

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина

06

И-71

**ФАУНА,
БИОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА
СВОБОДНОЖИВУЩИХ
НИЗШИХ ЧЕРВЕЙ**

Рыбинск. 1991

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
Труды, вып. 64 (67)

ФАУНА,
БИОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА
СВОБОДНОЖИВУЩИХ
НИЗШИХ ЧЕРВЕЙ

Рыбинск, 1990

УДК 595.11

Фауна, морфология и систематика свободноживущих низших червей. — Рыбинск, 1990.

В сборник включены статьи, содержащие материалы эколого-фаунистических исследований пресноводных турбеллярий и гастротрих, функциональной морфологии и эволюции коловраток. Наибольшее внимание уделено свободноживущим нематодам — II статей, посвященных изучению фауны, систематики и экологии данной группе червей.

Издание рассчитано на широкий круг зоологов, гидробиологов и экологов.

Ответственный редактор **В. Г. ГАГАРИН**

36 924 п

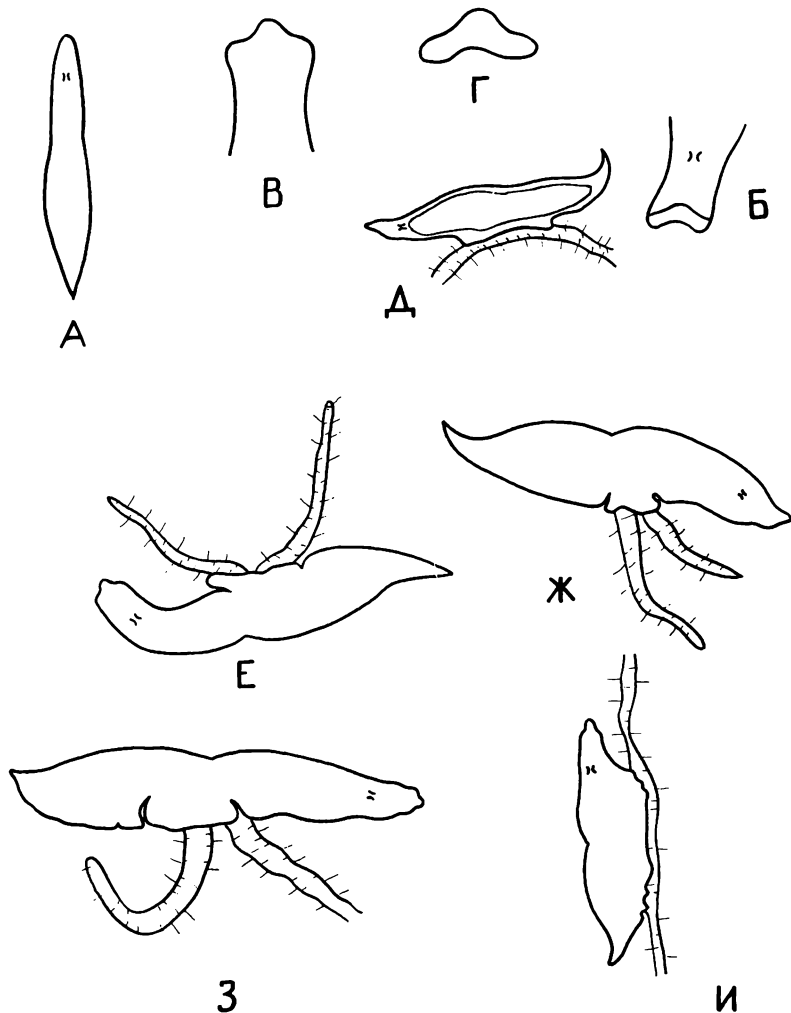
Пищевое поведение и питание *Bothromesostoma essenii* и *Mesostoma* *lingua* (Turbellaria)

Оба вида изученных червей — активные хищники. Излюбленными объектами их питания являются планктонные ракообразные: дафнии, босмины, полифем. Детально рассмотрен способ захвата жертвы с помощью клейкой нити и механизм работы стомы при заглатывании пищи.

