой камере у гамогенетических самок в Ярославской области не превышает 10, а в озерах Карелии — 4 (табл. 2, 3).

Индивидуальная плодовитость гамогенетических самок варьирует как в сезонном, так и в зональном аспектах. В водоемах Ярославской области наименьшее количество яиц обнаружено у самок в мае при первом появлении разнополых особей (см. табл. 3). К осени их индивидуальная плодовитость возрастает, но крайне медленно. В июне—августе число яиц в выводковых камерах гамогенетических самок увеличивается в 1.2—1.4 раза, в сентябре — в 1.6, а в октябре — в 2 раза по сравнению с их количеством в мае (см. табл. 3). Наиболее часто в течение вегетационного сезона самки имеют 3 яйца. В августе—сентябре особи с 4—6 яйцами встречаются в Рыбинском водохранилище чаще, чем в мае—июне. В конце сентября—октябре основная масса самок содержит 6—8 яиц, как у особей в озерах Альп [23], Гренландии [19], Англии [18] и других северных стран [22].

С продвижением на север как средняя, так и максимальная индивидуальная плодовитость гамогенетических самок снижается в 2.2—2.5 раза (см. табл. 2, 3).

Индивидуальная плодовитость партеногенетических самок *P. pediculus* более лабильна и варьирует во всех аспектах сильнее, чем гамогенетических (см. табл. 1—3). От весны к осени она снижается. Эта закономерность характерна для всех видов Cladocera [10]. Наибольшее как максимальное, так и среднее количество эмбрионов в помете наблюдается у самок в апреле (см. табл. 1). В мае—июне их плодовитость снижается в 1.4—1.5 раза, в июле—сентябре — в 2.4—2.9, в октябре становится в 3.2 раза ниже, чем в апреле.

Индивидуальная плодовитость партеногенетических самок снижается при изменении плотности агрегации или подопытной группировки. Плодовитость одиночных особей в садках в 1.5—1.9 раза ниже, чем таких же самок из естественных сообществ в том же водоеме при одинаковой температуре среды и условиях питания.

Особенно резко меняется индивидуальная плодовитость партеногенетических самок со сменой географической широты обитания. В озерах Карелии ее максимальные значения почти в 4 раза, а средние в 3—6.5 раза ниже, чем в Рыбинском водохранилище и прилегающих к нему водоемах (см. табл. 1, 2).

Средние значения индивидуальной плодовитости самок отражают условия существования вида в данной местности [4] и служат видовой константой размножения [12]. Исходя из этих определений можно сделать вывод, что условия существования популяции *P. pediculus* в водоемах средней полосы России значи-

Таблица 2

Размер и индивидуальная плодovitость самок *P. pediculus* при разных условиях обитания

n	Температура, °C			Тип самки	n	Длина тела, мм				Количество яиц на 1 особь, шт.			
	Min	$\bar{M}_x$	$\sigma$			Min	Max	$\bar{X}$	$\sigma$	Min	Max	$\bar{X}$	$\sigma$

Самки в Рыбинском водохранилище, май—сентябрь

59 12.0 24.2 17.69 2.66 0.15 Партеногенетический 644 0.37 0.88 0.56 0.11 0.20 1 18 6.28 2.22 0.35

Озера Карелии, июль—август

25 13.6 16.0 14.26 0.60 0.04 Партеногенетический 917 0.40 0.83 0.60 0.07 0.12 1 13 4.24 2.37 0.56

Гамогенетический 232 0.45 0.68 0.56 0.05 0.09 1 4 1.63 0.66 0.41

Таблица 3

Размер и индивидуальная плодovitость гамогенетических самок *P. pediculus* в водоемах Ярославской области

n	Температура, °C				Длина тела, мм				Количество яиц на 1 особь, шт.						
	Min	Max	$\bar{X}$	$\sigma$	C	Min	Max	$\bar{X}$	$\sigma$	C	Min	Max	$\bar{X}$	$\sigma$	C
Май															
167	11.2	19.3	17.853	1.599	0.090	0.50	0.80	0.634	0.065	0.103	1	5	2.719	0.937	0.345
Июнь															
484	17.7	24.0	20.857	1.911	0.092	0.47	0.83	0.676	0.067	0.099	1	6	2.537	0.964	0.369
Июль															
573	15.0	28.2	22.314	3.152	0.142	0.43	0.85	0.662	0.069	0.104	1	7	2.536	1.297	0.511
Август															
534	10.2	21.7	16.903	1.507	0.089	0.60	0.83	0.744	0.042	0.057	2	6	3.650	0.885	0.242
Сентябрь															
1149	4.0	16.5	12.264	2.900	0.236	0.58	0.93	0.754	0.046	0.061	1	8	3.233	1.466	0.453
Октябрь															
1002	5.4	13.0	9.162	2.157	0.235	0.65	1.05	0.830	0.045	0.054	2	10	5.731	1.316	0.230
За вегетационный сезон															
3907	4.0	28.2	14.712	5.021	0.341	0.43	0.98	0.743	0.085	0.114	1	10	3.563	1.622	0.455

тельно лучше, чем в олиготрофных и болотистых озерах Карелии (см. табл. 1—3). Видовая константа размножения *P. pediculus* в водоемах средней полосы значительно выше, чем у других ветвистоусых, особенно у видов, обитающих в глубоководных частях пресных водоемов [10, 14].

Н. Н. Хмелевой [14] установлено, что температурный интервал размножения 100 видов низших ракообразных намного уже границ их жизнедеятельности. Диапазон температур, при которых происходит их воспроизводство, обнаруживает четкую связь с верхней летальной температурой существования ракообразных. Исследование закономерностей процесса воспроизводства субитанных и латентных яиц у *P. pediculus* показало, что температурный интервал его размножения значительно отличается от такового у других ракообразных. Он широк, захватывает диапазон от 3 до 28.2 °C, совпадает с границами жизнедеятельности вида, составляя таким образом исключение в классе ракообразных.

Диапазон „наиболее благоприятных для размножения температур” [14, с. 14] у *P. pediculus* не является стабильной величиной для вида, как это принято считать. Он определяется типом самок и воспроизводимых ими яиц, что отмечается впервые для ракообразных. Диапазон наиболее благоприятных температур для размножения гамогенетических самок *P. pediculus* и воспроизводства латентных яиц 5—13 °C. Он приближается к нижней границе жизнедеятельности вида. Диапазон наиболее благоприятных температур для размножения партеногенетических самок *P. pediculus* и воспроизводства субитанных яиц 16.0—18.7 °C. Он значительно уже, чем у гамогенетических самок, и приближается, как и у всех ракообразных, к верхней границе жизнедеятельности вида.

Данный диапазон, по мнению Н. Н. Хмелевой [14], свидетельствует об истории происхождения пойкилотермного вида и тех климатических условиях, в которых он достиг процветания. Широта и различия температурного интервала размножения самок *P. pediculus*, производящих яйца разного назначения, указывают на северное происхождение рачка, его принадлежность к группе древнейших вселенцев в континентальные водоемы, а также на широту экологических границ размножения, распространения вида, его доминирование в водоемах средней полосы Северного полушария.

Индивидуальная плодовитость низших ракообразных определяется воздействием комплекса абиотических и биологических факторов, среди которых наиболее важными следует считать температуру среды и условия питания [4, 9, 14, 17, 24, 25]. Температура среды воздействует на плодовитость особей двояко: непосредственно и опосредованно — через условия светового дня, пи-

тание и темп роста [11, 14, 16]. Плодовитость большинства ракообразных растет вместе с увеличением их размера [6, 8, 11, 13, 15, 16, 20, 21, 23]. Взаимосвязь температуры среды, размеров тела и плодовитости самок носит, по мнению многих исследователей, постоянный для вида характер, описывается уравнениями различного типа со стабильными константами и коэффициентами [11, 14].

Количественная характеристика репродуктивной активности *P. pediculus* на протяжении вегетационного сезона в водоемах разной географической широты и условий обитания показала неравнозначность воздействия одних и тех же факторов среды на самок одной элементарной популяции. Их плодовитость, кроме вышеперечисленных факторов, определяется принадлежностью самки к партеногенетическому или гамогенетическому типу, т. е. связана с особенностями воспроизводства латентных или субитанных яиц. Процесс их формирования и развития связан с физиологическими различиями вынашивающих их самок. Они генетически predetermined и сопровождаются адекватными изменениями в потребностях, факторном восприятии и ответной реакции самок на одни и те же условия окружающей среды. Партеногенетические самки *P. pediculus* раньше, чем гамогенетические, достигают половозрелости, имеют большую продолжительность жизни, характеризуются значительной интенсивностью и лабильностью роста, плодовитости, большим числом линек, количеством производимых пометов, сокращенным периодом их развития и рождением сформированных рачков, а не откладкой яиц [2]. Характер взаимосвязи температуры среды, длины тела и плодовитости самок при производстве яиц разного назначения и, тем более, у раздельно существующих самок вида не может быть одинаковым и стабильным. Статистический анализ данных обоих процессов воспроизводства подтвердил непостоянство и значительные различия степени взаимосвязи данных величин в пределах одного вида.

Индивидуальная плодовитость гамогенетических самок находится в прямой зависимости от длины тела и в обратной — от температуры среды (рис. 1), как у большинства пресноводных *Cladocera* [25]. Судя по коэффициентам корреляции, взаимосвязь данных величин у гамогенетических самок более стабильна и выше, чем у партеногенетических (табл. 4). Она остается неизменной не только на протяжении вегетационного сезона в одном водоеме, но и при смене географической широты обитания (см. рис. 1). Индивидуальная плодовитость гамогенетических самок в большей степени зависит от размеров тела, чем от температуры среды (см. табл. 4). В этом случае гамогенетические самки *P. pediculus* составляют исключение из общей закономер-

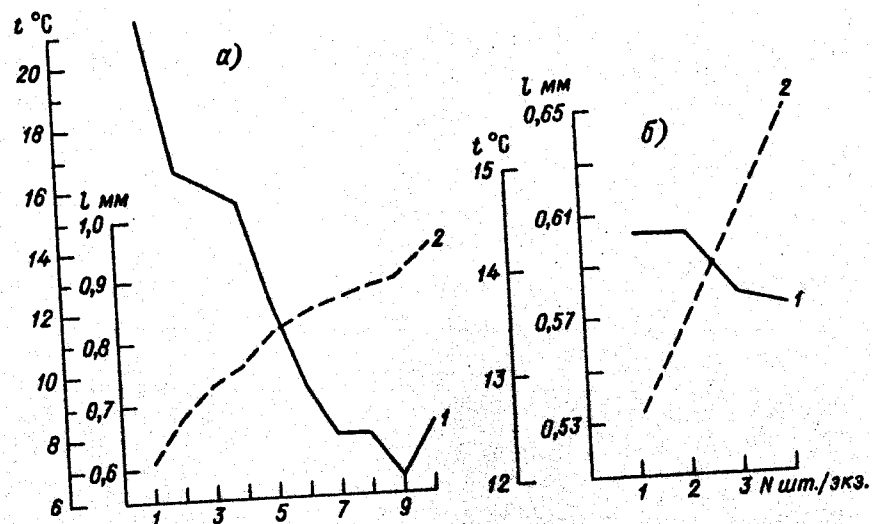


Рис. 1. Изменение индивидуальной плодовитости гамогенетических самок *P. pediculus* в зависимости от из размера (2) и температуры (1) среды. а — в прибрежье Рыбинского водохранилища, б — в озерах Карелии. Интервал статистической обработки:  $t - 1^\circ\text{C}$ ,  $N - 1$  яйцо,  $l - 0.05$  мм. Количество исходных данных см. в табл. 2, 3.

ности воздействия температуры на плодовитость ракообразных [11]. По всей видимости, температура среды оказывает влияние на плодовитость гамогенетических самок только как опосредованный фактор. Она определяет размер их тела, т. е. их продолжительность жизни, а следовательно, и число копуляций, от которого в конечном итоге зависит количество яиц в единственной вынашиваемой ими кладке [1, 2].

Коэффициент множественной корреляции ( $R$ ) индивидуальной плодовитости гамогенетических самок, размера их тела и температуры среды имеет стабильное значение для водоемов разной географической широты при разной длине светового дня, температуре и трофности:  $R = 95.5...98.0\%$   $n$  рядов 10—27, критерий Фишера  $F = 83.3...93.5$ ,  $S$  — стандартная ошибка предсказания, равная 0.128—0.716. Данная особенность свидетельствует об ограниченности и постоянстве экологического комплекса, определяющего индивидуальную плодовитость особей с коротким жизненным циклом и одной кладкой яиц. Двуполое размножение и

производство латентных яиц является более древним и консервативным репродуктивным процессом, чем воспроизводство субитанных яиц. Оно в большей степени определяется эндогенными факторами, чем партеногенетическое размножение.

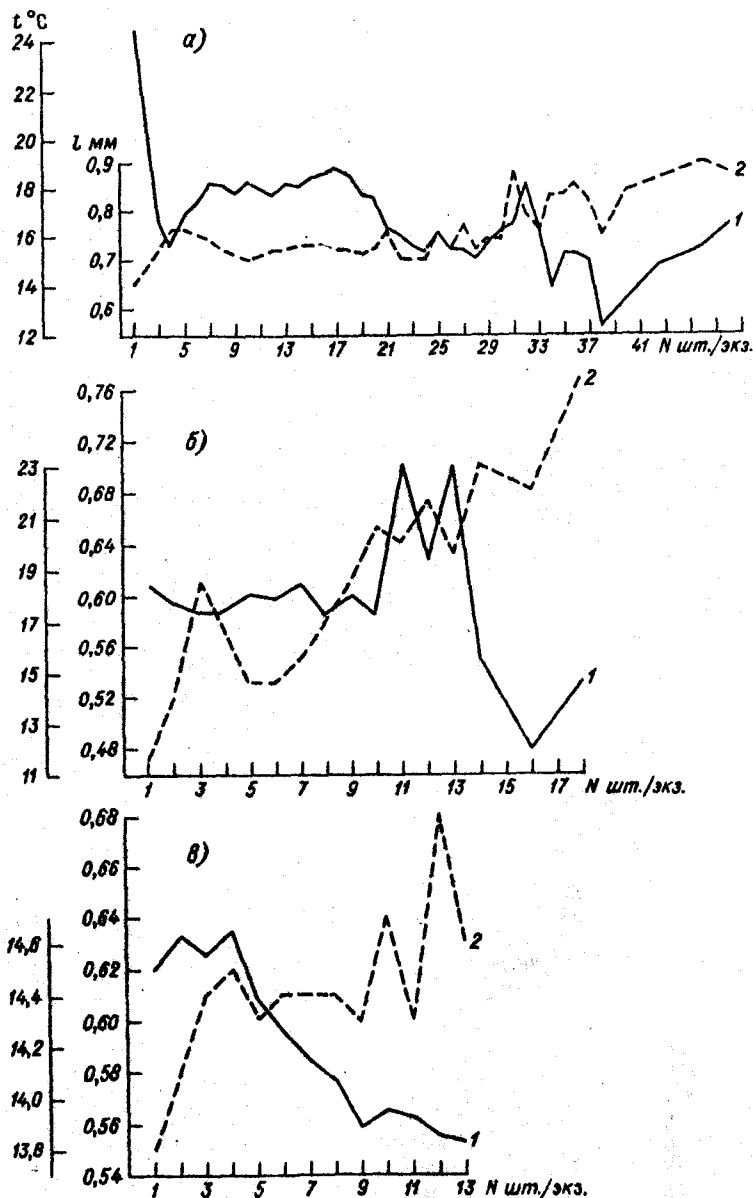
Таблица 4  
Зависимость индивидуальной плодовитости самок ( $N$  шт./экз.) от их размера ( $l$  мм) и температуры среды ( $t$   $^\circ\text{C}$ )

Месяц	n	Коэффициент корреляции		
		N-l	N-t	l-t
Рыбинское водохранилище				
Апрель	<u>822</u>	<u>0,014</u>	<u>- 0,283</u>	<u>0,914</u>
	—	—	—	—
Май	<u>2062</u>	<u>0,343</u>	<u>- 0,097</u>	<u>- 0,284</u>
	<u>167</u>	<u>0,717</u>	<u>- 0,465</u>	<u>- 0,547</u>
Июнь	<u>1685</u>	<u>0,144</u>	<u>- 0,427</u>	<u>0,089</u>
	<u>484</u>	<u>0,519</u>	<u>- 0,328</u>	<u>0,081</u>
Июль	<u>1790</u>	<u>0,267</u>	<u>- 0,320</u>	<u>- 0,248</u>
	<u>573</u>	<u>0,779</u>	<u>- 0,087</u>	<u>- 0,119</u>
Август	<u>1948</u>	<u>0,405</u>	<u>- 0,084</u>	<u>- 0,182</u>
	<u>534</u>			
Сентябрь	<u>1441</u>	<u>- 0,162</u>	<u>0,021</u>	<u>- 0,057</u>
	<u>1149</u>	<u>0,615</u>	<u>- 0,369</u>	<u>- 0,291</u>
Октябрь	—	—	—	—
	<u>1002</u>	<u>0,367</u>	<u>- 0,430</u>	<u>- 0,162</u>
За вегета-	<u>7826</u>	<u>0,051</u>	<u>- 0,295</u>	<u>- 0,356</u>
ционный	<u>2893</u>	<u>0,726</u>	<u>- 0,551</u>	<u>- 0,747</u>
сезон				
Озера Карелии				
	<u>917</u>	<u>0,234</u>	<u>- 0,258</u>	<u>- 0,259</u>
	<u>232</u>	<u>0,736</u>	<u>- 0,614</u>	<u>- 0,965</u>

Примечание: В числителе данные для партеногенетических самок, в знаменателе — для гамогенетических.

Зависимость индивидуальной плодовитости партеногенетических самок *P. pediculus* от длины их тела и температуры среды имеет более сложный и переменный характер (см. табл. 4). Степень их взаимосвязи колеблется не только на протяжении вегетационного сезона в одном водоеме, но и со сменой географической широты обитания вида (рис. 2). Индивидуальная плодовитость партеногенетических самок в большей степени зависит от





температуры среды, чем от размеров тела (см. табл. 4). В озерах Карелии доминирующее значение прогресса воды снижается. В условиях севера плодовитость партеногенетических самок становится более стабильной и в равной мере определяется эндогенными и экзогенными факторами.

По всей видимости, температура среды оказывает на плодовитость партеногенетических самок всегда двойное действие — прямое и опосредованное, проявляемые одновременно, но в разной степени. Доминирующая форма воздействия меняется вместе со сменой светового дня, сезона года, условий и широты обитания. Температура среды влияет на размер тела и интенсивность размножения партеногенетических самок, однако характер их взаимосвязи неоднозначный, вариабельный. Он определяется воздействующей температурой и в соответствии с ней делится на три типа: 1 — при воздействии диапазона температур, наиболее благоприятных для размножения партеногенетических самок, 2 — выше и ниже его пределов и 3 — близких к границам жизнедеятельности вида (см. рис. 2).

При температуре среды, составляющей диапазон, наиболее благоприятный для размножения партеногенетических самок, их индивидуальная плодовитость как бы не зависит ни от температуры среды, ни от размеров тела самки (рис. 2 а), изменяясь от 5 до 33 шт./экз., т. е. в 6—6.6 раза, при относительно незначительных изменениях длины тела (на 0—0.05 мм) и температуры среды (на 2—3 °C). Основным фактором, определяющим плодовитость партеногенетических самок в данных температурных условиях, по всей видимости, становится плотность популяции, ее демографический состав, химический сигнал вида, т. е. экзогенный фактор [3].

При температуре среды выше и ниже диапазона благоприятных ее значений основным фактором, определяющим плодовитость партеногенетических самок, становится прогрев воды (см. рис. 2). Взаимосвязь носит обратный характер, свойственный всем *Cladocera* [11]. При понижении температуры среды индивидуальная плодовитость самок и длина их тела возрастают, достигая максимальных значений, а при повышении — резко снижаются до минимальных (см. табл. 1).

Рис. 2. Изменение индивидуальной плодовитости партеногенетических самок *P. pediculus* в зависимости от их размера (2) и температуры среды (1).

а — в прибрежье Рыбинского водохранилища и окрестных водоемах; б — в садках, установленных в прибрежье Рыбинского водохранилища; г — в озерах Карелии.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Количество исходных данных см. в табл. 1, 2.

При температуре среды, близкой к границам жизнедеятельности вида, основным фактором, определяющим плодовитость партеногенетических самок, становится длина их тела, которая находится в обратной зависимости от размеров самки и практически не зависит от температуры среды как непосредственного, так и опосредованного фактора (см. табл. 4, сентябрь). При температурах, близких к летальным, плодовитость партеногенетических самок, скорее всего, определяется только эндогенным фактором. Она генетически обусловлена в размерах, необходимых лишь для сохранения вида в данных условиях, и обычно имеет минимальные значения (табл. 1).

Коэффициент множественной корреляции индивидуальной плодовитости партеногенетических самок, размера их тела и температуры среды отличается непостоянством. Он колеблется в водоемах разной географической широты, в зависимости от продолжительности светового дня и трофности:  $R = 46.3...88.2\%$ ,  $n$  рядов = 18...27,  $F = 3.3...26.1$ ,  $S = 0.801...2.207$ . Его вариабельность указывает на многофакторную зависимость, широту и непостоянство состава экологических факторов, неоднозначность их действия, смену доминирующего компонента в комплексе, оказывающем влияние на плодовитость особей с продолжительным жизненным циклом и значительным числом производимых помотов.

В закономерностях воздействия температуры среды на плодовитость, размер особей, характер взаимосвязи этих величин особое место занимают самки, вышедшие из латентных яиц, т. е. 1 поколение рачков в планктоне. В отличие от других самок вида, длина их тела меняется пропорционально температуре среды, а индивидуальная плодовитость практически не зависит от размера (см. табл. 4). Самки быстро растут, поскольку температура воды возрастает почти в 5 раз на протяжении их короткой жизни, и приступают к размножению при значительно большей длине тела, чем особи из субитанных яиц (см. табл. 1). Все размножающиеся самки поколения имеют приблизительно одинаковый размер ( $C_v = 7.6\%$ ).