Особенности пищевого поведения, способы и механизмы питания прямокишечных турбеллярий изучены крайне слабо. В настоящей работе приводятся результаты наблюдений в лабораторных условиях за пищевым поведением и питанием двух видов турбеллярий: *Bothromesostoma essenii* Braun и *Mesostoma lingua* (Abuldg.) (см. рисунок, А).

Мезостомы способны улавливать добычу не только с помощью контактной хеморецепции, но и с помощью хемотаксиса. Если в чашку Петри, в центре которой на донной поверхности турбеллярии поедали добычу, поместить *M. lingua*, то она, вытянув передний конец тела и немного двигая им в разные стороны, проходила вдоль стенки чашки 1/3 окружности и затем уверенно поворачивала к питающимся мезостомам. Черви проявляли активность и при наличии желтка, но в пищу его не употребляли. Неподвижно сидячие или малоподвижные черви начинали активно передвигаться, когда в сосуд, где они находились, вносили корм. Вначале активизировался передний конец тела. Начиная поисковые движения, мезостомы двигали передним концом тела в разные стороны, и расширяя его за счет уплощения с вентральной стороны, поднимали вверх.

Оба вида можно отнести к активным хищникам. Чаше всего мезостомы хищничают с использованием клейкой слизи, которая удерживает и обездвиживает добычу [1]. Проплывающий мимо и наскочивший на мезостому рачок также



Mesostoma lingua.

А — общий вид, Б-Г — форма переднего конца тела, Д-И — процесс заглатывания олигохет.

может схватываться червем, находящимся на субстрате. При этом рачок приклеивается сразу же, как только турбеллярия касается его передним концом тела. Приклеивание происходит за счет слизи, выделяемой раммитными железами.

ми, образующими разветвленные дорожки на переднем конце тела мезостом. Когда добыча и турбеллярия находятся на субстрате, захват пищи происходит следующим образом. Вентральная поверхность переднего конца тела турбеллярии уплощается и вдоль него образуется небольшой короткий желобок, огороженный небольшими валиками (см. рисунок, Б). Передний конец тела сверху приобретает форму тупоугольного равнобедренного треугольника, т. е. приподнимается и утолщается его медиальная часть (см. рисунок, В, Г). Таким образом, передний край тела мезостома представляет собой подвижный осязательный орган. Мезостома накрывает рачка вентральной поверхностью переднего конца тела. Добыча попадает в желобок и удерживается его боковыми краями. Турбеллярия, подгибая переднюю часть тела, обхватывает добычу и подталкивает ее к глотке, которая уже начинает высовываться из ротового отверстия. Если жертвой оказалась кладоцера, створки ее раковины мезостома раздвигает передним концом тела. Обладая пластичностью, он уплощается, благодаря чему легко входит в небольшую щель между створками. Схватывание и удерживание добычи происходит и в то время, когда турбеллярия высасывает жертву. В этом состоянии червь способен чувствовать проплывающую рядом добычу, по-видимому, по колебаниям воды. Захват происходит с любой стороны. Пойманную добычу турбеллярия удерживает около себя, используя клейкую слизь. *M. lingua* способна ловить движущуюся добычу, находясь в толще воды, с расстояния в 2—3 см. Хищник с жертвой падают на дно, где и происходит поедание последней.

Жертвы небольших размеров опутываются слизью. Если добыча большая и сильная (крупная олигохета), то червь образует вокруг ротового отверстия и выступающей наружу глотки своеобразную присоску, за счет мускулатуры тела, которая способна удерживать добычу (см. рисунок, Е, Ж, З). Жертва втягивается в глотку через эту присоску.

В случае, когда добыча настолько велика, что ее невозможно поймать вышеуказанными способами, турбеллярия удерживает ее всей брюшной поверхностью, прикрепляясь передним концом тела ко дну сосуда. Прикрепление добычи при этом происходит за счет небольших валиков-зазубринок, которые образуются на брюшной поверхности тела (см. рисунок, И).

Во время высасывания *M. lingua* приобретает очень характерную для этого состояния форму тела (см. рисунок, Д).

Задний конец его приподнимается и образует загнутый вверх маленький «хвостик». Передний конец тела может быть опущен или тоже приподнят вверх. По середине тела (в области глотки) обозначается плавная перетяжка. С боков позади ротового отверстия наблюдаются вмятины, которые хорошо видны, когда образуются присасывательные валики вокруг глотки для удерживания добычи. В дорзальной части тела имеются боковые продольные валики.

Нами установлено, что мезостомы поглощают менее половины пойманной добычи. Так, в течение получаса одна особь *M. lingua*, отлавливая от 11 до 40 рачков дафний, съедает лишь 17—40%. Рачки, оставшиеся в слизи, погибают.

Ранее указывалось [1], что отродившаяся молодь *Bothriomesostoma essenii* и *Mesostoma lingua* способна к самостоятельному питанию. Молодые черви проникают внутрь раскрытого панциря жертвы, уже пойманной взрослыми мезостомами, и высасывают глоткой ее содержимое. Иногда молодь сама отлавливает добычу, прилипая слизью к рачку, который носит ее на себе. В ловле могут принимать участие от 1 до нескольких червей. Заглатывания жертвы не наблюдалось. Не было обнаружено твердых остатков жертв в содержимом кишки. Мезостомы прорывают покровы жертв глоткой, которая постепенно сжимается и разжимается. Выступая из глоточного кармана, глотка может вытягиваться на 2—2,5 мм, изгибаться и достигать любого участка тела пойманных рачков. Глотка мезостом способна прободать покровы жертвы и, благодаря механическому действию, разрывать ее внутренние органы при всасывании. Содержимое добычи всасывается в открытое глоточное отверстие следующим образом. Кольцевые слои мускулатуры глоточного тела сжимаются и глотка вытягивается, при этом кольцевые мускулистые слои наружного ее конца расслабляются и за счет сокращения радиальной мускулатуры (делататоров) отверстие глотки раскрывается, кольцевые мускульные волокна внутреннего конца глотки сжимаются и закрывают внутреннее отверстие глотки. В результате того, что полость глотки увеличивается в объеме, а оба конца ее закрыты (наружный закупорен добычей), в ней создается пониженное давление, обеспечивающее втягивание содержимого добычи. Затем происходит дальнейшее сокращение радиальных волокон и расслабление кольцевых, благодаря чему полость глотки увеличивается и полностью заполняется пищей. Кольцевые волокна наружного отверстия глотки сжима-

ются и закрывают отверстие глотки. Продольные мышечные волокна также сжимаются от наружного конца и глотка, уменьшаясь в длину, двигается назад к кишке. В это время внутреннее глоточное отверстие раскрывается в результате расширения кольцевой мускулатуры заднего конца глотки и все содержимое глотки прогоняется в кишку. Движение глотки назад прекращается и сразу же, распрямляясь, она двигается в обратном направлении, т. е. к добыче. Такие импульсивные насасывающие движения происходят довольно быстро. Пища, судя по окрашенным объектам, попадает сначала в заднюю часть кишки. Иногда внутри такой питающейся мезостомы происходили движения самой кишки и ее содержимого — перестальтика. Благодаря им поступающая пища прогоняется дальше по кишке. Взрослая турбеллярия высасывает одного рачка средних размеров обычно за 3—4 мин, иногда за 2—2,5 мин.