Индивидуальная плодовитость самок, вышедших из латентных яиц, максимальна для вида как в каждом помете, так и в среднем для поколения и довольно стабильна. Она колеблется в 1.3—1.8 раза меньше, чем у самок из субитанных яиц (см. табл. 1). Самки содержат приблизительно одинаковое количество яиц в помете.

Для особей этого поколения характерна особая синхронность развития и размножения. Их репродуктивная стратегия и репродуктивный успех являются экологической адаптацией вида северного происхождения к существованию в водоемах с коротким ве-

гетационным сезоном. Они обеспечивают одновременное появление в планктоне большого количества интенсивно размножающихся особей, быстрое и бурное развитие популяции, ее доминирование в месте обитания.

Особенности воспроизводства отдельных видов и влияние на него экологических условий наиболее четко отражают коэффициенты вариации плодовитости ( $C_v\%$ ), отношение ее крайних значений ( $E_{\max}/E_{\min}$ ) и длины тела ( $l_{\max}/l_{\min}$ ) самок отдельных элементарных популяций [14]. Судя по литературным данным,  $C_v$  в пределах класса ракообразных составляет 7—20%. Отношение  $E_{\max}/E_{\min}$  не превышает 31, в среднем равно 11, а  $l_{\max}/l_{\min}$  4 и 2 соответственно. Самые высокие показатели обнаружены у планктонных ракообразных, особенно в водоемах с неустойчивым режимом [14].

Предел изменчивости плодовитости *P. pediculus* ( $C_v\%$ ) в 2.5—4.0 раза превышает диапазон, установленный для класса ракообразных (см. табл. 1—3). Различия, несомненно, обусловлены особенностями существования вида во временных и мелководных зонах [2]. Значения  $C_v = 51...65\%$ , т. е. выше порогового значения для класса (50%), довольно постоянны и не означают наступления неблагоприятных или экстремальных условий для вида, как это принято считать [14]. Они наблюдаются на протяжении всего вегетационного сезона в популяциях *P. pediculus* из разных экологических условий и географической широты обитания. Данный вывод подтверждается значениями отношения  $l_{\max}/l_{\min}$ , которые равны 1.3—2.8 (см. табл. 1—3), не выходя за пределы нормы, установленной для класса ракообразных и, следовательно, свидетельствуют о благоприятных экологических условиях существования вида во всех исследуемых водоемах.

Репродуктивный процесс *P. pediculus* отличается необычайной вариабельностью, особенно сильно выраженной при партеногенетическом размножении вида в условиях удлинённого вегетационного сезона (см. табл. 1—3). Отношение  $E_{\max}/E_{\min}$  у гамогенетических самок *P. pediculus* в 6.7 раза ниже, чем у партеногенетических. Оно не выходит за пределы нормы, установленной для класса ракообразных, а у партеногенетических самок, обитающих в Рыбинском водохранилище и окрестных водоемах, в 1.5—2.8 раза превосходит максимальное и в 4.0—5.5 раза — средние значения этого предела.

Полученные данные позволяют сделать вывод о разнообразии репродуктивной стратегии самок даже в пределах одного вида. Закономерности воспроизводства латентных яиц значительно от-

Табл

Параметры уравнения  $N = a l^k$ , связывающие  
плодовитость ( $N$  шт./экз.)

Водоем	Тип самки	$n$	$\lg l$	$\lg N$	$a \pm \sigma_a$
Рыбинское водохранилище и окрестные водоемы	Партеногенетический Гамогенетический	27	-0.284	2.353	$11.853 \pm 0.717$
		21	-0.303	1.293	$7.615 \pm 0.473$
Садки в водохранилище	Партеногенетический	50	-0.515	1.829	$7.061 \pm 0.243$
Озера Карелии	Партеногенетический Гамогенетический	8	-0.514	1.410	$1.664 \pm 0.281$
		10	-0.579	0.490	$2.424 \pm 0.154$

Примечание.  $n$  — число размерных рядов (в каждом ряду 50 особей);

$t \bar{\Delta}_{05}$  — критерий Стьюдента вычисленной и эмпирической

личаются от закономерностей воспроизводства субитанных. Вид характеризуется необычайно высокой для класса ракообразных репродуктивной пластичностью и репродуктивным потенциалом. Температурные границы размножения *P. pediculus*, поскольку у него исследованы оба процесса воспроизводства, оказались шире, чем у других ракообразных. Репродуктивная активность вида свидетельствует о широте его экологической валентности и особой адаптированности к условиям резкого и быстрого изменения условий обитания. Репродуктивный процесс *P. pediculus* отличается специфичностью и высокой специализацией, необходимыми для существования в мелководных и временных водоемах. Только такая стратегия воспроизводства, репродуктивная пластичность и траты энергии на партеногенетический репродуктивный процесс могут обеспечить процветание вида, выдержать экологические перегрузки, противостоять нарастающему антропогенному прессу, особенно заметному в мелководьях пресных вод.

Различия в закономерностях и интенсивности размножения, в отношении к одним и тем же факторам среды самок одного вида из одной элементарной популяции, но производящих яйца разного назначения, находят отражение в уравнениях степенной зависимости индивидуальной плодовитости от длины тела (табл. 5).

ица 5

длину тела ( $l$  мм) и индивидуальную  
самок *P. pediculus*

$k \pm \sigma_k$	$S_{\lg l \lg N}$	Коэффициент		$\hat{F}_{05}$	Коэффициент аппроксимации	$t \bar{\Delta}_{05}$
		детерминации	корреляции			
$0.421 \pm 0.156$	0.214	0.226	0.475	7.303	0.022	0.413
$2.432 \pm 0.168$	0.163	0.916	0.916	208.919	0.012	0.114
$0.243 \pm 0.118$	0.203	0.082	0.286	4.276	0.024	—
$1.664 \pm 0.281$	0.261	0.687	0.829	35.056	0.034	0.127
$2.424 \pm 0.154$	0.063	0.968	0.984	248.807	0.002	0.014

$S_{\lg l \lg N}$  — среднеквадратическая ошибка предсказания;  $\hat{F}$  — критерий Фишера, индивидуальной плодовитости  $N$ .

Значения констант и коэффициентов уравнений для гамогенетических и партеногенетических самок *P. pediculus* значительно различаются даже в пределах одного водоема и одной агрегации. Их показатели у гамогенетических самок *P. pediculus* совпадают, а у партеногенетических — разнятся с константами и коэффициентами в подобных уравнениях для других видов *Cladocera*, особенно глубоководных [7, 11, 13, 14].

Таким образом, репродуктивная активность ракообразных более динамична, вариабельна и пластична, обладает гораздо большими репродуктивными возможностями, чем предполагалось ранее при исследовании закономерностей и стратегии только партеногенетического воспроизводства. Предел популяционной изменчивости плодовитости ракообразных, по всей видимости, не так стабилен, как следует из литературы [14], и, скорее, может служить видовой характеристикой, чем общей для класса ракообразных.

#### Список литературы

1. Баторина Л. Г. Об органах размножения *Polyphemus pediculus* (L.) // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968.
2. Баторина Л. Г. Биология и жизненный цикл *Polyphemus pediculus* (L.) // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971.

Л. М. Семенова

РАКУШКОВЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ (OSTRACODA)  
БАСЕЙНА ВОЛГИ

В 10 водохранилищах бассейна Волги найдены 82 вида остракод. Наблюдается видовое сходство по всему каскаду, за исключением нижней его части. Выявлены виды, проникшие в бассейн с севера и юга в связи с зарегулированием стока реки и образованием каскада водохранилищ.

Первые сведения об остракодах Волги восходят к началу XX века и связаны с именем А. Л. Бенинга [2, 3]. В 1921—1922 гг. им был собран большой материал по донной фауне Волги от г. Твери до г. Астрахани и обобщен в монографии [4]. Остракоды из этих сборов были обработаны В. Клие [7]. Определено 10 видов, принадлежащих родам *Cypridopsis* (3 вида), *Hyocypris* (3), *Cypria* (2), *Potamocypis* (1), *Limnocythere* (1). В бассейне Верхней Волги было обнаружено 5 видов, Средней — 4, Нижней — 7 видов. В 40-е годы список ракушковых ракообразных был пополнен до 25 видов [5, 6]. Почти вся фауна представлена типичными для равнинных рек и широко распространенными в Европе видами.

В 60—80-е годы после зарегулирования Волги значительные сборы остракод сделаны на водохранилищах Верхней Волги (Рыбинском, Угличском, Ивановском) и в бассейне р. Оки [1, 8, 10—13]. Выявлены 62 вида остракод.

Материалы по Средней и Нижней Волге, а также по бассейну Камы приводятся впервые. В 1989—1990 гг. обследованы Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское, Нижнекамское, Воткинское водохранилища, а также более 30 рек и речек (реки Унжа, Немда, Клязьма, Ока, Керженец, Сура, Ветлуга, Самара, Большой и Малый Иргиз, Белая, Большой Катык и др.). На Рыбинском и Волгоградском водохранилищах произведены бентосные съемки на 70 и 35 станциях соответственно.

Сбор материала производили в зарастающей и незарастающей литорали лево- и правобережной поймы водохранилищ, в устьях и руслах впадающих рек, многочисленных протоках и заливах, на русловых участках всех водохранилищ на глубинах от 0.1 до 30 м и различных грунтах. Краткие характеристики водохранилищ приведены в табл. 1.

© Л. М. Семенова

3. Буторина Л. Г. К вопросу о химической сигнализации водных ракообразных *Polyphemus pediculus* (L.), *Cladocera* // Химическая коммуникация животных. М., 1986.
4. Вьюшкова В. П. О плодовитости *Copepoda* Волгоградского водохранилища // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 10.
5. Гиляров А. М. Факторы, регулирующие численность пресноводных планктонных ракообразных // Гидробиол. журн. 1982. Т. 17, N 5.
6. Грезе И. И. Биология бокоплава *Gammarus locusta* (L.) в Черном море // Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. Сер. биология моря. 1967. Вып. 9.
7. Жданова Г. А., Фриновская Т. В. Изменение плодовитости планктонных ракообразных Киевского водохранилища в естественных условиях и в эксперименте // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, N 3.
8. Ковалев А. В. Зависимость между размером самок *Oithona nana* Giesbr. (*Crustacea, Copepoda*) и числом яиц в кладке // Гидробиол. журн. 1968. Т. 4, N 3.
9. Кудилина Е. И. Влияние температуры на размножение, развитие и плодовитость *Calanipeda aquaduleis* Kutsch. // Тр. Касп. бассейнового фил. ВНИРО. 1950. Т. 11.
10. Лебедева Л. И. Некоторые особенности роста и размножения кладоцер // Биологические процессы в морских и континентальных водоемах: Тез. докл. 20-го съезда ВГБО. 1970.
11. Методы определения продукции животных. Минск, 1968.
12. Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л., 1941.
13. Хмелева Н. Н. Связь плодовитости с величиной тела и энергетическим обменом у *Idotea bosteri* и у других ракообразных // ДАН СССР. 1969. Т. 185, вып. 1.
14. Хмелева Н. Н. Закономерности размножения и генеративная продукция ракообразных: Автореф. дис... д-ра биол. наук. Киев, 1985.
15. Хмелева Н. Н., Гигияк Ю. Г. Экологическая и биоэнергетическая характеристика пресноводной креветки *Macrobrachium nipponense* (*Decapoda, Palaemonidae*) из водоема-охладителя // Зоол. журн. 1982. Т. 11, вып. 4.
16. Численко Л. Л. О соотношении размеров тела самки с размерами и числом яиц у *Haepacticoida* (*Crustacea, Copepoda*) // ДАН СССР. 1965. Т. 161, № 3.
17. Conover R. J. The feeding behavior and respiration of some marine planctonic *Crustacea* // Biol. bull. 1960. Vol. 119, N 3.
18. Green J. Seasonal variation in eggs, production by *Cladocera* // J. Animal. Ecol. 1963. Vol. 35, N 1.
19. Haberbosch P. Subwasser Entomostracen Gronlands // Z. Hydrobiol. 1920. N 1, 2, 32.
20. Jensen J. P. The relation between body size and the number of eggs in marine *Malacostraces* // Meddel. Danmarks. Fish. 1958. Vol. 19.
21. Langhans V. *Cladoceren* des Mark Brandenburg // Int. Rev. Ges. Hydrobiol., Hydrograph. 1909. Bd 4.
22. Leydig F. Naturgeschichte der *Daphniden* Tübingen. H. Gaup. 1860. H. 4.
23. Zacharias O. Zur Biologie und Ökologie von *Polyphemus pediculus* // Zool. Anz. 1906. Bd 30, N 13—14.
24. Schutz H. Die Beziehung zwischen El., Embryonenzahl und Körpergröße der einiger *Peracarida* aus dem Nord-Ostsee-Kanal // Zool. Anz. 1963. Vol. 17.
25. Wattiez C. Developement, croissance et fécondité de *Cladoceres* en fonction de la température et du niveau trophique // Elevage expérimental in situ dans deux étangs // Hydrobiol. 1979. Vol. 63, N 3.

Таблица 1

Основные характеристики водоемов

Водохранилище	Площадь зеркала, км <sup>2</sup>	Мелководья до глубины 2 м, %	Площадь зарастаний, %	Глубина, м		Число найденных видов	Общее число видов
				средняя	максимальная		
Верхняя Волга							
Иваньковское	327	46.1	24.0	3.4	19.0	55	62
Угличское	249	35.8	5.0	5.0	23.0	51	
Рыбинское	4550	21.9	1.3	5.6	30.0	58	
Средняя Волга							
Горьковское	1591	23.2	1.4	5.5	21.0	40	47
Чебоксарское	2270	26.5	—	6.1	—	33	
Куйбышевское	6450	16.0	1	8.9	40.0	35	
Нижняя Волга							
Саратовское	1830	21.0	0.4	7.3	32.0	37	44
Волгоградское	3120	18.0	0.9	10.1	41.0	42	
р. Кама							
Нижнекамское	1915	21.0	—	6.4	28.0	16	40
Воткинское	1120	14.3	—	8.4	28.0	37	

Формирование фауны остракод с превращением Волги в каскад водохранилищ происходило за счет фауны реки, а также за счет форм, поступивших из самых различных биотопов: временных водоемов поймы, озер, стариц, прудов, ключей, болот и т. д., подвергшихся затоплению.

В настоящее время в озеровидных расширениях водохранилищ фауна остракод носит лимнофильный характер, реофильной осталась фауна русловых участков. Видовой состав астракод расширился благодаря разнообразию экологических условий в озеровидных плесах, обширных прибрежных мелководьях.

Всего для бассейна Волги и Камы выявлены 82 вида остракод, относящихся к 3 надсемействам, 8 семействам и 27 родам п/отр. Родосора (табл. 2). По обилию выделяется род *Candona*, насчитывающий 20 видов, или 24.4 % всех обнаруженных. В большинстве своем виды, принадлежащие к этому роду, относятся к формам стенотермно-холодолюбивым и лишь немногие являются

Таблица 2

Видовой состав остракод

Вид	Водохранилище									
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское	Нижнекамское	Воткинское
<i>Ilyocypris gibba</i> (Ramdohr.)	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>I. biplicata</i> (Koch.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>I. decipiens</i> Masi	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>I. bradyi</i> Sars	+	—	—	—	+	+	+	+	—	+
<i>I. inermis</i> Kaufmann	—	+	+	—	—	—	—	+	+	—
<i>I. divisia</i> Klie	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—
<i>I. monstifica</i> Norm.	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Notodromas monacha</i> (O. F. Müller)	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Cyprois marginata</i> (Straus)	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cypris pubera</i> O. F. Müller	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
<i>Eucypris affinis</i> (Fischer)	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Eu. fuscata</i> (Jurine)	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Eu. pigra</i> (Fischer)	+	+	+	—	—	+	+	+	—	+
<i>Eu. crassa</i> (O. F. Müller)	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Eu. serrata</i> (G. W. Müller)	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eu. virens</i> (Jurine)	+	—	+	+	—	+	+	—	—	—
<i>Eu. lilljeborgi</i> (G. W. Müller)	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Eu. clavata</i> (Baird)	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+
<i>Eu. lutaria</i> (Koch)	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+
<i>Eu. nobilis</i> (G. O. Sars)	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Eu. zenkeri</i> (Chyzer)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Dolerocypris fasciata</i> (O. F. Müller)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Isocypris priomera</i> Müller	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Heterocypris incongruens</i> Ramdohr	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>Hungarocypris madaraszii</i> (Orley)	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
<i>Stenocypris fischeri</i> (Lilljeb.)	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Herpetocypris reptans</i> (Baird)	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>H. chevreuxi</i> (G. O. Sars)	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ilyodromus olivaceus</i> (Brady et Norm)	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>Cyprinotus salinus</i> (Brady)	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+
<i>Scottia browniana</i> (Jones)	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cypridopsis newtoni</i> Br. et Rob.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. obesa</i> Brady et Roberts.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>C. vidua</i> (O. F. Müller)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. hartwigi</i> G. W. Müller	+	+	+	—	—	—	+	+	—	+

Вид	Водохранилище									
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское	Нижекамское	Воткинское
<i>C. helvetica</i> Kaufmann	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+
<i>C. orientalis</i> Bronst.	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—
<i>C. parva</i> G. W. Müller	+	—	+	—	—	+	+	—	—	—
<i>Potamocypris variegata</i> Br. et Norm.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. smaragdina</i> Vavra	+	+	+	—	—	—	—	—	+	+
<i>P. wolffi</i> Brehm	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>Cyclocypris ovum</i> (Jurine)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. laevis</i> (O. F. Müller)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. globosa</i> (G. O. Sars)	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. drastichl</i> Jancarik	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Cypria exsculpta</i> (Fischer)	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+
<i>C. ophthalmica</i> (Jurine)	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>C. lacustris</i> (G. O. Sars)	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>C. curvifurcata</i> Klie	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>C. reptans</i> Bronst.	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Physocypris fadeevi</i> Dub.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Candona rostrata</i> Br. et Norm.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
<i>C. crispata</i> Klie	+	+	+	+	+	—	+	+	—	+
<i>C. stagnalis</i> G. O. Sars	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. candida</i> (O. F. Müller)	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+
<i>C. protzi</i> Hartwig	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>C. pratensis</i> Hartwig	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. weltneri</i> Hartwig	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+
<i>C. holzkampfi</i> Hartwig	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>C. neglecta</i> G. O. Sars	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—
<i>C. caudata</i> Kaufm.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—
<i>C. fabaeformis</i> (Fisch.)	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. compressa</i> (Koch.)	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—
<i>C. parallela</i> G. W. Müller	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. balatonica</i> Daday	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. acuminata</i> (Fisch.)	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. hyalina</i> Brady et Roberts.	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. angulata</i> G. W. Müller	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. cshikit</i> (Daday)	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—
<i>C. sarsi</i> Hartwig.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. marchica</i> Hartwig	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+

Вид	Водохранилище									
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское	Нижекамское	Воткинское
<i>Paracandona euplectella</i> Br. et Norm.	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
<i>Candonopsis kingsleii</i> Br. et Rob.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Darwinula stevensoni</i> Br. et Rob.	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+
<i>Cytherissa lacustris</i> G. O. Sars	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+
<i>Cyprideis littoralis</i> (Brady)	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>C. torosa</i> (Jones)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Limnocythere relicta</i> (Lilljeb.)	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. inopinata</i> (Baird)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. sancti-patricii</i> Br. et Roberts.	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—
<i>Leptocythere longa</i> (Negadaev)	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—

эвритермными. В водохранилищах Верхней Волги найдено 17 видов, Средней — 12, Нижней Волги и Камы — 6. Далее следует род *Eucypris* с 11 видами, или 13.4 %. В Верхней Волге обитает 8 видов, в то время как в Нижней — 3, Каме — 4.

Следующие по обилию — *Cypridopsis* и *Ilyocypris*. Каждый представлен 7 видами. Виды рода *Cypridopsis*, преимущественно космополиты, широко распространены во всех водохранилищах и развивались в массе.

Представители *Ilyocypris* также широко распространены во всех водохранилищах в различных биотопах. Но если в Верхней и Средней Волге выявлено по 4—5 видов, то в Саратовском и Волгоградском водохранилищах — по 7. Род *Cypria* включал в себя 5 видов. Три из них встречались во всех водохранилищах, а распространение *Cypria exsculpta* и *C. curvifurcata* ограничивалось водохранилищами Верхней Волги и Горьковским. Таким образом, 5 родов включали в свой состав 50 видов остракод, или 61 % фауны. Остальные 39 % были представлены 1—2 и относятся к 22 родам.

Естественно, что видовое разнообразие остракод различных водохранилищ неодинаково. Однако состав доминирующих видов водоемов Верхней и Средней Волги и Камских водохранилищ был сходен, Нижней — несколько отличался. В целом обнаружено

фаунистическое сходство, свойственное волжским водохранилищам как единой водной системе. Но в силу огромной протяженности бассейна, различий климатических зон, фауна остракод некоторых водохранилищ имеет индивидуальные черты.

Следует отметить некоторые виды, ареал которых ограничен с севера на юг. Только в водохранилищах Верхней Волги встречались *Cytherissa lacustris*, *Cyprois marginata*, *Potamocypris smaragdina*, *Candonopsis kingslei*.

*Cytherissa lacustris* широко распространена только в Рыбинском водохранилище, куда она проникла из северных озер — Кубенского, Онежского и озер Карелии, где она встречается довольно широко.