Изученные виды — хищники с широким спектром питания, отдают предпочтение зоопланктонным организмам. В первую очередь жертвами червей становятся ветвистоусые рачки и особенно доступен *Polyphemus pediculus*, который легко прилипает и удерживается слизью, выделяемой турбеллярией. Одна особь *Mesostoma lingua* за 1 ч может отловить до 40 и более экземпляров полифема. Высасывается все содержимое рачка, в последнюю очередь — глазной пигмент. Так же легко черви ловят дафний. Эмбрионы, находящиеся в выводковых сумках этих рачков, засасываются целиком внутрь глотки. Мезостомы охотно потребляют кладоцер *Daphnia*, *Simocephalus* и *Scapholeberis mucronata*, реже — *Ceriodaphnia* sp., *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*. Турбеллярии используют в пищу также представителей из копепод отрядов *Calanoida* и *Cyclopoida*, хотя поймать и удержать их трудно. Мезостома не может пробить глоткой экзоскелет циклопов с дорзальной стороны, поэтому переворачивает циклопа на спину и прорывает покровы между конечностями. Пищей могут служить и циклопы *Mesocyclops*, *Cyclors*, *Acanthocyclops*, *Microcyclops* и др. Малодоступны крупные представители диапомид.

Турбеллярии питаются не только зоопланктоном, но и бентосом. Легко и быстро они поедают наидид: *Neis vilgaxis*, *N. simplex*, *Stylaria lacustris*. После высасывания остаются фрагменты покровов, спутанные слизью, с торчащими щетинками. Используют турбеллярии и крупных тубифицид (*Limnodrilus hoffmeisteri*), которые обычно долгое время сопротивляются, пытаясь освободиться резки-

ми выкручивающими движениями. Чтобы удержать добычу, мезостома сама прикрепляется ко дну сосуда, придерживая жертву вентральной поверхностью тела и складками вокруг глотки. Высасывается примерно 1/3 тела олигохет. Весь процесс ловли и высасывания крупного червя длится 40—60 мин. Поврежденные олигохеты погибают.

Chironomidae, Chaoboridae и Ephemeroptera также являются пищевым объектом мезостом. При их потреблении глотка обычно внедряется между головой и грудью личинки. Остракод мезостомы не используют, в редких случаях хищникам удавалось раскрыть панцырь рачка и высосать его. Турбеллярии не едят нематод, коловраток и водяных осликов. В случаях, когда живого корма не хватает, они могут потреблять в пищу свежие трупы.

Таким образом, *Bothromesostoma essenii* и *Mesostoma lingua* являются хищниками. Не имея специализированных органов захвата и удерживания добычи, черви используют для этого клейкую слизь и поверхность своего тела. Иногда мезостомы могут нападать на движущуюся добычу или собирать свежие трупы. Имея широкий спектр питания, черви в определенных условиях могут питаться тем или иным объектом, что дает возможность этим видам обитать в различных водоемах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Коргина Е. М. К исследованию пищевого поведения *Mesostoma craci* и *Mesostoma lingua* (Turbellaria)//Изучение поведения водных беспозвоночных в естественных условиях: Тез. докл. 3-го Всес. Симп. по поведению водных беспозвоночных. Борок, 1978.

УДК 595.18:591.432.2:576.12

Г. И. МАРКЕВИЧ

(Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
АН СССР)

Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Конструктивная технология и кинематика склеритных систем

Проведен анализ особенностей интрацеллюлярной склеротизации и способов интеграции отдельных склеробластов

© Г. И. Маркевич.

в сложные механизмы челюстных аппаратов у коловраток. Обсуждаются общие закономерности и возможные пути эволюции систем надклеточного уровня, базирующихся на энотрикеточных технологиях.

Способность к образованию склеритных структур — одна из наиболее характерных особенностей тканей коловраток, создающая саму основу появления их уникального плана организации. Поразительное разнообразие наружных скелетов — панцирей, их вооружения, прыгательных игл и плавничков далеко не исчерпывает перечень этих элементов. Совершенство, с которым коловратки используют потенциальные возможности склеротизации, проявляется ярче всего в их челюстном аппарате — мастаксе, где из набора склеритов складываются настоящие многозвенные механизмы, часто не похожие друг на друга ни по своей конструкции, ни по выполняемым ими функциям.

Применение электронной микроскопии в исследовании тонкого строения склеритов коловраток дало возможность детально представить и их внутреннюю организацию, и этапы исторического генезиса их общей морфологии [7, 8, 10, 11, 13, 16—21]. К настоящему времени вопросы, затрагивающие ультраструктурную организацию и внешнее строение склеритов ротаторий, разработаны весьма полно. Вместе с тем, один из наиболее интересных аспектов, связанных с феноменом склеротизации у коловраток, который можно определить как биоинженерный, еще не нашел должного освещения в специальной литературе. Действительно, то богатейшее разнообразие склеритных структур и создаваемых на их основе аппаратов, которое обнаруживает эта группа червей, служит прекрасным материалом для осмысления «биотехнологии» формирования склеритов, конструктивных решений, использованных в построении сложных многоэлементных аппаратов и эволюции их кинематических схем. Данная работа — первый опыт анализа конструктивно-технологических и биомеханических особенностей склеритных систем коловраток.

Не совсем традиционный, инженерный, подход к функциональной морфологии коловраток заставляет определять объем понятий, вкладываемых в термины «биотехнология» и «конструктивная технология». Биотехнология в нашем случае включает ультраструктурные и биохимические механизмы синтеза склеритного материала, его локальной аккумуляции в клетке и тонкого структурирования. Под конструктивной технологией в этой работе подразумеваются принципи-

альные решения, методы, приемы, с помощью которых достигается целостность архитектоники организма и отдельных его частей.

Ультраструктурная организация склеритных образований коловраток достаточно разнообразна. Как правило, покровы ротаторий формируют плотную кутикулу¹, локальная ригидизация которой приводит к образованию панцирей, наружных скелетных пластинок, шипов, игл и плавничков. Кутикула коловраток состоит обычно из нескольких слоев (пластин), отличающихся по своему тонкому внутреннему строению. Различия в количестве и ультраструктуре этих пластин, свойственные некоторым представителям ротаторий, дали основания Клема [15—17] выделить несколько типов строения кутикулы и усмотреть в них филогенетическую преемственность. Однако при всем разнообразии тонкой организации этих кутикул все они формируются на базе единой схемы, включающей две разнокачественные склеритные пластинки. Неодинаковые соотношения в развитости таких пластинок и приводят к появлению двух- или однослойных вариантов кутикулы. Другой важный признак, который указывает на унифицированность биотехнологии образования склеритов — интрацеллюлярность. Все механически прочные элементы коловраток, в том числе и склериты мастакса, формируются внутриклеточно, путем аккумуляции кислых мукополисахаридов под апикальной мембраной клеток. Филогенетическая трактовка различий в ультраструктуре кутикул предполагает, что подобную эволюцию претерпела и сама технология склеротизации. Так ли это?

Рассмотрим в качестве примера особенности тонкой организации кутикулы у двух таксономически далеких видов коловраток — бделлоиды *Rotaria neptunia* и псевдотрохиды *Polyarthra vulgaris*. Специально предпринятое нами электронно-микроскопическое исследование покровов этих форм показало, что их кутикула в пределах одной и той же особи демонстрирует закономерные переходы от одного, обычного для группы типа своего строения, к другому, прежде у них не отмечавшемуся и характерному для представителей совершенно других таксонов. Так, исключительно мощный слой, поперечно исчерченный чередующимися электронно-

¹ Термин кутикула в некоторых специальных работах используется только в отношении экстрацеллюлярных покровов [4]. В данной статье принято расширенное и более распространенное понимание кутикулы, представленной у разных групп беспозвоночных одним из своих вариантов: эндо- или экзокутикулой [3, 17].