*Candonopsis kingslei* обнаружен в громадных количествах, но только на двух станциях Иваньковского водохранилища: р. Орше с плотностью 3 тыс. экз./м<sup>2</sup> и в протоке у с. Городня с плотностью 15 тыс. экз./м<sup>2</sup>, на илистом грунте на глубине 0.7—1.5 м.

*Potamocypris smaragdina* впервые отмечен в России из прибрежья Рыбинского водохранилища [10]. Нами он найден во всех водохранилищах Верхней Волги на глубинах 0.5—2 м на песчаной и илисто-песчаной литорали со слабо развитой погруженной или полупогруженной растительностью и численностью 5—8 тыс. экз./м<sup>2</sup>.

*Candona neglecta* отмечена только в Куйбышевском водохранилище на глубинах 13—25 м. Это каспийский вселенец, широко распространен в Северном и Среднем Каспии [9]. Почти все каспийские виды оксифилы, поэтому, попадая в реки, они живут преимущественно в руслах. Ее плотность составила 600—800 экз./м<sup>2</sup>.

*Cyprideis littoralis* также вселенец из Северного Каспия, где он распространен широко. Найден на нижнем участке Волгоградского водохранилища.

Для выяснения роли отдельных видов в биоценозе мы воспользовались коэффициентом „частоты встречаемости“. В литоральной зоне водохранилищ на глубине 0.1—2 м постоянно встречались представители родов *Dolerocypris*, *Cypridopsis*, *Cyclocypris*, *Limnocythere* и др. (табл. 3).

Мы считаем, что там, где встречаемость близка к 50 % или выше, вид устойчив к данному биотопу и его можно относить к постоянному компоненту фауны. В Рыбинском водохранилище на глубине 7—30 м сформировался комплекс остракод, представленных пятью видами, с частотой встречаемости 60—80 % и значительно отличающийся от литорального. Это *Cytherissa*, два вида из рода *Cypria*, *Darwinula* и *Candona*. Совсем

Таблица 3

Частота встречаемости массовых остракод, %

Род	Водохранилища					
	Волги			Камы	Рыбинское	Волгоградское
	Верхней	Средней	Нижней			
<i>Dolerocypris</i>	65	15	—	45	—	—
<i>Potamocypris</i>	25	25	20	55	—	5
<i>Cyclocypris</i>	75	25	25	25	—	—
<i>Ilyocypris</i>	10	35	40	70	5	45
<i>Cypridopsis</i>	90	70	50	90	5	40
<i>Limnocythere</i>	65	50	35	60	10	35
<i>Candona</i>	50	65	20	50	60	—
<i>Cypria ophth.</i>	30	65	5	35	80	1
<i>Cypria curvis.</i>	1	1	—	—	80	—
<i>Darwinula</i>	1	1	1	1	60	30
<i>Cytherissa</i>	1	—	—	—	80	—

иная картина в Волгоградском водохранилище, где в русле более или менее постоянны *Ilyocypris* и *Cypridopsis*.

В результате изучения видового состава остракод, их распространения, а также на основании многолетних наблюдений по биологии, жизненным циклам и сезонной динамике выяснилось, что фауна остракод в изученных водоемах чрезвычайно богата и разнообразна. В зависимости от степени зарастания, типа грунтов и глубин мы выделили несколько зон распространения животных.

Первая — защищенная литоральная зона сильно- или слабо-зарастающая, с глубинами 0.1—2 м и различными грунтами. Здесь найдены 74 вида, или 90 % всего состава (в Иваньковском — 49, Угличском — 45, Рыбинском — 48, Горьковском — 36, Куйбышевском — 31, Волгоградском — 33 — 85—90 % видового состава). 12 видов остракод тесно связаны только с этой зоной. К ним относятся появляющиеся весной короткоциклового представители временных водоемов, яйца которых должны пройти стадию обсыхания и промерзания: *Cypris rubela*, *Eucypris crassa*, *Eu. virens*, *Eu. serrata*, *Cyprois marginata* и др. Численность остракод в этой зоне может быть значительной.

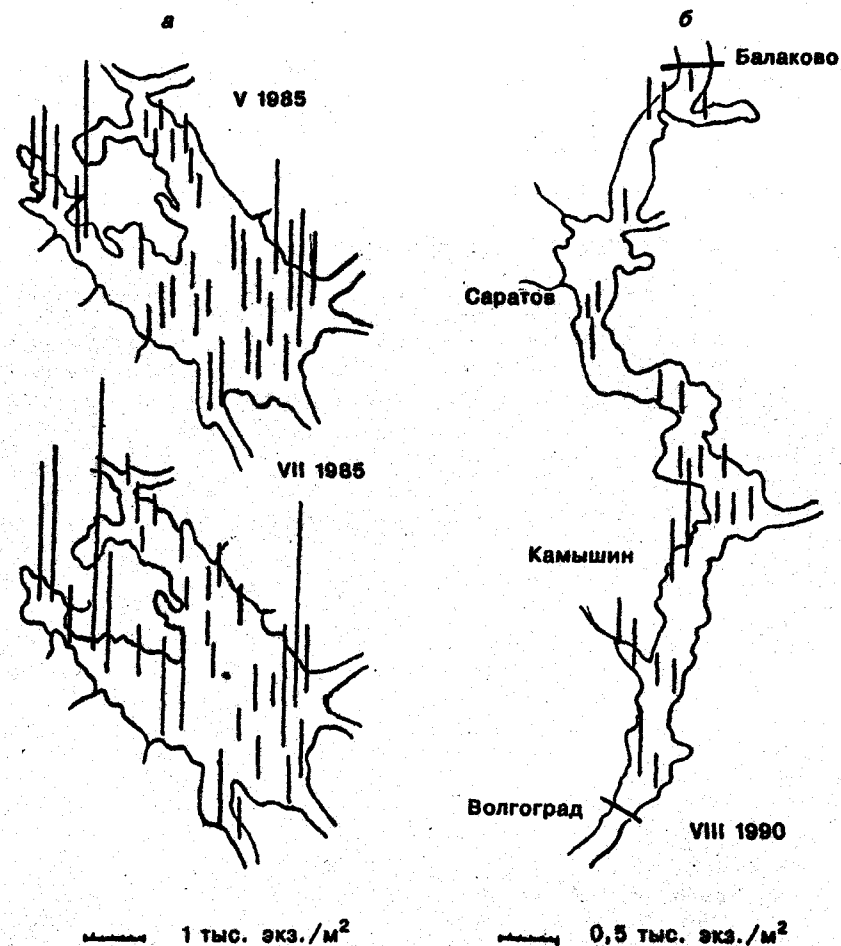
В Иваньковском водохранилище, например, плотность *Cypris rubela* достигала в июне 1 млн экз./м<sup>2</sup> с биомассой до 30 г/м<sup>2</sup>, в Рыбинском — среднегодовая плотность рачков в литоральной зоне составляла 30 тыс. экз./м<sup>2</sup> с биомассой до 1 г/м<sup>2</sup>. В Горьковском водохранилище в литорали Костромского расширения

численность остракод даже в июле, когда много весенних видов отмирает, была 10—30 тыс. экз./м<sup>2</sup>, в Волгоградском, в августе, в заросшем прибрежье в районе г. Камышина и р. Иловатки — 6—12 тыс. экз./м<sup>2</sup>.

Вторая зона — открытая литораль с глубинами 0.1—4.5 м и преимущественно песчаными, илесто-песчаными грунтами и погруженной или полупогруженной растительностью (рдесты, гречиха, хвощи, камыши, сусак). Здесь найдено 35 видов, или 42 % всех найденных. Основную плотность создавали виды, роль которых в зарастающей литорали ничтожна: *Limnocythere inopinata*, виды родов *Cypridopsis*, *Potamocypris*, *Cypria*, *Cyclocypris*. Плотность рачков в открытой литорали значительно ниже, но она сохранялась стабильной в течение всего вегетационного периода, поскольку здесь обитают преимущественно полициклические или круглогодичные виды.

Третья — сублиторальная зона с глубинами 6—30 м и различными грунтами. Здесь найдено 17 видов, или 20 %, т. е. с возрастанием глубины происходит обеднение фауны (табл. 4). Это 4 вида рода *Ilyocypris*, 5 видов рода *Candona*, виды родов *Cypria*, *Physocypris*, *Darwinula*, *Cytherissa* и др. На глубинах плотность остракод на 1 м<sup>2</sup> была довольно высокой и колебалась от 300 экз. до 15 тыс. экз./м<sup>2</sup> (см. рисунок). В Моложском плесе как в мае, так и в июле доминировала *Cytherissa lacustris* и *Cypria curvifurcata*, в Центральном и Волжском в мае — *Cypria ophthalmica*, в июле — молодь *Candoninae*, *Cytherissa*, в Шекснинском — *Darwinula*. В Волгоградском водохранилище плотность поселения рачков была незначительной, доминирующие виды выявить не удалось. Начиная от верховьев водохранилища и почти до г. Камышина, где преобладали пески и четко выражено течение, плотность составляла 40—200 экз./м<sup>2</sup>. От г. Камышина до Волгограда грунты преимущественно илистые с примесью ракушки и камней, их численность здесь несколько выше. Доминировали *Darwinula* и *Ilyocypris gibba* — 300—1800 экз./м<sup>2</sup>. Примечательно, что виды, преобладавшие ранее по всей реке, встречались в современных условиях водохранилищ преимущественно в Средней и Нижней Волге.

Несмотря на различную конфигурацию водоемов, изрезанность их береговой линии, различные площади зарастаний и другие характеристики видовой состав остракод литорали в целом сходен. Различна только плотность популяций. Так, в Ивановском, Горьковском, Воткинском водохранилищах она значительно выше, чем в остальных.



Численность остракод в Рыбинском (а) и Волгоградском (б) водохранилищах.

Что касается сублиторали, то, как мы говорили ранее, здесь имеют место существенные различия как в качественном составе, так и в плотности.

Таким образом, выявленные в бассейне Волги остракоды представлены следующим образом: 30 видов являются круглогодичны-



Таблица 4

Распределение остракод по глубине

Вид	Глубина, м				
	0.1—0.9	1—2	5—9	10—15	16—30
<i>Eucypris affinis</i>	+	—	—	—	—
<i>Eu. virens</i>	+	—	—	—	—
<i>Eu. fuscata</i>	+	—	—	—	—
<i>Eu. crassa</i>	+	—	—	—	—
<i>Eu. pigra</i>	+	—	—	—	—
<i>Notodromas monacha</i>	++	—	—	—	—
<i>Cypris pubera</i>	+++	—	—	—	—
<i>Potamocypris wolfi</i>	+	—	—	—	—
<i>Candonopsis kingsl.</i>	+	—	—	—	—
<i>Herpetocypris reptans</i>	+	—	—	—	—
<i>Cypris marginata</i>	+	—	—	—	—
<i>Stenocypris fischeri</i>	+	—	—	—	—
<i>Cypridopsis obesa</i>	++	+	—	—	—
<i>Potamocypris varieg.</i>	++	+	—	—	—
<i>P. smaragdina</i>	++	+	—	—	—
<i>Candona rostrata</i>	++	+	—	—	—
<i>Candona hyalina</i>	++	+	—	—	—
<i>C. acuminata</i>	+++	+	—	—	—
<i>Heterocypris incong.</i>	++	+	—	—	—
<i>Cyclocypris ovum</i>	+++++	++++	—	—	—
<i>C. laevis</i>	+++++	++	—	—	—
<i>Dolerocypris fasciata</i>	+++	+	—	—	—
<i>Cypridopsis newtoni</i>	++	+	—	—	—
<i>Hungarocypris madar.</i>	+	+	—	—	—
<i>Candona crispata</i>	++++	++	+	—	—
<i>Isocypris priomera</i>	+	+++	++	—	—
<i>Physocypris fadeevi</i>	+	++	+	—	—
<i>Cypris exsculpta</i>	+++	+++	+	—	—
<i>C. ophthalmica</i>	++++	++++	+++	+++	—
<i>Candona balatonica</i>	++	+	+	+	—
<i>Ilyocypris gibba</i>	+	++	+	+	++
<i>I. decipiens</i>	++	+++	+	+	++
<i>I. bradyi</i>	+	++	+	+	+
<i>I. biplicata</i>	+++	+	+	+	+
<i>Cypridopsis vidua</i>	+++++	++++	+	+	+
<i>Cypris curvifurcata</i>	+	+	+++	++++	+
<i>Candona candida</i>	++++	++	++	++	+
<i>C. holzkampfi</i>	++	++	++	++	+
<i>C. neglecta</i>	—	—	—	+	+
<i>Darwinula stvensoni</i>	+	+	+++	+++	+++
<i>Cytherissa lacustris</i>	—	—	+++	+++++	+++++
<i>Limnocythere inapinata</i>	+++++	+++++	++	+	+

ми с длительным периодом развития, 30 — живут в водоеме в течение вегетационного сезона, 12 — короткоциклового, весенние виды и биология 10 редких видов неизвестна.

## Список литературы

1. Акатова Н. А. Низшие ракообразные р. Оки // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1964. Т. 32.
2. Бенинг А. Л. Материалы по гидрофауне р. Оки // Раб. Окск. биол. ст. Саратов, 1921. Т. 1, вып. 2—3.
3. Бенинг А. Л. Материалы по гидрофауне р. Еруслан (*Ostracoda*) // Раб. Волжск. биол. ст. Саратов, 1921. Т. 6, вып. 3.
4. Бенинг А. Л. К изучению придонной жизни Волги. Саратов, 1924.
5. Бронштейн З. С. К познанию *Ostracoda* р. Оки и ее бассейна // Раб. Окск. биол. ст. 1925. Т. 3, вып. 2—3.
6. Бронштейн З. С. *Ostracoda* пресных вод // Фауна СССР. Ракообразные. М.; Л., 1947. Т. 2, вып. 1.
7. Кле В. К изучению пресноводных остракод России // Раб. Волжск. биол. ст. Саратов, 1923. Т. 7, № 1—2.
8. Луферова Л. А. К Фауне *Ostracoda* Рыбинского водохранилища // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968.
9. Найдина Н. Н. Состав и распределение остракод Сев. Каспия // Комплексные исследования Каспийского моря. М., 1970. Вып. 1.
10. Рыбинское водохранилище. Л., 1972.
11. Семенова Л. М. К фауне *Ostracoda* Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977.
12. Семенова Л. М. Материалы по фауне остракод (*Ostracoda*) Иваньковского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977.
13. Семенова Л. М. Ракушковые ракообразные (*Ostracoda*) водохранилища Верхней Волги: Автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 1985.

О. Д. Жаворонкова

# МОРФОЛОГИЯ ГНАТЕМЫ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ СЕМ. HYDRACHNIDAE (ACARIFORMES)

Исследованы тонкая морфология склеритных систем и мускулатура ротового аппарата взрослых водяных клещей сем. Hydrachnidae. Приведены новые данные по топографической анатомии элементов гнатемы гидрахнид: описано строение рострума, детали трахейного комплекса, третья оральная железа.

Морфология ротового аппарата половозрелых водяных клещей Hydrachnidae была описана Кронебергом [4] и Норденшельдом [16] на примере *Hydrachna globosa* (De Geer). Анализ гнатемы многих гидракарин, в том числе и Hydrachnidae, был сделан Митчеллом в обобщающей работе [14]. Подробные сведения о их питании, в частности вида *H. conjecta* Koenike, содержат публикации Дэвидса [11, 12].

В настоящей работе приводится описание тонкого строения гнатемы гидрахнид, исследованной методами световой и сканирующей микроскопии. Строение ротового аппарата изучали у *H. leegei* Koenike, *H. processifera* Koenike, *H. skorikowi* Piersig, *H. cruenta*, O. Müller, *H. kiesslewi* Sokolow, *H. conjecta* Koenice, *H. globosa* (De Geer.). Ротовой аппарат водяных клещей сем. Hydrachnidae расположен типично для гидракарин — на брюшной стороне, под передним краем туловища. Он представляет собой совокупность околоротовых пищедобывающих конечностей (пальпы и хелицеры) и склеротизированного капитулюма (или капсулы гнатемы), имеющего сложное морфологическое строение [5, 10]. Внутри капитулюма помещаются склеротизированные структуры: глотка, трахен, протоки оральных желез и мускулатура, обеспечивающая работу пальп, хелицер и глотки.

Дистальный участок капсулы гнатемы клювообразно удлинён (рис. 1, А; 2, А, Б). Трехлопастной конец гипостома, помимо четырех обычных гипостомальных щетинок, дорзально вооружен папиллообразными выростами, кроме того, обе дорзальные доли гипостома несут на внутренних участках тонкие мембраны (рис. 1 В, Г; 2 В—Д).

Гипостомальные складки, сформированные прогибом верхней стенки гипостома, сращены с внутренней вентральной поверхно-

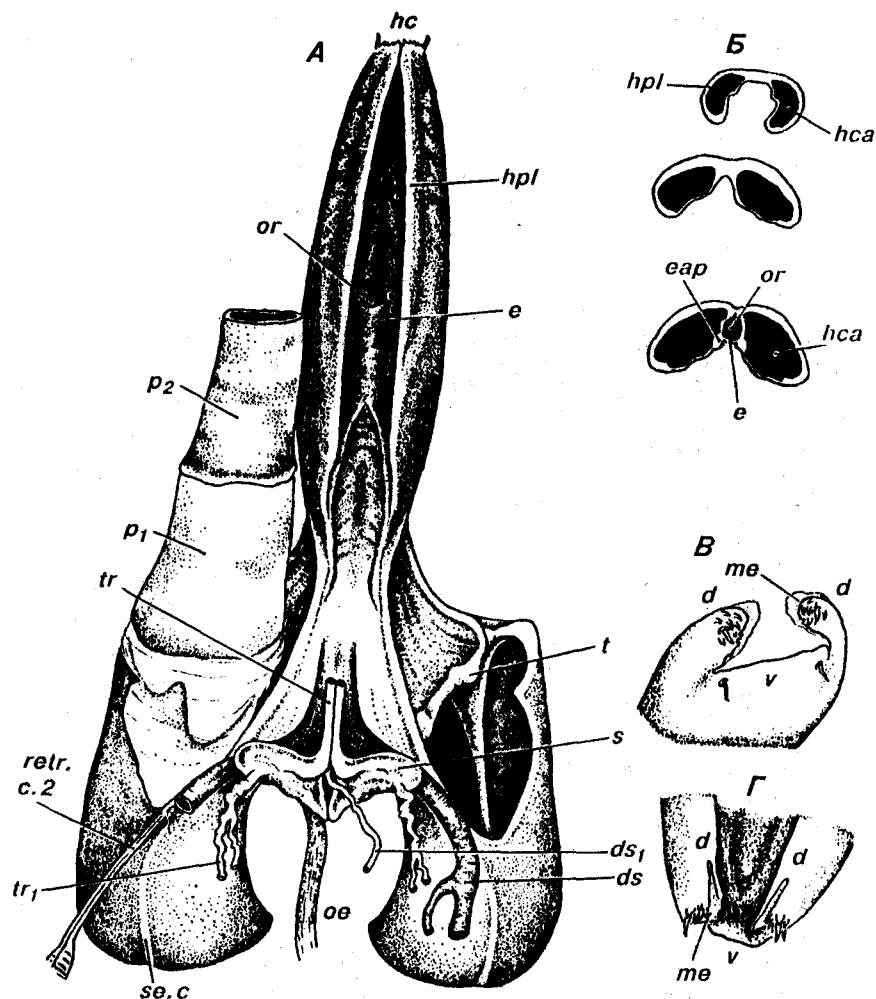
стью капитулюма по медиальной линии и образуют два параллельных канала в роструме гнатемы гидрахнид (рис. 1, Б). Внутренние стенки каналов тонкие, пленкообразные, внешние, напротив, сильно склеротизированны и помимо основной ограничивающей и защитной функции выполняют роль направляющих для хелицер при их работе.

В ограниченном гипостомальными складками желобе расположены хелицеры, у которых произошло жесткое срастание подвижного пальца — хелы с базальным члеником, неподвижный палец полностью редуцирован (рис. 3 А). Апикальные концы хелицер — трехгранные, несущие с внешней стороны вооружение в виде ряда шипиков (рис. 2 Г, Е; 3 А). Хелицеры в сложенном состоянии образуют сосательную трубочку с круглым сечением (рис. 2 В). Дорзально хелицеры закрывают субхелицеральное пространство, дно и стенки которого сформированы гипостомальным желобом (см. рис. 3 А). Дно субхелицерального пространства укреплено эпистомальными аподемами (см. рис. 1 Б; 2 А).

Внутренние склеротизированные структуры — сигмоиды, расположенные проксимально в капитулюме гнатемы, сращены друг с другом верхними краями и образуют в центре щель для третьей непарной железы, описанной у водяных клещей только для *Limnochares aquatica* (L.) [3, 14] (рис. 1 А; 3 А; 4 Д, Е). Непарная третья железа у гидрахнид имеет тонкую оболочку и сравнительно небольшой диаметр сечения. Она бывает видна только при интенсивном окрашивании. Вблизи от внешних латеральных краев сигмоидов, напоминающих конфигурацией бабочку с раскрытыми крыльями, в субхелицеральное пространство открываются протоки двух параллельно расположенных оральных желез (см. рис. 1 А; 3 А).

К задним стенкам сигмоидов прикреплены мышцы-протракторы хелицер, другими концами фиксирующиеся на базальных участках (см. рис. 3 Б). Мышцы-ретракторы, возвращающие хелицеры в исходное положение, начинаются на медиальных участках внешних поверхностей хелицер и оканчиваются дорзально, на покровах тела клеща (см. рис. 3 Б).

Широкая глотка, образованная двумя склеритами, открывается в субхелицеральное пространство ротовым отверстием, прикрытым длинным эпистомом (см. рис. 1 А, Б; 3 А). Латеральные края эпистома соединены с внутренними поверхностями гипостомальных складок (см. рис. 3 Б). Надглоточный склерит сращен с вентральной стенкой капитулюма гнатемы, эластичный подглоточный склерит несет мускулы-расширители глотки, другими концами закрепленные на дорзолатеральных поверхностях основания капитулюма (см. рис. 3 А, Б). Пятичлениковые пальпы расположены дорзолатерально на капсуле гнатемы (см. рис. 1 А;

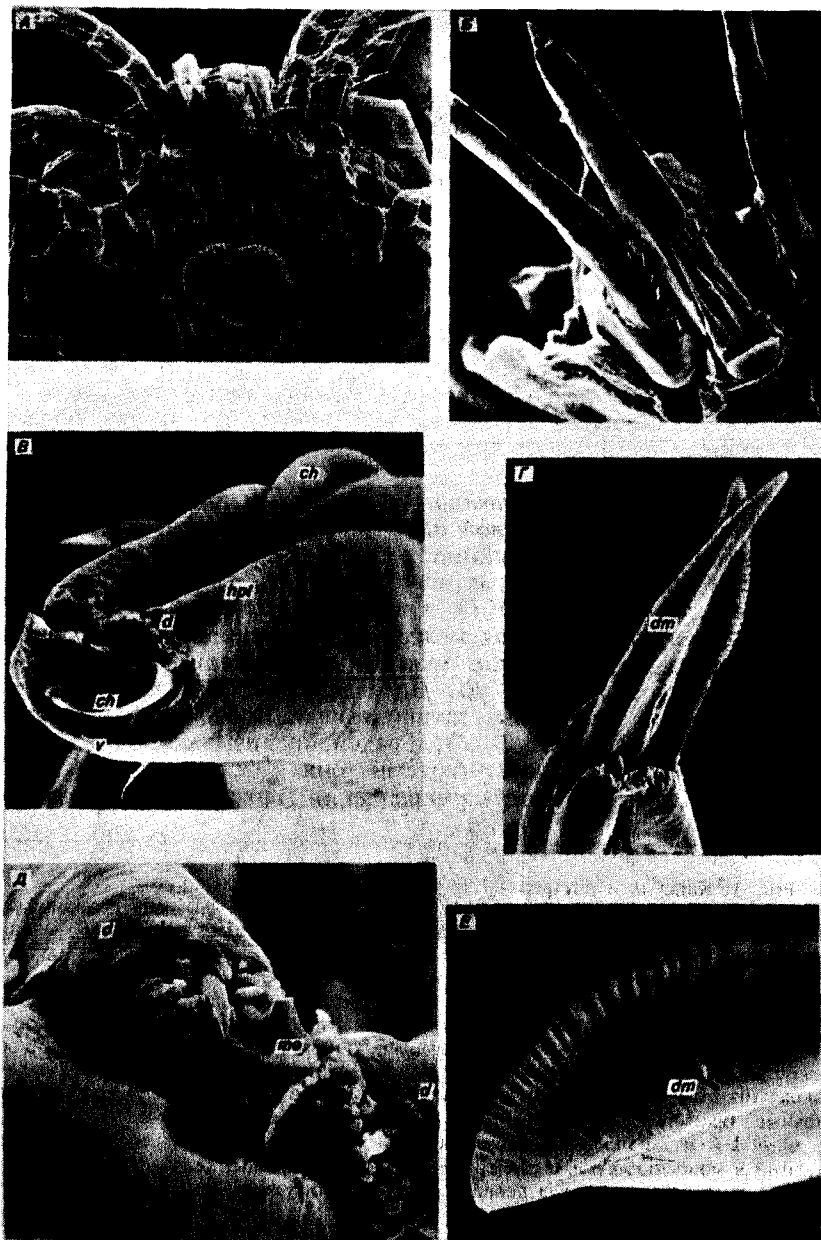


2 Б). Расширенные базальные членики пальцев сочленованы с гнатемой посредством склеритных бугорков в основании члеников и на капсуле гнатемы (см. рис. 1 А). Предлапка несет длинный коготь, противопоставленный лапке (см. рис. 3 В; 4 А). Движение пальцев обеспечивается мышцами-поднимателями и мышцами-опускателями (см. рис. 3 В). Их сгибание обусловлено мускулами-флексорами внутри члеников пальцев, разгибание осуществляется благодаря гидростатическому давлению гемолимфы, заполняющей конечность [6, 14] (см. рис. 3 В). Второй членик не имеет собственной мускулатуры и способен двигаться только с базальным. Представители сем. Hydrachnidae — единственные среди гидракарин, имеющие внешнюю латерально расположенную мускулатуру, прикрепленную к основанию 1-го базального членика пальцев (см. рис. 3 В), отвечающую за отведение пальца и обеспечивающую их небольшие латеральные движения [14].

Между хелицерами дорзально на капсуле гнатемы расположены стигмы, обрамленные склеротизированной сердцевидной стигмальной пластинкой (см. рис. 3 Г; 4 Б, Г), которая была описана Кронебергом [4] для *Hydrachna*. Сами стигмы прикрыты тонкими пленками. Сзади стигмальной пластинки расположен склерит, охватывающий начало трахейных стволов с внешней стороны — наподобие муфты, латеральные концы склерита прикреплены к хелицерам (см. рис. 3 Г; 4 Г). От стигм отходят два трахейных ствола, далее спускающиеся между телами хелицер до верхушечных участков сигмоидов, где происходит сращивание с ними трахей (см. рис. 1 А; 4 Г, Д). Недалеко от стигм к трахейным стволам крепятся мускулы, заканчивающиеся на базальных концах хелицер (см. рис. 3 Б, Г). Трахеи пронизывают сигмоиды и выходят в базальную часть гнатемы, они деформированы и обрываются вблизи от места прикрепления гнатемы к телу клеща;

Рис. 1. Капсула и внутренние органы гнатемы *Hydrachna leeei*.

А — капсула гнатемы (хелицеры и одна лапка удалены), вид с дорзальной стороны; Б — поперечные разрезы через гипостом на разных уровнях; В — апикальный конец гипостома, вид с дорзальной стороны; Г — апикальный конец гипостома, вид с вентральной стороны. Условные обозначения: hc — гипостом; v — вентральная доля апикального участка гипостома; d — дорзальные доли апикального участка гипостома; me — мембрана дорзальной доли гипостома; hpl — гипостомальная складка; hca — гипостомальный канал; e — эпистом; or — ротовое отверстие; eap — эпистомальные аподемы; s — сигмоид; tr — основные трахейные стволы гнатемы; tr1 — нефункциональные трахейные стволы гнатемы; ds — латеральные оральные железы; ds1 — непарная третья железа; oe — пищевод; p1 p2 — 1-й и 2-й членики педипальп; t — склеритный бугорок гнатемы, участвующий в монокондиальном сочленении пальца и гнатемы; se.c — след неполного слияния постеро-латеральных долей основания капитулюма; retr. c. 2 — ретрактор капитулюма гнатемы.



по крайней мере, ни разу не удалось проследить их вхождение в тело (см. рис. 1 А; 2 А; 4 Д). Скорее всего, эти остаточные трахейные стволы не имеют функционального значения, что констатируется и в специальных исследованиях, посвященных изучению респирации у гидракарин [15, 17].

Для подотряда Trombidiformes в целом характерно развитие пары трахей, открывающихся стигмами близ хелицер [5, 6, 13]. У многих семейств почвенных Trombidiformes, объединяемых в группу Prostigmata, стигмы в основном расположены дорзально на медиальной линии в передней части хелицер [8].

Полный состав известных элементов респираторной системы клещей, представленной трахеями, имеет весьма сложное композиционно-структурное решение. Он включает в себя перитремы, стигмы, атриум и главные трахейные стволы, подразделяющиеся на более тонкие трахеи и трахеолы, проникающие во все внутренние органы [1, 8, 9] и обеспечивающие газообмен тканей организма.

Исследования Редмонда [17] и Митчела [15], посвященные изучению респираторных систем гидракарин, показали, что у водяных клещей процесс газообмена осуществляется иначе. Основные трахейные стволы гнаты утратили респираторную функцию [15], ее приняли на себя многочисленные трахеи, образующие закрытую трахейную систему. Митчел наблюдал работу этой системы у живых мягкотелых, так называемых красных гидракарин, в водных препаратах под покровным стеклом. При частичном удалении воды клеща фиксировали и на прозрачных участках тела исследовали поверхностную часть трахейной системы, представленную независимыми трубочками, внутренний диаметр которых у различных исследованных видов [15] варьирует в пределах 0.21—0.80 мкм. Слепо заканчивающиеся концы трубочек, лежащие вблизи покровов, уже, чем основные стволы, углубляющиеся во внутренние органы. Приповерхностная часть трахейной системы прикреплена к интегументу.

У водяных клещей, имеющих сильно склеротизированные жесткие покровы, произошла дифференциация кутикулы на защит-

Рис. 2. Внешний вид вентральной стороны и элементы гнаты водяных клещей сем. Hydrachnidae.

А — вентральная сторона *Hydrachna* (ув.  $\times 70$ ); Б — гнатема *H. leegei*, вид с дорзальной стороны (ув.  $\times 150$ ); В — апикальный конец гипостома *Hydrachna* sp., верхушечные участки хелицер срезаны, виден канал, образованный хелицерами (ув.  $\times 2000$ ); Г — апикальный конец гипостома *H. leegei* с выдвинутыми хелами (ув.  $\times 450$ ); Д — вооружение дорзальных долей гипостома *H. leegei* (ув.  $\times 2000$ ); Е — верхушечный участок хелы *H. conjesta* (ув.  $\times 4500$ ). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

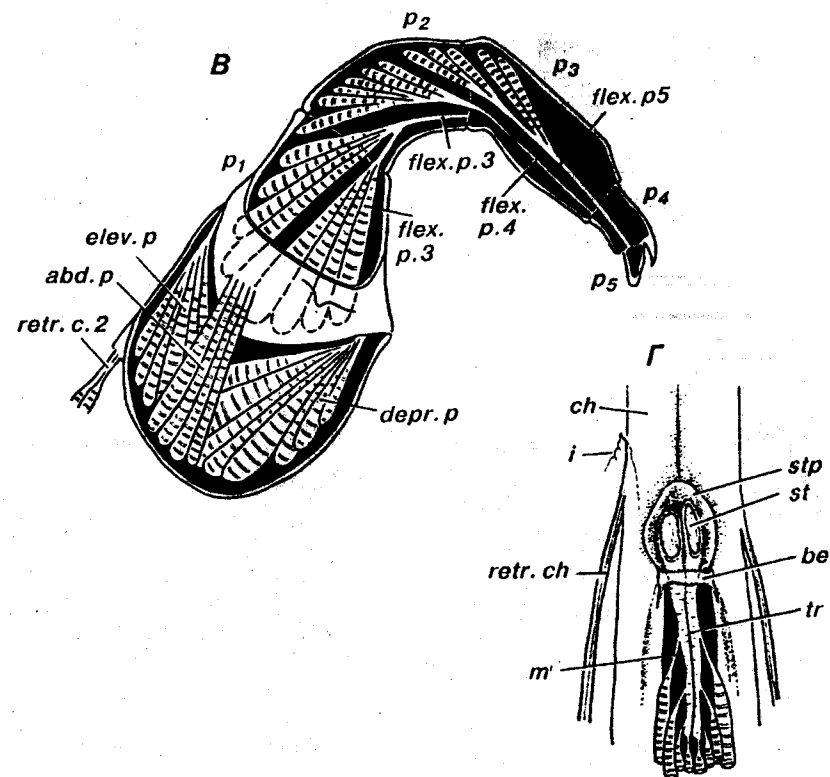
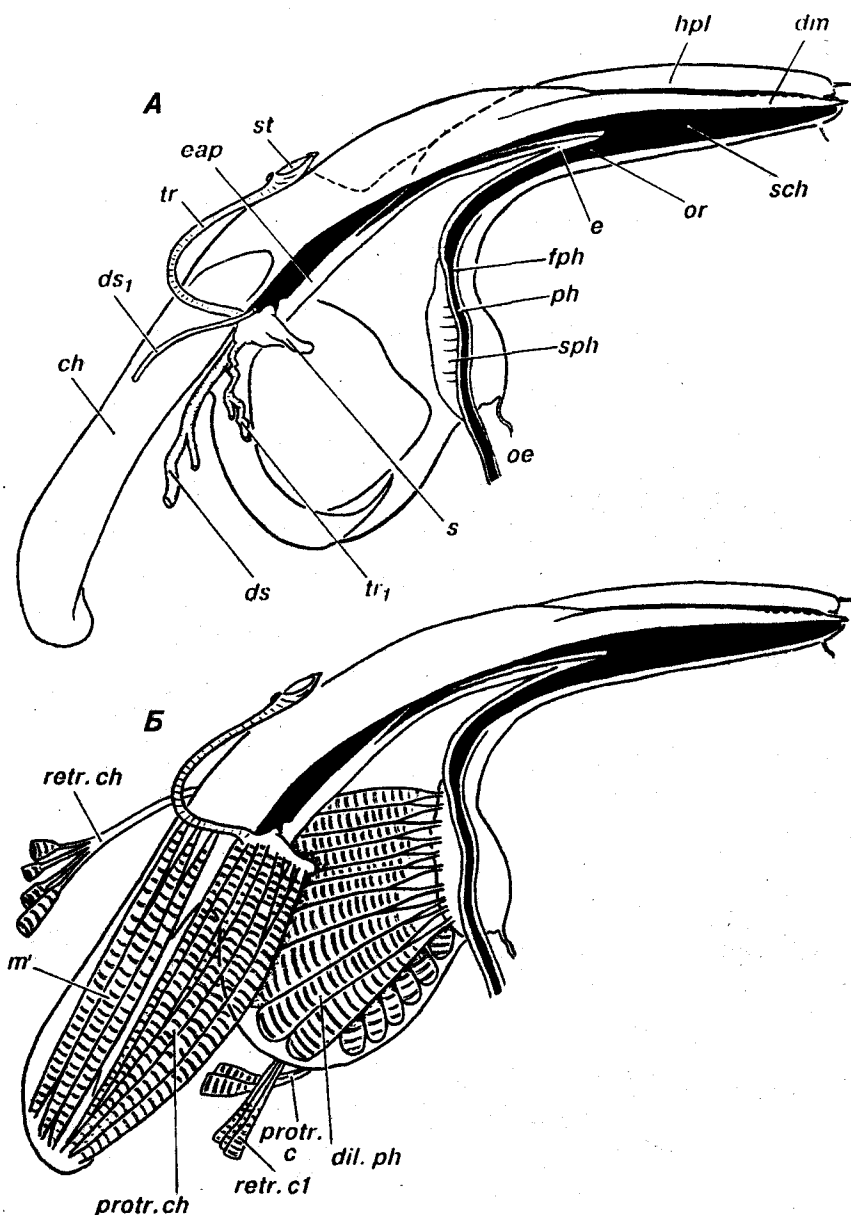
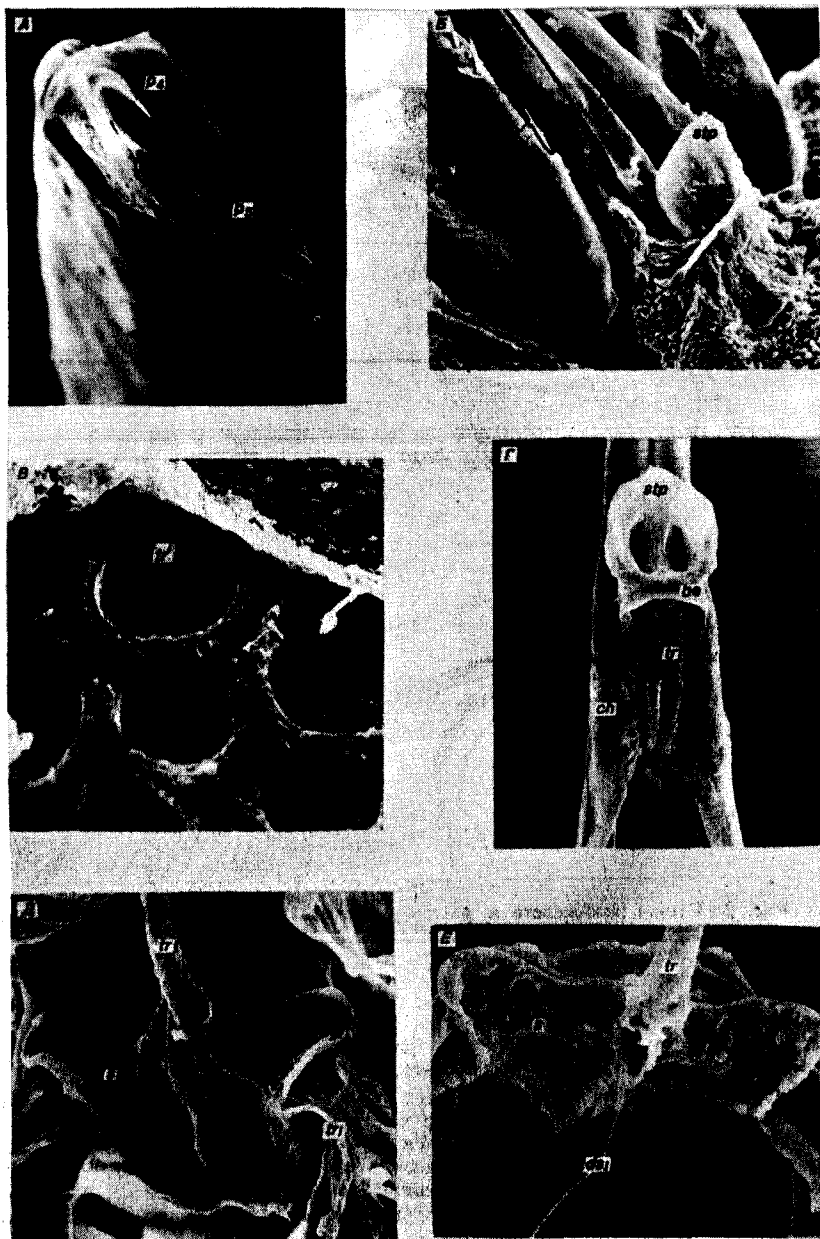


Рис. 3. Схемы экзоскелета и анатомии гнатемы *Hydrachna leegei* и элементы трахейной системы гнатемы *H. skorikowi*.

А — продольный разрез гнатемы *H. leegei*; Б — расположение мускулатуры хелицер, глотки и капсулы гнатемы *H. leegei*; В — расположение мускулатуры пальп *H. skorikowi*; Г — элементы трахейной системы гнатемы. Условные обозначения: dm — хела, ch — базальное тело хелицеры, st — стигмы, sch — субхелицеральное пространство, ph — глотка, fph — подглоточный склерит, sph — надглоточный склерит, dil. ph — мышцы-расширители глотки, retr. ch — ретракторы хелицер, protr. ch — протракторы хелицер, m' — мускулатура основных трахейных стволов гнатемы, protr. c — протрактор капитулюма гнатемы, retr. c1-2 — 1-й и 2-й ретракторы капитулюма гнатемы, elev. p — мышцы-подниматели пальп, мышцы-опускатели пальп, abd. p — отводящие мышцы пальп, flex. p3-5 — мышцы-сгибатели члеников пальп, p1-5 — членики пальп, stp — стигмальная пластинка, be — муфтообразный склерит основных трахейных стволов, i — покров. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.



ные участки и области повышенной газопроводности. По данным Редмонда [17], исследовавшего *Arrenurus major* Marshall, покров этого водяного клеща состоит из пяти слоев. Внутренние кутикулярные слои *A. major* перфорированы бокаловидными каналами, расширенные концы которых обращены к поверхности тела и закрыты тонкой эпикутикулой. Норденшельд [16], исследовавший покровы *Arrenurus pustulator* (O. F. Müller), назвал эти образования „кожными порами” — „Hautporen”. Некоторые каналы пусты, но часть из них содержит в себе трахейные петли, делающие один-три оборота в пространстве расширенных камер каналов (см. рис. 4 В) [17].

По мнению Редмонда [17] и Митчела [15], респирация у гидракарин осуществляется через кутикулу, служащую „жаберной” поверхностью, посредством простой диффузии. Публикации вышеназванных авторов являются к настоящему моменту единственными, дающими наиболее полный анализ газообмена у водяных клещей.

Остаются неясными функции стигм, трахейных стволов гнатеми, не понятна роль мышц, соединяющих базальные участки хелицер и основные трахейные стволы у представителей сем. Hydrachnidae, названных Митчелом вторыми протракторами хелицер (см. рис. 2 В). Скорее всего, предназначение этих мышц иное.

Признавая авторитет Митчела, как выдающегося исследователя—акаролога, мы считаем маловероятным, что каким-либо образом не укрепленные трахеи могут выдерживать передаваемые им нагрузки мышц, обеспечивающих выдвижение хелицер, но можно предположить, что эти мышечные тяжи призваны обеспечивать работу собственно основных трахейных стволов. Подобного крепления мускулатуры хелицер непосредственно к трахейным стволам у водяных клещей больше неизвестно. Респирация гнатеми, по Митчелу, обеспечивается элементами трахейной сети тела клеща, но, учитывая четкое оформление трахейных стволов и стигм гнатеми и их постоянное присутствие в группе водяных клещей, можно предположить, что это не случайные элементы,

Рис. 4. Элементы гнатеми водяных клещей сем. Hydrachnidae и строение покровов *Arrenurus* sp.

А — лапка и предлапка пальп *Hydrachna leegli* (ув.  $\times 1000$ ); Б — базальный участок гнатеми *H. leegli* со стигмальной пластинкой (ув.  $\times 300$ ); В — покров *Arrenurus* sp., эпикутикула частично удалена, видны бокаловидные каналы (ув.  $\times 1500$ ); Г — элементы трахейной системы гнатеми *H. cruenta* (ув.  $\times 300$ ); Д — сигмоид *H. cruenta* вид с задней стороны (ув.  $\times 450$ ); Е — сигмоид *H. cruenta*, вид сверху (ув.  $\times 450$ ); tr — трахеи тела *Arrenurus* sp. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

а активно действующие органы, истинное предназначение которых еще предстоит выявить.