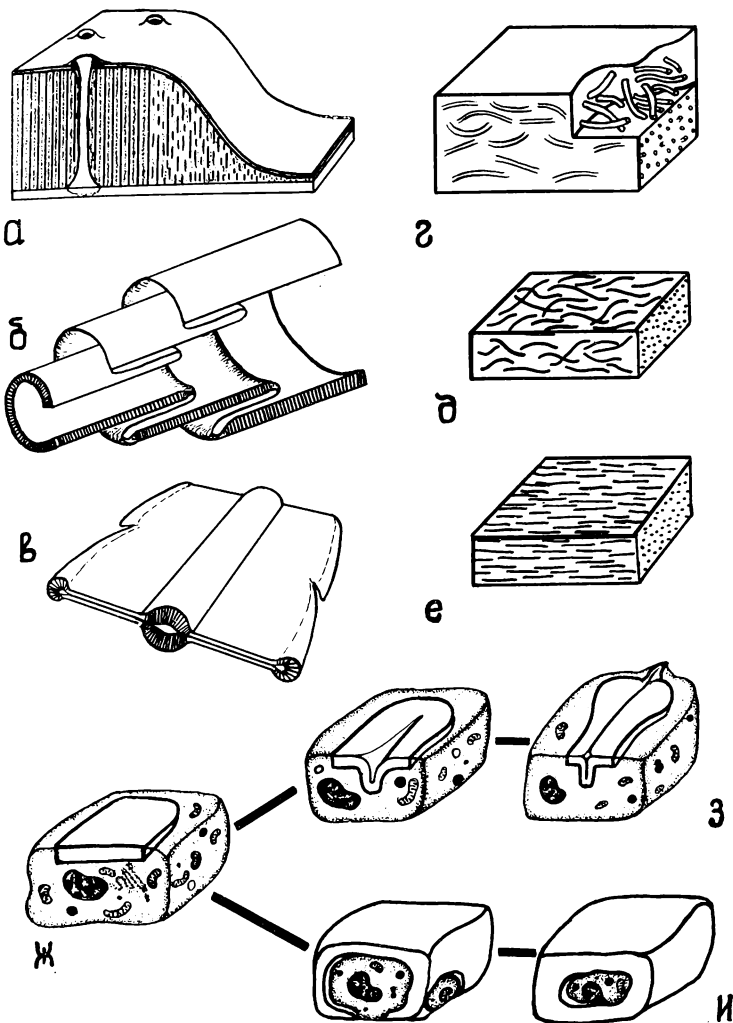


Рис. 1. Особенности ультраструктурной организации и формообразования внутриклеточных склеритов.

а — ультраструктура эндокутикулы *Rotaria neptunia* на участке перехода от ригидного кольца к эластичной складке, б — чередование ригидных зон покровов с развитым микротрубочным слоем эндокутикулы и зон с менее мощной неструктурированной кутикулой в туловище и ноге *Rotaria neptunia*, в — то же в плавничке *Polyarthra vulgaris*; схема ультраструктурной организации склеритов мастакса: г, д — с неупорядоченным и е — упорядоченным расположением склерофибрилл; принципиальная схема формообразования объемных склеритов из внутриклеточной пластинки (ж) путем шелевидной инвагинации клеточной мембраны (з) и полной периферической склеротизации (и); а — е — реконструировано по оригинальным электронно-микроскопическим фотографиям.

прозрачными и темными полосами — микротрубочками, обнаруживается в кутикуле ригидных телескопических сегментов *Rotaria pertunia* (рис. 1, а, б). Участки покровов между соседними члениками — цилиндрами имеют тонкую эластичную кутикулу, внешняя пластинка которой, истончаясь по мере удаления от ригидных участков, теряет свою микротрубочатую структурированность. Идентичная картина постепенного перехода одного типа кутикулы в другой, также микротрубочатый, отмечена нами и на поперечных срезах плавничков полиартр (рис. 1, в), где резкое утолщение наружного слоя и появление в нем поперечной исчерченности, по существу формирует центральную и периферические жилки плавника.