Капитулом гнаты гидракарин сем. Hydrachnidae несет в базальной области следы незаконченного сращения постеро-латеральных долей основания (см. рис. 1 А) [14], что выделяет гидрахнид в ряду водяных клещей, так как у остальных представителей капсула гнаты представляет собой сплошной склерит без каких-либо сохранившихся следов преобразований.

Выдвигание капсулы гнаты у гидрахнид обеспечивают мышцы-протракторы (см. рис. 3 Б), возвращают ее в исходное положение мышцы-ретракторы (см. рис. 1 А; 2 Б, В).

Питание водяных клещей Hydrachnidae на примере *H. conjecta* исследовал Дэвидс [11, 12] в лабораторных условиях в аквариуме. Он пришел к выводу, что этот клещ редко плавает, проводя больше времени на водных растениях, ползая среди них и отыскивая пищу.

Объектами питания для *H. conjecta* служат яйца кориксид, в частности яйца *Sigara striata*. При нахождении жертвы гидрахна тактильно обследует яйцо пальпами, затем хелицеры прокалывают оболочку и погружаются внутрь. Помимо пищедобывающей функции, самки гидрахнид используют хелицеры для прободения покровов водных растений, в которые они откладывают свои кладки [2, 14]. Яйца *Hydrachna* лишены первой защитной оболочки, типичной для других видов водяных клещей [7], ткани вышних водных растений обеспечивают яйцам гидрахнид вполне эффективную защиту во время их развития.

Анализ вышеизложенного позволяет сделать вывод о том, что морфологическому составу гнаты гидрахнид присущи некоторые элементы, несвойственные ротовому аппарату других водяных клещей:

1. Срастание подвижных пальцев хелицер с их базальными члениками и, как следствие, упразднение мускулатуры хел. Образование сосательной трубочки хелицерами в сложенном состоянии.

2. Образование параллельных латеральных каналов в роструме гнаты.

3. Неполное слияние постеро-латеральных коксальных долей основания.

4. Прирастание длинного языкообразного эпистома боковыми краями к внутренним поверхностям гипостомальных складок.

5. Трахейный комплекс гнаты со стигмальной пластинкой, склеротизированной муфтой, опоясывающей верхние концы трахейных стволов, и мускулатура трахей.

6. Присутствие третьей непарной железы, ранее описанной только для *Limnochaver aquatica*.

Совокупность перечисленных признаков формирует представление о водяных клещах сем. Hydrachnidae как о группе, демонстрирующей наибольшую изолированность среди гидракарин в строении и функционировании гнаты. Этот же вывод был сделан в свое время Митчелом в его публикации, посвященной вопросам строения и эволюции ротовых аппаратов водяных клещей [14].

Автор приносит глубокую благодарность сотрудникам кафедры энтомологии МГУ А. Б. Ланге и А. Д. Петровой-Никитиной за консультации и искренний интерес к работе.

#### Список литературы

1. Акимов И. А., Горголь В. Т. Хищные и паразитические клещи-хейлетиды. Киев, 1990.
2. Вайнштейн Б. А. Определитель личинок водяных клещей. Л., 1980.
3. Жаворонкова О. Д. Морфология ротового аппарата и питание водяного клеща *Limnochares aquatica* (L., 1788) (Acariformes) // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 12.
4. Кронеберг А. И. О строении *Eylais extendens* (O. F. Müller) с замечками о некоторых родственных формах // Изв. О-ва любителей естеств. антропол. и этногр. при МГУ. 1878. Вып. 2.
5. Ланге А. Б. Строение ротовых органов и система клещеобразных *Chelicerata* // Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. М., 1962.
6. Ланге А. Б. Подтип Хелицеровые (*Chelicerata*) // Жизнь животных. Беспозвоночные. М., 1969. Т. 3.
7. Соколов И. И. Об образовании и происхождении защитных оболочек яиц водяных клещей // Цитология. 1973. Т. 15, № 7.
8. Andre M. Ordre des *Acaris* (*Acaris*, Nitzsch, 1818) // Traite de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie. Paris, 1949.
9. (Baker E. W., Wharton G. W.) Бекер Э., Уартон Г. Введение в акарологию. М., 1955.
10. Brown J. R. G. The feeding organs of the adult of the common "chigger" // J. of Morphol. 1952. Vol. 91, N 1.
11. Davids C. The Water Mite *Hydrachna conjecta* Koenike, 1895 (*Acaris*, *Hydrachnellae*), Bionomics and Relation to species of *Corixidae* (*Hemiptera*) // Neth. J. Zool. 1973. Vol. 23 (4).
12. Davids C. De watermijt (*Hydrachnellae*) van Nederland. Levenswijze en voorkomen. Amsterdam-Zuid, 1979.
13. Kaestner A. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Jena, 1956. Т. 1, Л. 3.
14. Mitchell R. The structure and Evolution of Water Mite Mouthparts // J. Morphol. 1962. Vol. 110, N 1.
15. Mitchell R. The Tracheae of Water Mites // J. Morphol. 1972. Vol. 136, N 3.

16. Nordenskiöld E. Beiträge zur Kenntnis Morphologie und Systematik der Hydrachniden (mit zwei tafeln). Helsingfors, 1898.
17. Redmond B. L. Observations on the Integument of the Water Mite *Arrenurus major* (Acari: Parasitengona) // J. Morphol. 1972. Vol. 138, N 1.

УДК 595.771

Н. И. Зеленцов

# НОВЫЙ ВИД ОРТОКЛАДИИ РОДА *ACRICOTOPUS* KIEFF. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ИЗ ЗАПОЛЯРЬЯ

Описание самца, самки, куколки и личинки IV возраста *Acricotopus maritimus* sp. n. Найден в луже на о. Дунай (море Лаптевых). Личинки в илах и скоплениях нитчатых водорослей. Вылет имаго в первой половине июля.

Материал собран в июле 1990 г. в небольших стоячих водоемах Заполярья (о. Дунай, море Лаптевых, Республика Саха, Усть-Ленский государственный заповедник).

В индивидуальных садках из личинок IV возраста воспитано до имаго 7 самцов и 6 самок. В водоеме собраны 3 личинки и 5 куколок. С поверхности воды отловлены экзувии куколок, 15 самцов и 2 самки.

Голотип (препарат: самец, экзувии куколок и личинки 7.VII 1990 г. Республика Саха, о. Дунай, Усть-Ленский государственный заповедник) хранится в Институте биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок Ярославской области, паратипы там же.

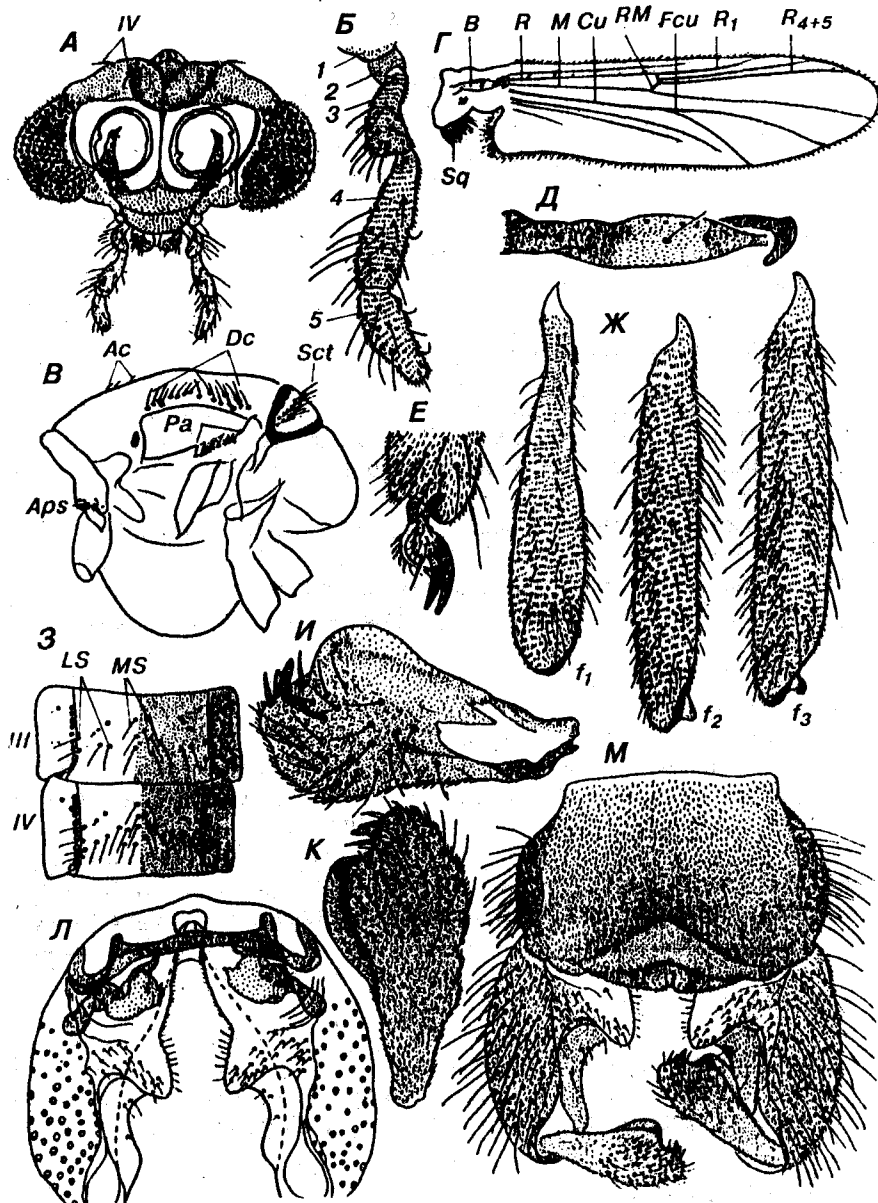
При описании видов использована терминология и обозначения по Хирвеной [2] и Сэтеру [4].

*Acricotopus maritimus* Zelentsov sp. n.

Самец (рис. 1). Длина тела 4.5—5 мм, крыла 3—3.3 мм. Темно-коричневый или черно-коричневый. Щитик светло-коричневый с темно-коричневым кантом вокруг основания.

Голова. Глаза опущенные, сверху едва удлинены медиально. Индекс антенны (AR) — 2.2—2.5. Максиллярные щупики очень короткие, отношение общей длины члеников максиллярного щупика к ширине головы (PL/HW) — 0.4 (0.35—0.45). Длина члеников максиллярного щупика, мкм (n = 10): 30(28—31), 32(30—40), 87(72—90), 128(114—135), 117(102—132). Второй членик сильно редуцирован, почти такой же длины, как первый, третий членик дугообразно изогнут и дистально расширен, четвертый немного длиннее пятого. Отношение длины члеников к их ширине: второй членик — длина равна ширине или едва ко-





роче, третий — 2.1—2.5, четвертый — 2.9—3.3, пятый — 3—4. Число щетинок с одной стороны: клипеальных (Cl) — 0, внутренних вертикальных (IV) — 1 (0—3), наружных вертикальных (OV) — 0, посторбитальных (Po) — 0.

Грудь. Переднеспинка хорошо развита, ее доли широкие, немного выступают над среднеспинкой, в базальной половине передний край дугообразно вогнут. Число щетинок: антеропронотальных (Aps) — 9—15; акростиальных (Ac) — 3—4, расположены на значительном расстоянии от антепронотума; дорсоцентральных (Dc) — 10—27, кпереди расположены в 1 ряд, кзади — в 2—3 ряда или беспорядочно; преаларных (Pa) — 6—13; на щитке (Sct) — 17—32, в срединной части расположены в 1 ряд, по бокам — в 2 ряда или беспорядочно.

Крыло сероватое, его поверхность с густорасположенной мелкоточечной скульптурой, хорошо заметной при увеличении в 280 раз. Все жилки крыла светлые, передние более четко обозначены, чем задние. Анальная лопасть крупная, округлая, значительно выдается назад. Крыловая чешуйка (Sq) коричневая, с 35—60 щетинками. Брахиолом (B) в срединной части светлый, по концам коричневый, с одной щетинкой. Отношение длины кубитальной (Cu) жилки, измеренной до развилка Fcu, к длине медиальной жилки (M), измеренной от ее основания до поперечной жилки RM, — 1.15—1.22. На жилке R 2—8 щетинок, на R<sub>1</sub> — 0, на R<sub>4+5</sub> — 0—1.

Ноги (P) одноцветно темно-коричневые. Бедра (f<sub>1</sub>—f<sub>3</sub>) всех ног мощные, заметно расширены от основания к вершине. Длина шпор на вершине голеней ног: на f<sub>1</sub> — 84—96 мкм, f<sub>2</sub> — 36—45 и 42—54 мкм, f<sub>3</sub> — 42—51 и 72—84 мкм. Гребешок f<sub>3</sub> состоит из 9—11 шиповидных прямых щетинок. Sz имеются в проксимальной 1/3 Ta<sub>1</sub> P<sub>II</sub> и проксимальной 1/2 Ta<sub>1</sub> P<sub>III</sub>. Размеры члеников ног, мкм (n = 10), LR, BR и число Sz щетинок:

Рис. 1. Детали строения самца *Acricotopus maritimus* sp. n.

A — голова сверху; B — максиллярный шупик; В — грудь сбоку; Г — крыло (общий вид); Д — брахиолом и промежуточный склерит; E — вершина пятого членика лапки; Ж — бедро передней, средней и задней ноги; З — III и IV тергиты; И — гоностиль с вентральной стороны; К — гоностиль с дорсальной стороны; Л — гонокситы с внутренним придатком и аподемы гениталий; M — гениталии (общий вид). Остальные обозначения в тексте.

	<i>f</i>	<i>t</i>	<i>Ta<sub>1</sub></i>	<i>Ta<sub>2</sub></i>
<i>P<sub>I</sub></i>	1115(1044—1200)	1305(1260—1368)	634(600—660)	378(360—408)
<i>P<sub>II</sub></i>	1130(1080—1200)	1210(1156—1272)	449(432—480)	278(264—376)
<i>P<sub>III</sub></i>	1220(1152—1320)	1432(1380—1500)	685(648—720)	367(324—408)
	<i>Ta<sub>3</sub></i>	<i>Ta<sub>4</sub></i>	<i>Ta<sub>5</sub></i>	<i>LR</i>
<i>P<sub>I</sub></i>	261(240—276)	192(180—200)	204(192—216)	0.47(0.46—0.49)
<i>P<sub>II</sub></i>	205(192—228)	169(160—180)	195(190—204)	0.36(0.34—0.38)
<i>P<sub>III</sub></i>	317(300—336)	190(180—204)	200(192—216)	0.46(0.44—0.48)

	<i>BRTa<sub>1</sub></i>	<i>BRTa<sub>2</sub></i>	<i>nSz</i>
<i>P<sub>I</sub></i>	1.3(1.1—1.6)	1.2(1.1—1.3)	0
<i>P<sub>II</sub></i>	1.2(1.1—1.5)	1.2(1.1—1.6)	6(5—8)
<i>P<sub>III</sub></i>	1.3(1.1—1.6)	1.6(1.5—2)	8(7—9)

Четвертый членик лапки всех ног едва короче пятого. Пульвиллы отсутствуют, близ основания коготков имеются многочисленные короткие волоски и 1—2 более длинных. Эмподий короткий, его вершина достигает лишь середины коготка.

Брюшко. Латеральные края I—V сегментов пластинчатые, их задние углы тупоугольные, близ переднего края с одной светлой порой. Длина I—V сегментов в 1.6—2.2 раза короче ширины, VI — в 1.3, VII—VIII — равна ширине. Медиальные (*MS*) и латеральные (*LS*) щетинки на передних тергитах расположены в 1—2 ряда. Число щетинок на II—IV тергитах (*n* = 10):

Тергит	<i>MS</i>	<i>LS</i>
II	5(4—8)	2(0—4)
III	7(5—10)	4(1—7)
IV	8(7—13)	5(2—13)

Гениталий темно-коричневый, без анального отростка. На IX тергите с каждой стороны 3—8 щетинок (15—18 мкм). Гोनোকситы с одним крупным тупотреугольной или языкообразной формы внутренним придатком. Передний край придатка и его дорсальная поверхность близ заднего края с многочисленными щетинками. Длина придатка 66—73 мкм, ширина его основания 66—70 мкм. Гоностиль треугольной формы; дорсальный внутренний кант темно-коричневый, голый, в вершинной части сильно выпуклый. Гоностиль (210—225 мкм) в 2.1—2.3 раза короче гонোকсита (456—500 мкм).

Самка (рис. 2). Окрашена чуть светлее самца. Длина тела 4.3—5.5 мкм, крыла 3.0—3.4 мкм.

Голова. Антенны семичлениковые; последний членик с 2—3 преапикальными щетинками (*PaS*), его длина равна или немного

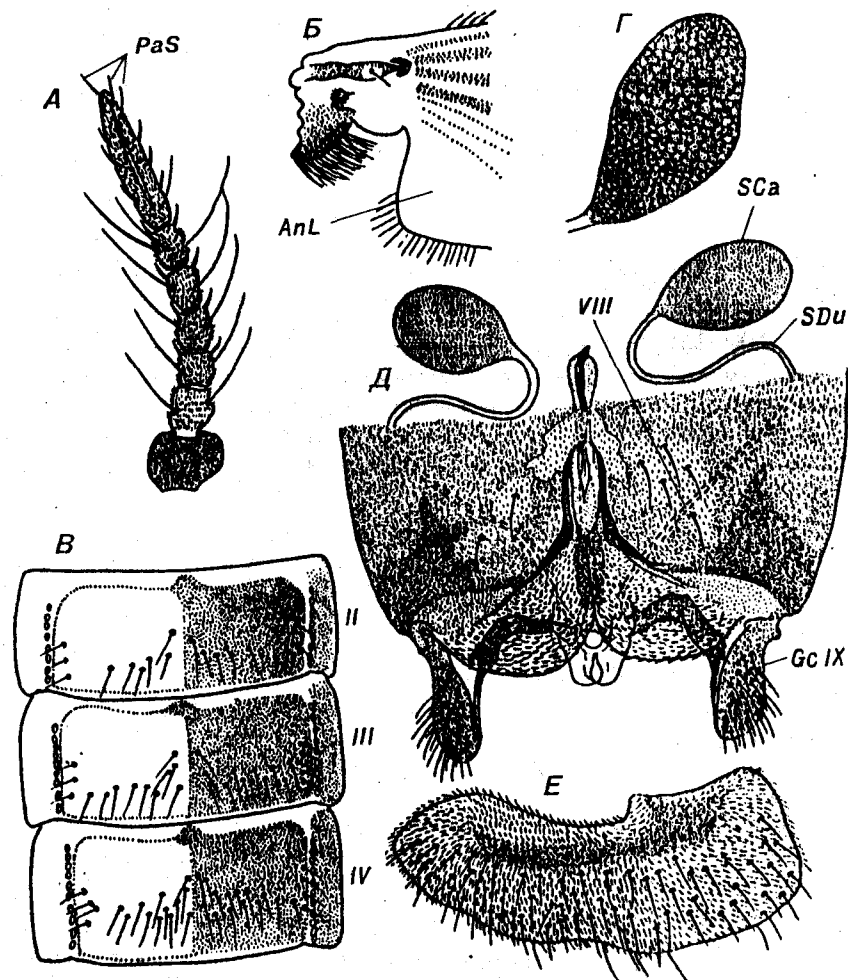


Рис. 2. Детали строения самки *Acricotopus maritimus* sp. n.  
А — антенна, Б — базальная часть крыла, В — III—IV тергиты, Г — сперматека, Д — сперматеки и гениталии, Е — церки сбоку. Остальные обозначения в тексте.

больше таковых 4—6, взятых вместе; 3-й членик едва короче последующего. Длина члеников антенны, мкм (*n* = 5):

58(55—62), 78(75—90), 45(40—51), 51(48—60), 51(48—54), 52(42—57), 183(157—195). Максиллярные щупики очень короткие  $PL/HW = 0.33(0.31—0.36)$ . Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 25(24—30), 26(24—30), 63(60—72), 93(90—102), 82(70—90). Строение члеников такое же, как и у самца. Отношение длины 3—5-го члеников к их ширине: 1.3—2, 2.4—2.6, 2—3. Число щетинок на голове:  $Cl = 0$ ,  $IV = 0—2$ ,  $OV = 0—3$ ,  $Po = 0$ , на фронтальном поле близ медиального шва по одной светлой поре.

Грудь. Строение переднеспинки, окраска щитка и расположение щетинок на среднеспинке сходно с таковыми самца. Число щетинок:  $ApS = 12(9—15)$ ,  $Ac = 4(3—6)$ ,  $Ds = 14(10—19)$ ,  $Pa = 9(8—15)$ ,  $Sct = 31(25—37)$ .

Крыло. Окраска жилок, брахиолума, крыловой чешуйки и скульптура на поверхности крыловой мембраны такие же, как и у самца. Анальная лопасть ( $AnL$ ) тупоугольная и не выдается назад.  $VR = 1.1—1.2$ . Число щетинок:  $B = 1$ ,  $Sq = 43—55$ ,  $R = 5—10$ ,  $R_1 = 1—5$ ,  $R_{4+5} = 1—5$ .

Ноги. Окраска ног, строение бедер и число шпор на  $t_1—t_3$  такое же, как и у самца. Длина шпор на вершине голени ног, мкм:  $t_1 P_I = 48—57$ ,  $t_2 P_{II} = 30—45$  и  $37—48$ ,  $t_3 P_{III} = 36—45$  и  $70—84$ . В гребешке  $t_3$  7—9 шиповидных щетинок.  $Sz$  имеются по всей длине на  $Ta_1 P_{II}$  и  $Ta_1 P_{III}$ .

Размеры члеников ног, мкм ( $n = 8$ ),  $LR$ ,  $BR$  и число  $Sz$  щетинок:

	$f$	$t$	$Ta_1$	$Ta_2$
$P_I$	916(840—948)	1128(1056—1200)	512(480—540)	315(300—336)
$P_{II}$	1080(1020—1140)	1137(1056—1200)	442(420—468)	267(252—288)
$P_{III}$	1183(1140—1260)	1378(1260—1450)	680(600—696)	350(272—420)
	$Ta_3$	$Ta_4$	$Ta_5$	$LR$
$P_I$	217(192—240)	157(144—180)	187(180—204)	0.45(0.42—0.50)
$P_{II}$	190(180—204)	150(135—168)	195(180—204)	0.35(0.33—0.39)
$P_{III}$	313(280—348)	180(168—192)	205(192—216)	0.46(0.43—0.49)
	$BRTa_1$	$BRTa_3$	$nSz$	
$P_I$	1.1(1.0—1.2)	1.1(1.0—1.2)	0	
$P_{II}$	1.1(1.0—1.2)	1.1(1.0—1.2)	23(19—27)	
$P_{III}$	1.2(1.0—1.3)	1.3(1.2—1.5)	25(20—31)	

Брюшко. Все тергиты темно-коричневые. Стерниты: I — светло-коричневый, II—VII — коричневые, VIII — черно-коричневый. Расположение щетинок на передних тергитах показано на рис. 2 B. Общее число щетинок на тергитах: на II — 18(12—25), III — 29(26—33), IV — 34(31—39).

Гениталии. На IX тергите с каждой стороны 21—30 щетинок, на VIII стерните 0—12 щетинок. Латеростерниты ( $Gc IX$ ) черно-коричневые, в 2—2.5 раза длиннее своей ширины, с 25—32 короткими (36—60 мкм) щетинками. Церки темно-коричневые, длиной 354—400 мкм, шириной 115—145 мкм. Сперматеки ( $SCa$ ) темно-коричневые, овальной формы (размеры, мкм: 168—210 × 108—120), их протоки ( $SDu$ ) светлые, короткие, в передней части сегмента S-образно изогнуты.

Куколка (рис. 3). Длина 5.2—6.1 мм. Экзвий со светло-коричневой головогрудью и светлым брюшком, на I—VIII сегментах близ боковых краев имеется светло-коричневая полоса со светлыми мускульными пятнами. Шипы, покрывающие брюшные тергиты и стерниты, светло-желтые. Фронтальные щетинки ( $FS$ ) 180—245 мкм, сидят на высоких цоколях (25—30 мкм); кпереди от них на глазных чехлах по 2 очень тонкие посторбитальные щетинки ( $PO_{1-2}$ ) 72—132 и 120—180 мкм; медиально на основании чехлов антенн имеется крупный треугольной формы выступ, его поверхность бугристая. Орган дыхания ( $TH$ ) коричневый, удлинненно-конической формы, с округлым выступом близ основания, покрыт мелкими треугольными шипиками, длина 240—372 мкм, наибольшая ширина 30—42 мкм, отношение длины к ширине ( $TH/AM$ ) 5.6—8. На передней части груди с каждой стороны 12—13 щетинок: 3 — близ органа дыхания ( $Pc_{1-3}$ ), 1—2 — латеральные ( $LA ps_{1-2}$ ), 3 — медиальные предпронотальные ( $MA ps_{1-3}$ ), 4 — дорсоцентральные ( $Dc_{1-4}$ ) и 1 — преалярная ( $Pa$ ). Все щетинки разноразмерные, мкм:  $Pc_1 = 180—215$ ,  $Pc_2 = 150—180$ ,  $Pc_3 = 102—138$ ;  $LA ps_1 = 120—162$ ,  $LA ps_2 = 30—54$ ;  $MA ps_1 = 180—200$ ,  $MA ps_2 = 150—174$ ,  $MA ps_3 = 36—45$ ;  $Dc_1 = 54—90$ ,  $Dc_2 = 60—120$ ,  $Dc_3 = 78—114$ ,  $Dc_4 = 50—120$ ;  $Pa = 60—108$ .

В анально-латеральных углах I—II сегментов куколочные ножки ( $PSB$ ) едва развиты. На I—II тергитах близ заднего края имеется валикообразная выпуклость с полосой шипов, расположенных в 1—2 ряда. На I тергите все шипы удлинненно-треугольной формы, вершинами направленные назад, их число варьирует от 3 до 23. На II тергите такие же шипы расположены по бокам выпуклости, в остальной части крючковидные с вершинами,

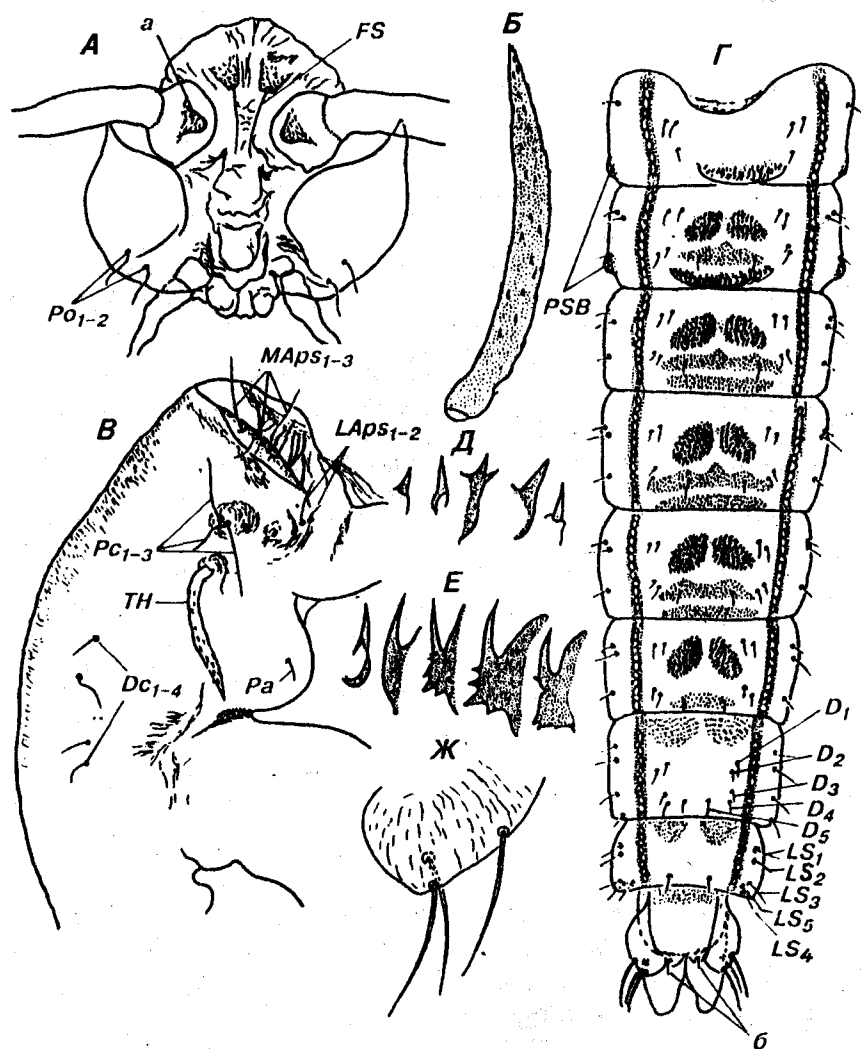


Рис. 3. Куколка *Acricotopus maritimus* sp. n.  
 А — головная часть экзuvia спереди; Б — орган дыхания; В — грудная часть экзuvia сбоку; Г — I—VIII тергиты и анальный плавник; Д — типы шипов на выпуклости близ заднего края I тергита; Е — то же, на II тергите; Ж — вершина лопасти анального плавника со щетинками; а — выпуклость на основании чехла антенны, б — щетинки в основании гоноподальных чехлов. Остальные обозначения в тексте.

загнутыми вперед, по наружному краю эти крючки несут от 1 до 3 треугольных зубцов, число шипов в полосе варьирует от 31 до 46. II—VIII тергиты с полями шипиков разного размера и конфигурации: на II — в середине передней части сегментов имеются парные группы шипов, сидящие на невысоких округлоовальных выпуклостях, размер шипов в группах постепенно увеличивается от переднего к заднему сегменту; кроме того на II тергите имеется поперечная анальная полоса из очень мелких шипиков; на III—V — по 2 анальные поперечные полосы, из них в передней полосе шипики, вершинами направленные назад, в задней — вперед; на VI — одна анальная полоса, шипики в ней ориентированы вершинами назад; на VII—VIII — с небольшими парными „полями” близ переднего края сегментов; на анальном плавнике — сплошная полоса близ переднего края. Латеральные края тергитов голые.

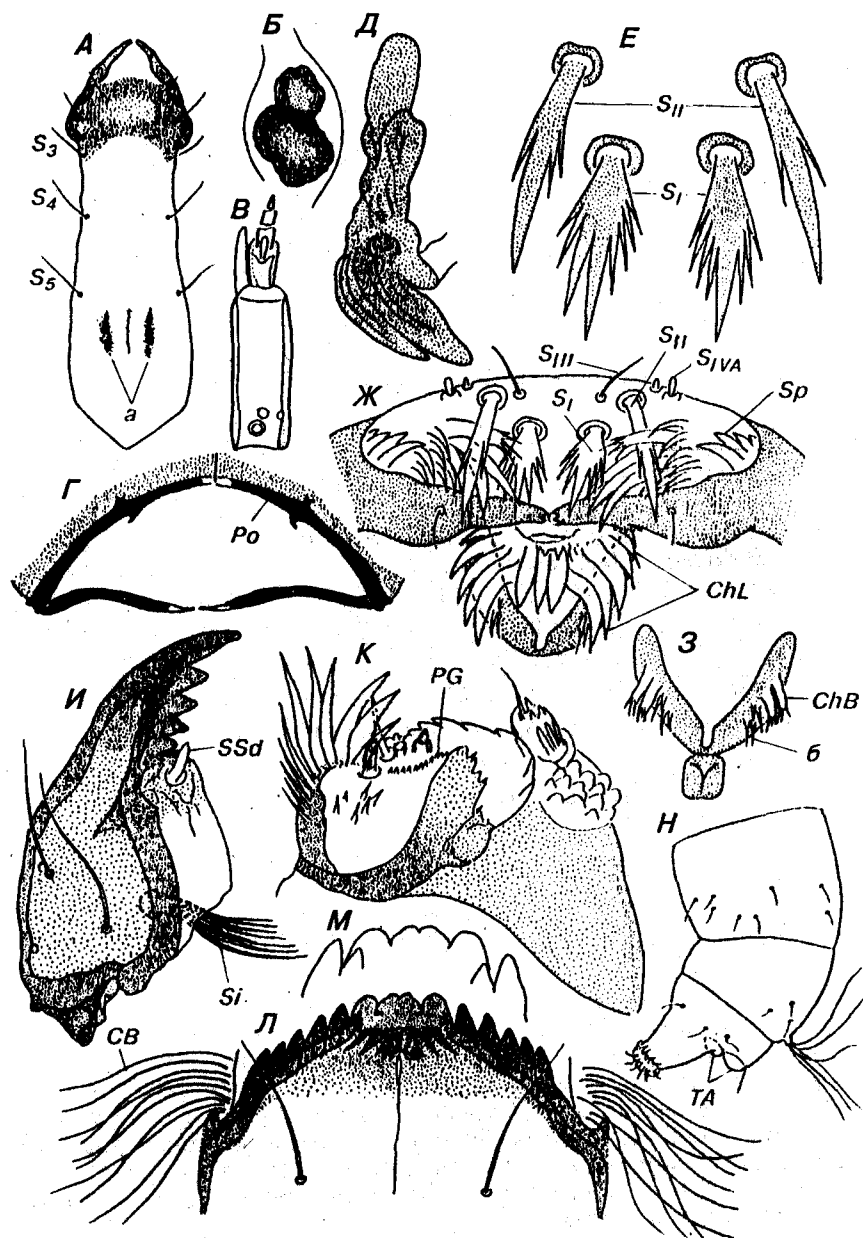
Куколочные ножки (PSA) развиты на IV—VII стернитах.

Поля из очень мелких шипиков имеются на II—VIII стернитах: на II—IV они расположены по обе стороны у полосы из мускульных пятен вдоль всего сегмента и в середине близ переднего края; на V—VIII — небольшие парные поля близ переднего края сегментов. Все щетинки, покрывающие брюшные тергиты ( $D_{1-5}$ ) и стерниты ( $V_{1-5}$ ), короткие (40—95 мкм). Длина латеральных ( $LS_{1-4}$ ) щетинок на I—VII сегментах 42—102 мкм, из них  $LS_2$  немного длиннее других щетинок (90—102 мкм); на VIII сегменте  $LS_1$ ,  $LS_3$  и  $LS_4$  расположены с дорсальной стороны сегмента,  $LS_2$  и  $LS_5$  — с вентральной; длина  $LS_{1-4}$  120—150 мкм,  $LS_5$  155—185 мкм.

Число щетинок на брюшных сегментах с одной стороны:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
$D$	3—4	3—4	4—5	5	5	5	5	1
$LS$	1	3	3	3	3	4	4	3—5
$V$	2	4	4	4	4	4—5	4—5	0—1

Длина анального плавника (400—504 мкм) значительно меньше его ширины (540—582 мкм); лопасти светлые, широко представлены, их вершины округлые с тремя слабоизогнутыми коричневыми в базальной части щетинками (204—300 мкм); две щетинки расположены по наружному краю лопасти и одна с вентральной стороны, смещена немного медиально; гоноподальные чехлы крупные, значительно выступают за вершины лопастей; на дорсальной поверхности их основания имеются две короткие (36—48 мкм) щетинки.



Личинка IV возраста (рис. 4). Длина 5—8 мм, ширина головной капсулы 450—480 мкм. Тело зеленовато-серое с мраморным рисунком на грудных сегментах. Все щетинки на сегментах короткие, едва различимы. Головная капсула коричневая; затылочный склерит узкий, темно-коричневый; клипеус коричневый, его поверхность с мелкой зернистой скульптурой, эпистомальный шов не развит; задний край фронтального склерита со скошенными сторонами позади щетинок  $S_5$ , с темно-коричневыми пятнами из морщинистой скульптуры, наибольшая его ширина 180—228 мкм, длина щетинок  $S_3$  — 84—103 мкм,  $S_4$  — 108—120 мкм,  $S_5$  — 120—125 мкм; длина коронарного шва 60—67 мкм; глаза состоят из двух соприкасающихся темных пятен.

Антенны пятичлениковые, короткие (81—102 мкм), значительно меньше 1/2 длины мандибулы (186—231 мкм). Базальный членик в 1.5—2.8 раза длиннее своей ширины, близ его основания крупный кольцевой орган и едва меньше его размером пора; длинная ветвь сенсиллы базального членика достигает середины четвертого членика, короткая — середины третьего. Длина члеников антенны ( $n = 10$ ), мкм: 47(45—56), 15.5(15—16), 8.5(8—9), 5.9(5—6), 5(5—6).  $AR = 1.3$ —1.6.

Лабрум. Щетинки  $S_I$  и  $S_{II}$  дистально расширены и глубоко рассечены по краям на разноразмерные доли, на  $S_I$  их 6—10, на  $S_{II}$  — 3—4; щетинки  $S_{III}$ ,  $S_{IV}$  и  $S_{IVA}$  обычные. По обе стороны от них две группы хетоидов: 10—11 близ переднего края (из них 3—4 длинных с бахромой близ вершины по внутреннему краю и 7 более коротких простых) и 4 расположены латерально ( $Sp$ ).

Эпифарингеальный гребень состоит из трех ланцетовидных зубцов. По обе стороны от него 5—6 разноразмерных хетоидов с гладкими краями ( $ChL$ ), под ними на мембране гипофарингеальных склеритов по паре палочковидных с расщепленной вершиной ( $ChB$ ) и 3—4 кпереди от них более коротких простых хетоида.

Премандибула с двумя вершинными зубцами, из них наружный зубец значительно меньше внутреннего.

Рис. 4. Детали строения личинки IV возраста *Acricotopus maritimus* sp. n. А — фронто-клипеально-лабральный отдел, Б — глаз, В — антенна, Г — затылочный склерит, Д — премандибула, Е — передние и средние щетинки лабрума, Ж — лабрум и эпифаринкс, З — эпифарингеальные склериты с хетами, И — мандибула, К — максилла сверху, Л — ментум снизу (общий вид) и бородки максиллы (CB), М — ментум сверху (4 срединные и 2 пары боковых зубцов), Н — задний конец тела; а — темные пятна с морщинистой скульптурой, б — хетоиды. Остальные обозначения в тексте.

Мандибула желто-коричневая с пятью темно-коричневыми зубцами. Щетинка под зубцами (*SSd*) мечевидная, ее вершина достигает пятого зуба: внутренняя щетинка (*Si*) состоит из 7 разноразмерных узких ветвей.

Максилла по строению сходна с таковой у *Acricotopus longipalpus* Reiss [1]. Отличие: гребешок галеа (*PG*) состоит из одного ряда тупых шипиков.

Ментум сходен с таковым у *A. longipalpus*. Отличие: медиальные срединные зубцы с выступом на вершине. Первые боковые зубцы очень маленькие, расположены над основанием латеральных срединных зубцов с дорсальной стороны, их вершины немного ниже уровня самых крупных вторых боковых зубцов. Расстояние от вершины срединных зубцов до затылочного склерита 216—246 мкм.

Гипофаринкс и прементум как у *A. longipalpus* [1].

Анальные папиллы (*TA*) едва развиты, в виде выпуклостей, их длина меньше ширины. Подставки кисточек слабоконической формы, их длина почти равна ширине (30—42, 33—42 мкм), передняя боковая щетинка (132—150 мкм) в 1.5—1.6 раза длиннее задней (80—96 мкм). В кисточке подставки 6 длинных (610—720 мкм) щетинок.

Вид легко опознается на всех стадиях развития.

Имаго — по очень малым размерам второго членика максиллярного щупика, индексам антенн, небольшому числу акростиальных щетинок и строению гениталий (форме гоностиля у самца, сперматек и церок — у самки), коротким волоскам на лапках всех ног и мощным передним и задним бедрам.

Куколка — по размерам органа дыхания, наличию трех щетинок *MAps* и выпуклости с шипами на I тергите, строению шипов в полосе близ заднего края II тергита, расположению вершинных щетинок на лопастях анального плавника.

Личинка — по коротким антеннам, строению лабральных щетинок *S<sub>II</sub>* (расщепленных на доли), строению мандибулы (с пятью зубцами) и премандибулы (с двумя вершинными зубцами), очень коротким анальным папиллам.

Замечания. Вид очень близок к *Acricotpus longipalpus* [1,3], но отличается от него рядом признаков на всех стадиях развития (см. таблицу).

Биология. Личинки обитают в небольших мелких (глубина 0.5—0.7 м) пойменных лужах в скоплениях нитчатых водорослей и на темных тонких илах. Минерализация водоема, в котором найден вид, выражается содержанием следующих катионов, мг/л:  $Ca^{2+}$  — 57.97,  $Na^{+}$  — 83.7,  $K^{+}$  — 165.71,  $Mg^{2+}$  — 33.23.

Таблица

Отличительные признаки двух видов рода *Acricotopus* Kieffer

Признак	<i>Acricotopus maritimus</i>	<i>Acricotopus longipalpus</i> Reiss, no [1]
<b>Самец</b>		
<i>AR</i>	2.2—2.5	3.35—4
<i>PL/HW</i>	0.35—0.45	0.63—0.71
Длина второго членика максиллярного щупика, мкм	30—32	72—90
Число <i>Ac</i> щетинок	3—4	6—10
Число <i>Sct</i> щетинок	17—32	11—18
<i>VR</i> крыла	1.15—1.22	1.03—1.05
<i>BR Ta<sub>1-3</sub>, P<sub>I</sub> — P<sub>III</sub></i>	1.1—2.0	1.6—4.1
<i>LR P<sub>I</sub> — P<sub>III</sub></i>	0.33—0.50	0.44—0.80
Размеры члеников ног	Длинные	Значительно короче
Гоностиль	Треугольной формы	Лодкообразной формы
<b>Самка</b>		
<i>PL/HW</i>	0.31—0.36	0.50—0.57
Длина второго членика максиллярного щупика, мкм	24—30	48—66
Число <i>Ac</i> щетинок	3—6	6—12
Число <i>Sct</i> щетинок	25—37	13—19
<i>VR</i> крыла	1.1—1.2	1.03—1.07
<i>BR Ta<sub>1-3</sub>, P<sub>I</sub> — P<sub>III</sub></i>	1.0—1.5	1.5—2.5
<i>LR P<sub>I</sub> — P<sub>III</sub></i>	0.33—0.50	0.37—0.54
Размеры члеников ног	Длинные	Значительно короче
Число щетинок на передних тергитах	II — 12—25, III — 26—33, IV — 31—39	II — 6—20, III — 8—21, IV — 9—21
Длина и ширина сперматек, мкм	168—210×108—120	120—180×66—90
Длина и ширина церки, мкм	354—400×115—145	168—240×84—102
<b>Куколка</b>		
<i>MAps</i>	3	2
Полоса шипов на I тергите	Имеется	Отсутствует
Поля из очень мелких шипиков на VII—VIII тергитах	Имеются	Отсутствуют
<i>LS<sub>4</sub></i> на V—VI сегментах	Отсутствуют	Имеются
Длина вершинных щетинок, мкм, на лопастях анального плавника и их расположение	204—300, две по краю и одна с вентральной стороны лопасти	120—175, все по краю лопасти
<b>Личинка</b>		
Задний край фронтального склерита	С прямыми скошенными сторонами	С выпуклыми сторонами
Длина антенны, мкм	84—102	110—120

## Продолжение таблицы

Признак	<i>Acricotopus maritimus</i>	<i>Acricotopus longipalpus</i> Reiss, по [1]
AR антенны	1.3—1.6	1.5—1.8
Щетинки $S_{II}$	Расщеплены на 3—4 доли	Простые
Премандибула	С двумя вершинными зубцами	С одним вершинным зубцом
Мандибула	С пятью зубцами	С четырьмя зубцами
Анальные папиллы	Едва развиты	Равны 1/2 длины подталкивателей

Л. П. Гребенюк

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ  
ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИЧИНОК ПЯТИ ВИДОВ РОДА  
*CHIRONOMUS* ГРУППЫ „THUMMI”  
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

Исследованы морфологические и морфометрические признаки личинок пяти видов группы „thummi” по имаго: *Chironomus piger* Str., *Chironomus riparius* Mg., *Chironomus luridus* Mg., *Chironomus parathummi* Keyl и *Chironomus pseudothummi* Str. Проведена необходимая статистическая обработка, позволяющая судить о достоверности различий между видами по ряду размерных признаков.

В группу „thummi” по имаго входят 10 видов: *Chironomus acidophilus* Keyl, *Ch. lugubris* Zett., *Ch. luridus* Str., *Ch. parathummi* Keyl, *Ch. pseudothummi* Keyl, *Ch. uliginosus* Keyl, *Ch. riparius* Mg., *Ch. piger* Str., *Ch. sollicitus* Hirv., *Ch. pankratovi* Grebenjuk et al. Первые девять приводятся Линдебергом и Видерхольмом [9], последний, *Ch. pankratovi*, новый для науки [1]. Все они объединяются по строению гениталий самцов: удлинненно-каплевидный X тергит, верхние придатки в форме „башмачка”. Диагностика комаров сильно затруднена, часто практически невозможна, так как они очень сходны между собой и „отличаются лишь рисунком тергитов и интенсивностью окраски” [9, с. 106]. Кроме того, большим морфологическим сходством обладают и личинки некоторых видов этой группы, что еще больше усложняет их определение. Именно личинки таких видов, найденные в р. Латке Ярославской области, стали объектами нашего исследования. Это *Ch. piger*, *Ch. riparius*, *Ch. luridus*, *Ch. parathummi* и *Ch. pseudothummi*. Два первых вида считались подвидами [12], и лишь впоследствии была доказана самостоятельность каждого из них [9].

Известны некоторые данные по морфологии личинок этих видов, в основном *Ch. riparius* [2—5, 16], кариотипы личинок [6—8], описания самцов (за исключением *Ch. parathummi* и *Ch. uliginosus*) [10, 12]. В последние годы вышли две работы Узбба и Шолля [13, 14] по строению вентроментальных

## Список литературы

1. Зеленцов Н. И. Новый вид ортокладиин рода *Cricotopus* v. d. Wulp и метаморфоз *Acricotopus longipalpus* Reiss (Diptera, Chironomidae) из района Памира // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л., 1989.
2. Hirvenoja M. Revision der Gattung *Cricotopus* v. d. Wulp und ihren Verwandten (Diptera, Chironomidae) // Ann. zool. fenn. 1973. N 10.
3. Reiss F. Neue Chironomiden-Arten (Diptera) aus Nepal // Khumbi Himal. 1968. Bd 3, Lfg. 1.
4. Saether O. A. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera, Chironomidae) // Entomol. scand. 1980. Suppl. 14.

© Л. П. Гребенюк

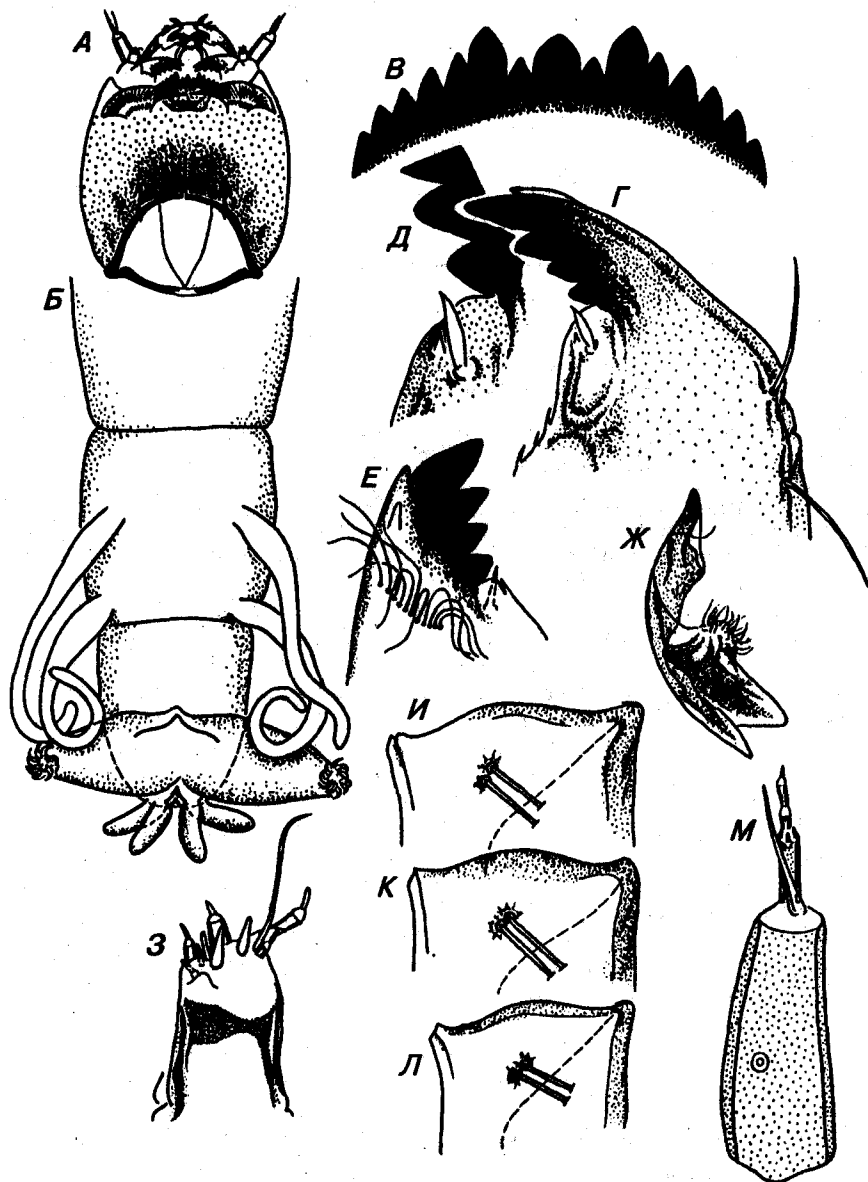


Рис. 1. *Chironomus piger* Str.  
А — вентральная поверхность головы, Б — задний конец тела, В — ментум, Г—Е — мандибула, Ж — премандибула, З — щупик максиллы, И—Л — передний край основания максиллы, М — антенна.

пластинок<sup>1</sup> и некоторым сравнительным морфологическим характеристикам личинок рода *Chironomus*. Но те морфологические признаки, которые рассматривают авторы, явно недостаточны для четкого разделения изученных нами видов. А личинок *Ch. luridus* и *Ch. pseudothummi* сами авторы считают практически неразличимыми.

Таким образом, наша задача заключалась в выявлении таксономически значимых морфологических и морфометрических признаков, позволяющих достаточно хорошо идентифицировать личинок пяти вышеуказанных видов.

Материал<sup>2</sup>. Качественные сборы личинок и материалы выведения *Ch. piger*, *Ch. luridus*, *Ch. parathummi* (р. Латка, Ярославской обл., 1980—1988 гг., сборы автора). Личинки *Ch. riparius* из Дарвинского государственного заповедника (оз. Подберезное, 21. III 1988 г., сб. Н. А. Шобанова) и материалы выведения этого вида из лабораторной культуры (Новосибирск, Институт цитологии и генетики СО АН СССР, 16. III 1981 г., сб. Л. И. Гундериной). Материалы выведения *Ch. pseudothummi* (Новосибирск, водоемы в окрестностях Академгородка, сб. И. Е. Керкис). Общий объем исследованного материала составил около 400 личинок. Для статистической обработки данных, полученных при измерениях деталей строения головы, использовалось по 20 личинок *Ch. piger* и *Ch. riparius* и по 15 личинок *Ch. luridus*, *Ch. parathummi* и *Ch. pseudothummi* IV возраста.

*Chironomus piger* Str. (рис. 1). Длина личинок IV возраста 13.5—15 мм. Головная капсула желтая, гулярный склерит затемнен близ затылочного склерита. Форма пятен и интенсивность их окраски может варьировать у разных особей вида. На VIII сегменте две пары вентральных изогнутых отростков, обычно длиннее подталкивателей. Латеральные отростки VII сегмента отсутствуют. Срединный зубец ментума с хорошо обособленными добавочными зубцами. Основной зубец довольно широкий, часто прямоугольной формы, с почти параллельными боковыми краями

<sup>1</sup> Здесь и далее терминология используется по Сэтеру [11].

<sup>2</sup> Мы приносим нашу искреннюю благодарность д-ру биол. наук И. И. Кикнадзе и канд. биол. наук И. Е. Керкис, оказавшим большую помощь в первичной идентификации видов по кариотипам, а также всем сотрудникам, любезно предоставившим коллекционные материалы.



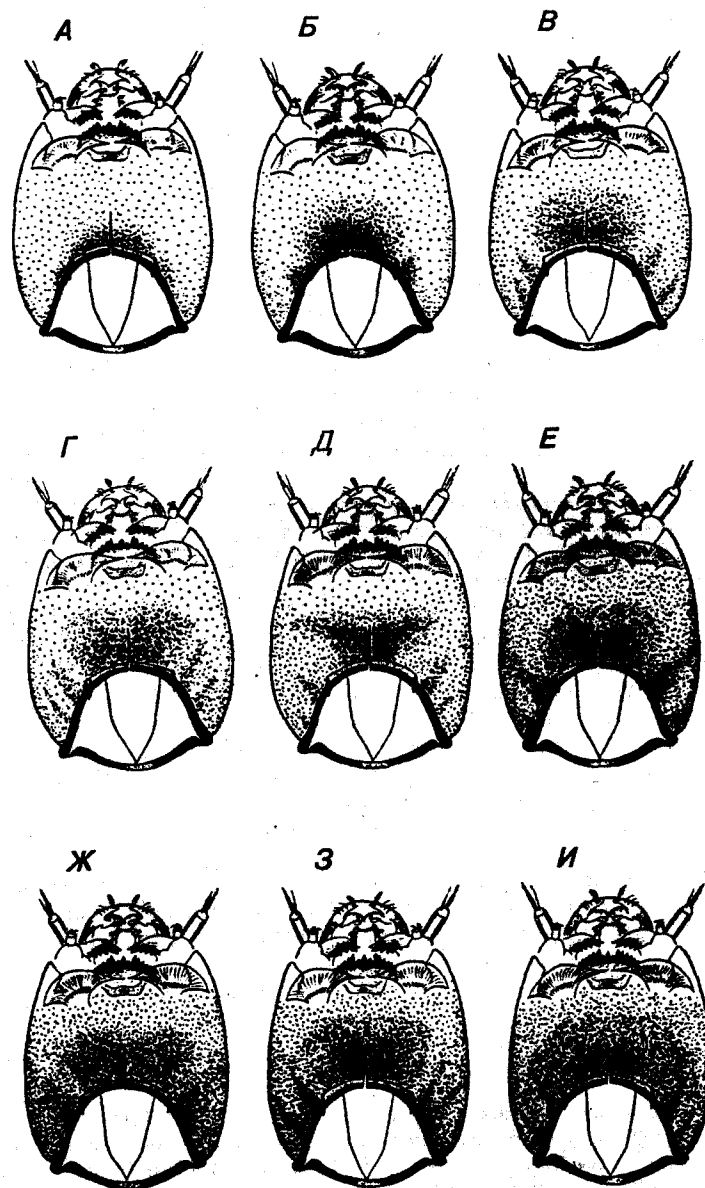
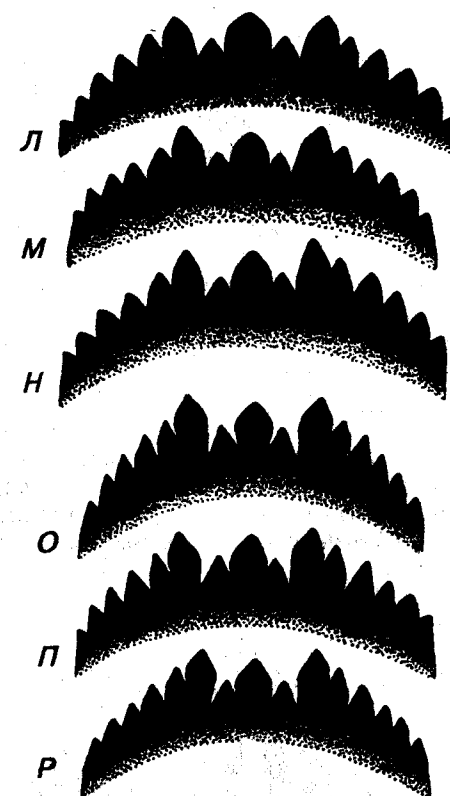


Рис. 2. Пигментация вентральной поверхности головы и ментум *Ch. piger* (А—Д, Л—Н) и *Ch. riparius* (Е—К, О—Р)



и суженной вершиной. Все четыре нижних зубца мандибулы хорошо пигментированы. Рядом со щетинкой под зубцами мандибулы находится довольно крупная зарубка. Щетинка антенны не достигает конца последнего членика.  $AR = 2.13...2.39$ . Передний край основания максиллы слегка выпуклый. Щупик максиллы с четырьмя одночлениковыми, пятью двучлениковыми хетоидами и одной щетинкой.

*Chironomus riparius* Mg. (рис. 2 Е—К, О—Р). Строение ротовых частей, отростков тела личинок *Ch. riparius* сходно с таковыми у *Ch. piger*. Морфологические различия заключаются в интенсивности и форме пигментных пятен на вентральной поверхности головы (рис. 2 А—К) и в строении срединного и боковых (первого и второго) зубцов ментума (рис. 2 Л—Р). Боковые края основного зубца ментума *Ch. piger* либо прямые, либо чуть рас-

ширены в основании, тогда как у *Ch. riparius* основной зубец часто сужен в основании и расширен в средней части, иногда боковые края почти прямые. Добавочные зубцы ментума у личинок *Ch. riparius* отделены от основного более глубоко, заметно глубже отделен второй боковой зубец от первого. Кроме того, личинки этого вида отличаются формой первого бокового зубца: он часто расширен в середине и сужен в основании.

Если имеются лишь единичные экземпляры, визуально выделить эти признаки бывает трудно. Мы произвели ряд измерений зубцов ментума для выявления морфометрических признаков, имеющих таксономическую значимость (рис. 3). Измерения проводились по схеме, подобной той, которая использовалась Вюлькером для других видов рода *Chironomus* [15]. Провели стандартную статистическую обработку полученных данных. При сравнении  $t_{\text{факт}}$  с  $t_{\text{табл}}$  (для степени вероятности  $P = 0.95$ ) было установлено наличие высокой степени достоверности различий между средними каждой размерной характеристики личинок *Ch. piger* и *Ch. riparius* (табл. 1). Морфометрические параметры, приведенные в табл. 1, могут служить хорошими дополнительными диагностическими признаками этих видов.

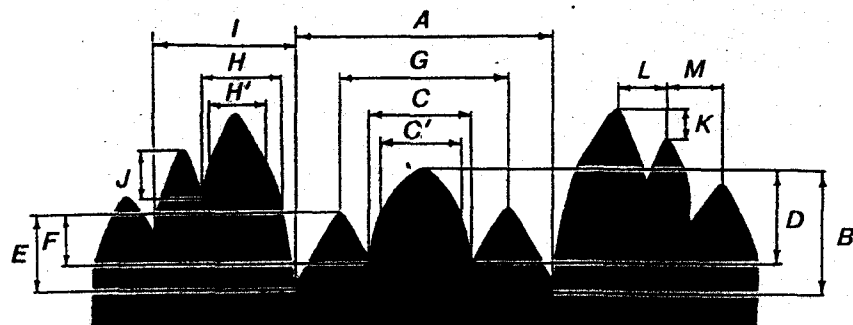


Рис. 3. Схема измерений ментума.

A — ширина срединного зубца; B — высота срединного зубца; C — ширина основного зубца в основании; C' — ширина основного зубца в средней части; D — высота основного зубца; E — внешняя высота добавочного зубца; F — внутренняя высота добавочного зубца; G — расстояние между вершинами добавочных зубцов; H — ширина 1-го бокового зубца в основании; H' — ширина 1-го бокового зубца в средней части; I — общая ширина 1-го и 2-го боковых зубцов; J — внутренняя высота 2-го бокового зубца; K — расстояние между вершинами 1-го и 2-го боковых зубцов по вертикали; L — то же, по горизонтали; M — расстояние между вершинами 2-го и 3-го боковых зубцов по горизонтали.

Таблица 1

Морфологические параметры ментума, мкм

Параметр (по рис. 3)	<i>Chironomus piger</i>	<i>Chironomus riparius</i>	t
C	20.7 ± 0.4	18.2 ± 0.3	4.9
E	16.5 ± 0.3	18.3 ± 0.3	4.3
F	9.7 ± 0.3	12.0 ± 0.3	5.5
G	32.3 ± 0.4	30.2 ± 0.4	3.7
H	16.1 ± 0.2	15.0 ± 0.2	4.0
H'	14.7 ± 0.3	17.0 ± 0.3	5.3
I	29.4 ± 0.4	26.2 ± 0.3	6.4
J	8.1 ± 0.3	11.4 ± 0.1	3.3
K	10.2 ± 0.4	9.1 ± 0.3	2.2
C/C'	1.07 ± 0.02	0.92 ± 0.01	6.8
C/D	0.96 ± 0.02	0.82 ± 0.01	6.4
E/F	1.74 ± 0.06	1.55 ± 0.03	2.8
H/H'	1.10 ± 0.02	0.88 ± 0.01	10.0
E/B	0.58 ± 0.01	0.63 ± 0.01	3.6

*Chironomus luridus* Str. (рис. 4 A, B; 5 A—B; 6 A—B; 7 A—B). Длина личинок IV возраста 13.0—14.5 мм. Головная капсула желтая. На VIII брюшном сегменте две пары длинных извитых вентральных отростков и пара небольших на VII. Сенсилла антенны достигает конца четвертого членика антенны. Щупик максиллы с четырьмя одночлениковыми, четырьмя двучлениковыми хетоидами и одной щетинкой. Передний край основания максиллы с резко выгнутым внешним углом. Мандибула имеет обычное строение: три пигментированных нижних зубца и четвертый, слабо обособленный, непигментированный.

Основной зубец ментума со слегка выгнутыми боковыми краями, дополнительные зубцы крупные, немного асимметричные, вершины их иногда направлены внутрь. Четвертый зубец чуть меньше пятого. Субментальные щетинки обычно с 1—2 ветвями.

*Chironomus parathummi* Keyl (рис. 4 B, Г; 5 Г—Е; 6 Г—Е; 7 Г—Е). Личинки с довольно узким, „прогонистым” телом ярк-красного цвета, длиной 12.5—14.0 мм. Головная капсула светло-желтая. Две пары извитых вентральных отростков на VIII сегменте и пара латеральных на VII, выделяющихся своей формой и размерами: они длинные (иногда достигают середины VIII сегмента), слегка изогнуты и сужены к концам. Сенсилла антенны короткая, доходит до середины четвертого членика антенны. Щупик максиллы с пятью одночлениковыми, четырьмя двучлениковыми хетоидами и одной щетинкой. Передний край основания

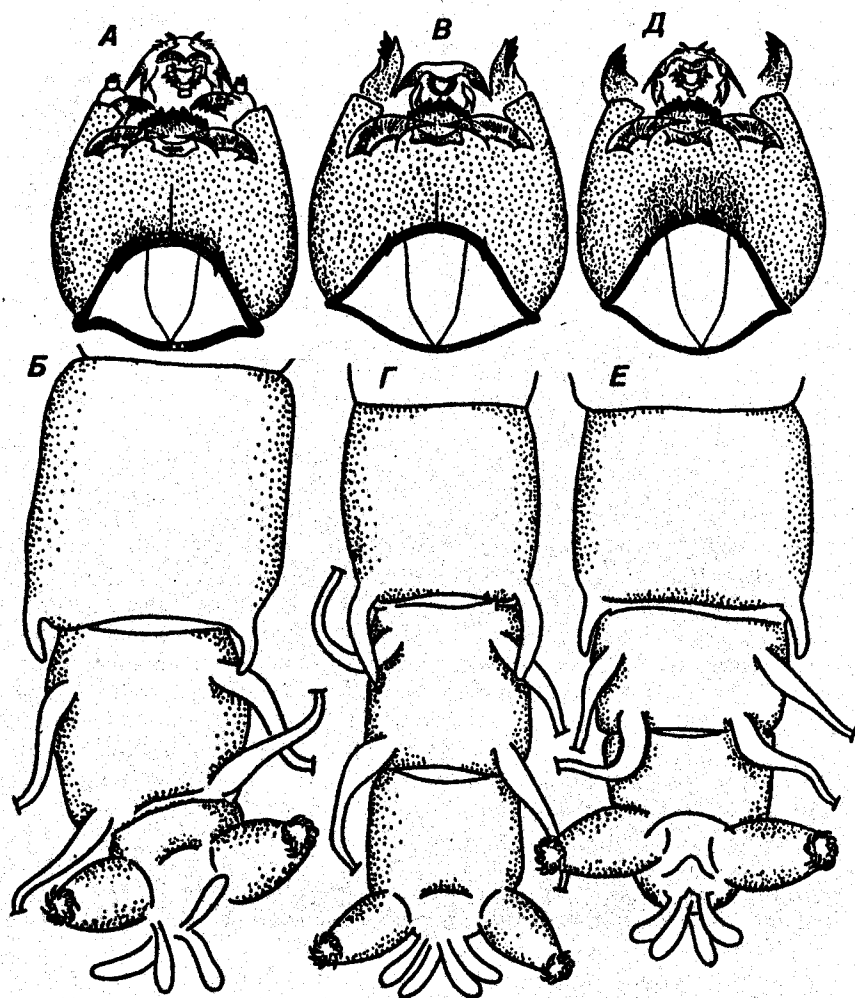


Рис. 4. Вентральная поверхность головы и задний конец тела личинок *Ch. luridus* (А, Б), *Ch. parathummi* (Б, Г), *Ch. pseudothummi* (Д, Е).

максиллы спрямленный. Четвертый нижний непигментированный зубец мандибулы обособлен слабо.

Основной зубец ментума по форме напоминает равнобедренный треугольник с прямыми краями; дополнительные зубцы

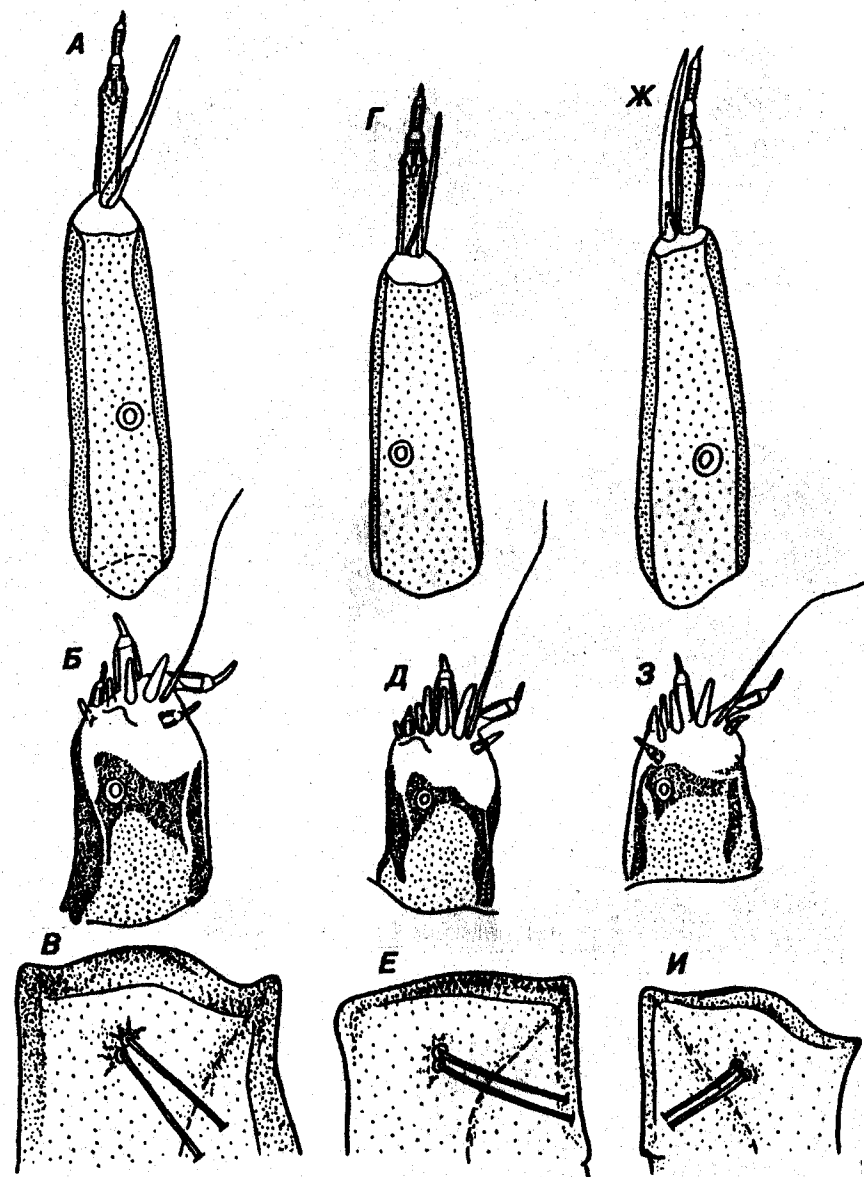


Рис. 5. Антенна, щупик и основание максиллы *Ch. luridus* (А—В), *Ch. parathummi* (Г—Е), *Ch. pseudothummi* (Ж—И).

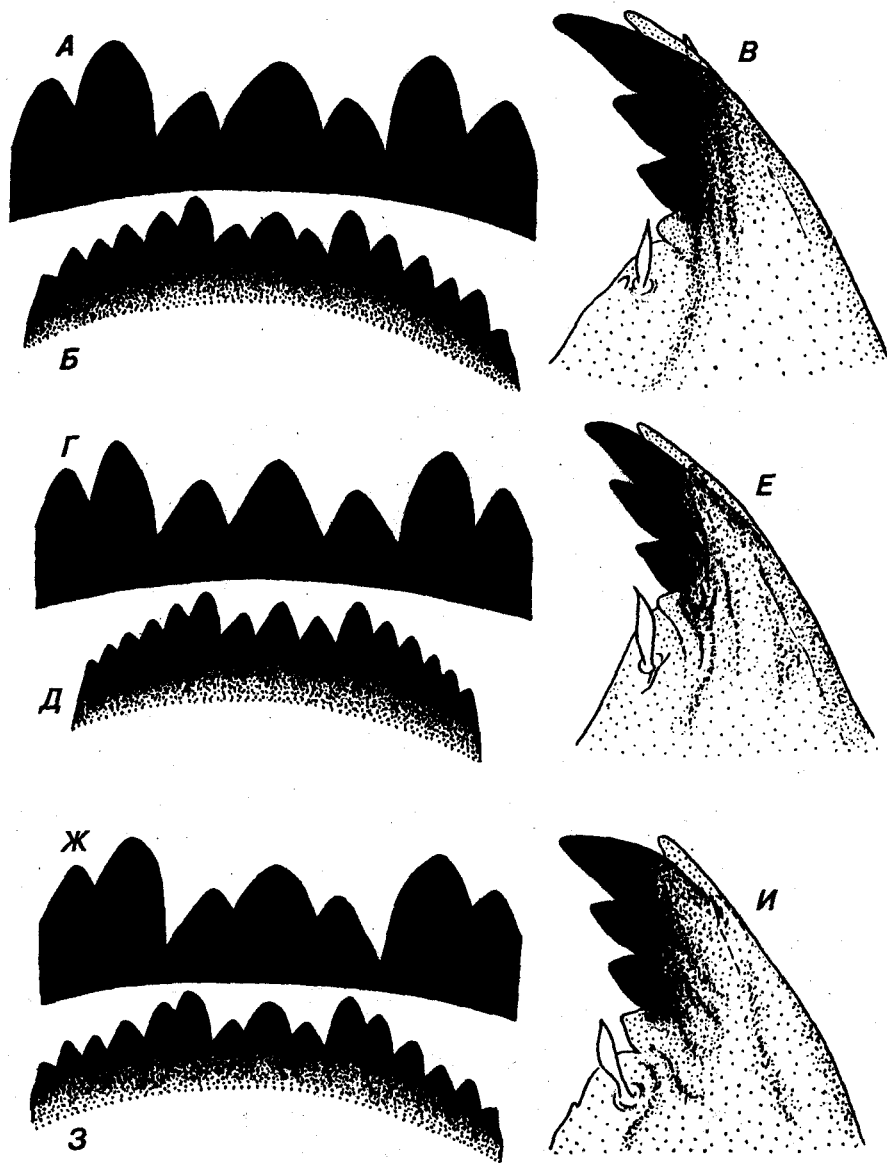


Рис. 6. Ментум и мандибула *Ch. luridus* (А—В), *Ch. parathummi* (Г—Е), *Ch. pseudothummi* (Ж—И).

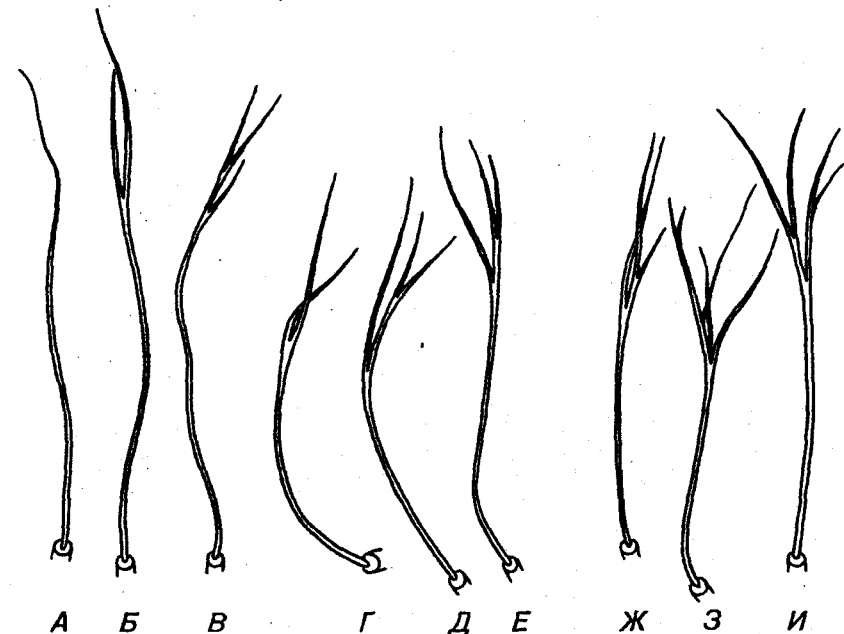


Рис. 7. Субментальные щетинки *Ch. luridus* (А—В), *Ch. parathummi* (Г—Е), *Ch. pseudothummi* (Ж—И).

крупные, почти симметричные. Боковые зубцы равномерно уменьшаются по размеру, образуя ровный „пильчатый” край. Субментальные щетинки обычно с 2—3 ветвями.

*Chironomus pseudothummi* Keyl (рис. 4 Д—Е; 5 Ж—И; 6 Ж, И; 7 Ж—И). Личинки этого вида очень сходны с личинками *Ch. luridus*. Морфологические различия между ними сводятся к следующему. Головная капсула желтая, но гулярный склерит чуть затемнен у затылочного склерита. Сенсилла антенны длинная, почти достигает конца последнего членика антенны. Четвертый нижний зубец мандибулы хорошо обособлен. Срединный зубец ментума уже и ниже, чем у *Ch. luridus*, дополнительные зубцы более асимметричные, заметно сближены первый и второй боковые зубцы, меньше перепад между их вершинами. Субментальные щетинки обычно хорошо разветвленные — до 5—6 ветвей.

Результаты измерений деталей строения головы *Ch. luridus*, *Ch. parathummi* и *Ch. pseudothummi* были статистически обработаны. После вычисления критерия Стьюдента для каждой пары из трех видов в пределах признака и сравнения его с  $t_{\text{табл}}$  (для степени достоверности 0.95) было установлено наличие или отсутствие достоверности различий между средними. Самые „работающие“ признаки для всех трех видов — это внутренняя высота добавочного зубца ментума ( $F$ ), отношение внешней высоты добавочного зубца к внутренней ( $E/F$ ) и расстояние между вторым и третьим боковыми зубцами ( $M$ ). Хорошо подтверждаются статистически различия в строении ментума личинок *Ch. luridus* и *Ch. pseudothummi*, отмеченные выше.

Морфометрические параметры, используемые автором для диагностики этих видов, приведены в табл. 2.

Таким образом, личинки *Ch. luridus*, *Ch. parathummi* и *Ch. pseudothummi* обладают достаточно четкими, на наш взгляд, морфологическими признаками, которые могут быть дополнены в случае необходимости морфометрическими.

Таблица 2.

Морфометрические параметры деталей строения головы, мкм

Параметр (по рис. 3)	<i>Chironomus luridus</i> (1)	<i>Chironomus parathummi</i> (2)	<i>Chironomus pseudothummi</i> (3)	$t_{1-2}$	$t_{1-3}$	$t_{2-3}$
A	48.6 ± 0.7	47.9 ± 0.6	43.6 ± 0.7	0.72	5.1	4.7
B	23.0 ± 0.4	20.8 ± 0.3	20.7 ± 0.7	4.4	2.9	0.13
E	16.3 ± 0.4	15.3 ± 0.3	13.3 ± 0.4	2.0	5.3	4.0
F	10.3 ± 0.4	13.0 ± 0.3	7.5 ± 0.3	5.4	5.6	13.1
K	9.3 ± 0.4	6.4 ± 0.3	6.8 ± 0.4	5.8	4.4	0.3
L	12.8 ± 0.3	12.3 ± 0.3	10.5 ± 0.2	1.2	6.4	5.0
M	14.7 ± 0.2	12.7 ± 0.3	14.1 ± 0.2	5.6	2.1	3.9
B/E	1.4 ± 0.03	1.4 ± 0.03	1.6 ± 0.03	0	4.8	4.8
E/F	1.6 ± 0.05	1.2 ± 0.02	1.8 ± 0.08	7.4	2.1	7.3
AR	1.76 ± 0.02	1.90 ± 0.07	1.76 ± 0.02	1.9	0	1.9
Число полос вентромен- тальной пластинки	49 ± 0.7	41 ± 0.5	49 ± 0.5	9.3	0	11.3
Число зубцов эпифаринге- ального гребня	15 ± 0.3	16 ± 0.4	14 ± 0.5	2.0	1.7	3.1

Таблица для определения видов

- 1(2) Две пары длинных извитых вентральных отростков на VIII сегменте и пара латеральных на VII . . . . . 3
- 2(1) Только две пары вентральных отростков на VIII сегменте, слегка извитых, чуть длиннее подталкивателей. Латеральные отростки VII сегмента отсутствуют . . . . . 7
- 3(4) Головная капсула светло-желтая, латеральные отростки VII сегмента длинные, иногда достигают середины VIII сегмента. Боковые зубцы образуют ровный „пильчатый“ край. Передний край основания максиллы почти прямой . . . . . *Ch. parathummi*
- 4(3) Головная капсула желтая или слегка затемнена у затылочного склерита, латеральные отростки VII сегмента небольшие. Боковые края основного зубца ментума слегка выгнутые, дополнительные — асимметричные, четвертый боковой зубец иногда немного меньше пятого. Передний край основания максиллы выпуклый . . . . . 5
- 5(6) Гулярный склерит чуть затемнен у затылочного склерита. Сенсилла антенны почти достигает конца пятого членика. Четвертый нижний зубец мандибилы четко обособлен. Срединный зубец ментума сравнительно узкий,  $A = 43.6 \pm 0.7$  мкм. Дополнительные зубцы асимметричные, их внутренняя высота  $F$  составляет всего  $7.5 \pm 0.3$  мкм,  $E/F = 1.8 \pm 0.08$ . Два первых боковых зубца заметно сближены,  $L = 10.5 \pm 0.2$  мкм, перепад вершин незначительный,  $K = 6.8 \pm 0.4$  мкм. Гулярные щетинки обычно сильно разветвлены (до 5—6 ветвей) . . . . . *Ch. pseudothummi*
- 6(5) Головная капсула равномерно желтая. Сенсилла антенны достигает конца четвертого членика. Четвертый нижний зубец мандибилы обособлен слабо. Срединный зубец ментума шире, чем у предыдущего вида,  $A = 48.6 \pm 0.7$  мкм. Внешние стороны дополнительных зубцов ментума иногда слегка выпуклые, вершины направлены внутрь,  $F = 10.3 \pm 0.4$  мкм,  $E/F = 1.6 \pm 0.05$ . Два первых боковых зубца хорошо отделены друг от друга,  $L = 12.8 \pm 0.3$  мкм, второй боковой зубец заметно ниже первого,  $K = 9.3 \pm 0.4$  мкм. Гулярные щетинки с 1—2 ветвями . . . . . *Ch. luridus*
- 7(8) Головная капсула желтая, гулярный склерит с небольшими, различного размера и интенсивности темными пятнами у затылочного склерита. Боковые края прямоугольного основного зубца ментума либо почти параллельны, либо чуть

расширены в основании. Внутренняя высота добавочного зубца  $F = 9.7 \pm 0.3$  мкм, внутренняя высота второго бокового  $J = 8.1 \pm 0.3$  мкм, общая ширина первого и второго боковых зубцов в основании  $I = 29.4 \pm 0.4$  мкм . . . . . *Ch. piger*

- 8(7) Головная капсула темно-желтая, вентральная поверхность головы с хорошо выраженными коричневыми пятнами, размеры и интенсивность окраски которых могут варьировать. Боковые края основного зубца ментума сужены в основании и расширены в средней части, иногда почти прямые. Добавочный зубец отделен от основного более глубоко, чем таковой у *Ch. piger*,  $F = 12.0 \pm 0.3$  мкм, второй боковой зубец заметно глубже отделен от первого,  $J = 11.4 \pm 0.1$  мкм, первый боковой зубец часто расширен в средней части и сужен в основании,  $I = 26.2 \pm 0.3$  мкм . . . . . *Ch. riparius*

#### Список литературы

1. Гребенюк Л. П., Кикнадзе И. И., Беянина С. И. Новый вид комара-звонца рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) из водоемов СССР // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 1.
2. Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства *Chironominae* фауны СССР (Diptera, Chironomidae-Tendipedidae). Л., 1983.
3. Bryce D. Studies on the larvae of the British *Chironomidae* (Diptera), with keys to the *Chironomidae* and *Tanipodinae* // Trans. Soc. British Entomol. 1960. Vol. 14.
4. Credland P. The taxonomic status of *Chironomus riparius* Meigen and *Chironomus thummi* Kieffer (Diptera, Chironomidae) // J. Natur. Hist. 1973. Vol. 7.
5. Geiger H. J., Ryser H. M., Scholl A. Bestimmungsschlüssel für die Larven von 18 Zuckmückenarten der Gattung *Chironomus* Meig (Diptera, Chironomidae) // Mitt. naturf. Ges. Bern. 1978. Bd. 35.
6. Keyl H. G. Untersuchungen am Karyotypus von *Chironomus thummi*. I. Karte der Speicheldrüsen — Chromosomen von *Chironomus thummi* und die cytologische Differenzierung der Subspezies *Ch. th. thummi* und *Ch. th. piger* // Chromosoma. 1957. Vol. 8.
7. Keyl H. G. Chromosomenevolution bei *Chironomus*. II. Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten // Chromosoma. 1962. Vol. 13.
8. Keyl H. G., Keyl I. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden. I. Bestimmungstabelle für Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrüsen-Chromosomen // Arch. Hydrobiol. 1959. Bd 56, H. 1/2.
9. Lindeberg B., Wiederholm T. Notes on the taxonomy of European species of *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) // Entomol. Scand. 1979. Suppl. 10.
10. Pinder L. C. V. A key to adult males of the British *Chironomidae* (Diptera). Vol. 1: The key, Vol. 2: Illustrations of the hypopygia // Freshwater. Biol. Assoc. 1978. Vol. 37.
11. Saether O. A. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera, Chironomidae) // Entomol. Scand. 1980. Suppl. 14.
12. Strenzke K. Revision der Gattung *Chironomus* Meig // Arch. Hydrobiol. 1959. Bd 56, H. 1/2.

13. Webb C. J., Scholl A. Identification of larvae of European species of *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae) by morphological characters // Syst. Entomol. 1985. Vol. 10, N 3.
14. Webb C. J., Scholl A., Ryser H. M. Comparative morphology of the larval ventromental plates of European species of *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae) // Syst. Entomol. 1985. Vol. 10, N 3.
15. Wülker W. F., Sublette J. E., Sublette M. F., Martin J. Review of genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). 1. The *straegei* group // Stud. in Nat. Sci. 1971. Vol. 1, N 1.
16. Wülker W. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. 3. Europäische Arten des *thummi*-Komplexes // Arch. Hydrobiol. 1973. Bd 72, H. 3.

## СОДЕРЖАНИЕ

Маркевич. Г. И. Эволюция коловраток и проблема их положения в системе Metazoa . . . . .	3
Гагарин В. Г. Свободноживущие нематоды водоемов о. Сахалин . . . . .	53
Добрынина Т. И. Репродуктивные возможности ракообразных отр. <i>Copepoda</i> . . . . .	78
Буторина Л. Г. О репродуктивной активности ветвистоусого ракообразного <i>Polyphemus pediculus</i> (L.) (Cladocera) . . . . .	92
Семенова Л. М. Ракушковые ракообразные (Ostracoda) бассейна Волги . . . . .	109
Жаворонкова О. Д. Морфология гнатеи водяных клещей сем. <i>Hydrachnidae</i> (Acariformes) . . . . .	120
Зеленцов Н. И. Новый вид ортокладин рода <i>Acricotopus</i> Kieff. (Diptera, Chironomidae) из Заполярья . . . . .	133
Гребенюк Л. П. Сравнительная морфологическая характеристика личинок пяти видов рода <i>Chironomus</i> группы „thummi” (Diptera, Chironomidae) . . . . .	147

## СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Труды ИБВВ, вып. 68 (71)

### ПРЕСНОВОДНЫЕ ВЕСПОЗВОНОЧНЫЕ: БИОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ

Редактор Е. Э. Булаховская  
Технический редактор Е. Я. Заводько  
Корректор Е. А. Жарова.

Н/К

Подписано в печать 30.09.93. Формат 60 × 84/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл.-печ. л. 9,53. Усл. кр.-отт. 10,01. Уч.-изд. л. 10,85. Тираж 1000 экз. Индекс ГЛ—80. Заказ 917. Заказное.

Гидрометеонадат, 199397, Санкт-Петербург, В. О. ул. Беринга, д. 38.  
ФОП, 249020, Обнинск, ул. Королева, д. 6.