Микротрубочатая кутикула — один из выделенных Клема [16, 17] ультраструктурных типов строения покровов, специфичный, как считалось, для брахионид, характеризуется именно мощным развитием внешнего слоя, состоящего из тесно сомкнутых микротрубочек, ориентированных поперечно плоскости пластины. Примечательно, что и у самих брахионид приписываемый им тип строения кутикулы отмечается лишь в области панциря и существенно видоизменяется в покровах подвижной ноги и ресничной короны. Совершенно очевидно, что сильная ригидизация покровов у коловраток из таксономически далеких групп достигается одинаковым образом, а именно, развитием мощного слоя, составленного тесно спаянными микротрубочками. С чисто инженерной точки зрения, эта особенность находит рациональное объяснение в исключительной прочности и легкости пластин, имеющих внутреннюю структуру, так называемых сотовых конструкций, широко используемых в современной технике.

Таким образом, приведенные примеры ясно показывают, что изменения ультраструктуры кутикулы определяются не столько эволюцией методов склеротизации, ее биотехнологии, сколько частной конструктивной технологией, с помощью которой решаются архитектурные проблемы, такие как достижение максимальной прочности плавничков и панцирей, повышение эффективности работы гидроскелета и ряд других, им подобных. Иными словами, изменения в ультраструктурной организации покровов — очень действенный и активно используемый инструмент построения общей конструкции организма. Легкость, с которой меняется тонкое строение кутикулы, соотносясь с функциональными и архитектурными задачами, приводит к выводу о высоком полиморфизме, свойственном биотехноло-

антов, по химическому составу аналогичный кутикуле, но в отличие от нее, обычно не дифференцированный на слои. Толща склеритов однородна и пронизана большим числом микротрубочек, которые располагаются не поперечно пластине склерита, как в кутикуле, а продольно, не образуя при этом тесных пакетов. В целом, сеть микротрубочек в склеритах челюстного аппарата создает прочную ажурную арматуру, которая хорошо выявляется при длительной мацерации мастаксов в жавелевой воде (рис. 1, г). Кислый мукополисахаридный матрикс заполняет арматурный каркас склерита. Он легче разрушается при воздействии агрессивных агентов, делая доступной для наблюдения сеть микротрубочек. Если микротрубочковый слой кутикулы по своей организации подобен сотовым конструкциям, то склериты мастакса находят свою конструктивную аналогию в композиционных материалах, простейшим примером которых служит железобетон, включающий жесткую арматуру и менее прочный наполнитель. Очевидно, что тонкая структура склеритов челюстного аппарата также несет отпечаток функциональной целесообразности, реализованной на субклеточном уровне механизмов склеротизации.

В создании целостного морфо-функционального комплекса челюстного аппарата биотехнология склеротизации играет подчиненную роль. Центральным же моментом организации склеритной системы мастакса служат формообразование механически прочных элементов, механизмы их интеграции и кинематическое взаимодействие, т. е. генезис склеритно-мышечного модуля на надклеточном, тканевом уровне. Приемы и закономерности, на основе которых создаются сложные механические системы мастакса — область конструктивной технологии, рассматривать которую рационально в приведенной выше последовательности.

Формообразование склеритов. Важнейшая черта, определяющая весь диапазон конструктивных особенностей склеритной системы челюстного аппарата, — обособленность склеротизирующихся клеток. В целом же для коловраток очень характерна синцитиальность тканей. Кутикула, включая и ее ригидные участки, формируется единым поверхностным симпластом. Мастакс же оказывается одним из немногих, если не единственным органом, в котором тенденция к синцитиальности почти не проявляется. Именно относительная автономность клеток — склеробластов обеспечивает многоэлементность скелетного комплекса мастакса и обособленность ее склеритов. Сложное трехмерное строение прочных

но, что эволюция механизмов склеротизации у коловраток не находит однозначного отражения в ультраструктуре их склеритов.

Подробно останавливаясь на вопросах, связанных с тонкой организацией внутриклеточных склеритов и биотехнологии их формирования, мы не претендуем на исчерпывающее освещение этой сложнейшей проблемы, но ставим единственную цель — показать, насколько велика роль функциональных и архитектурных моментов в определении конкретной ультраструктуры склеритов, создающейся на основе универсальной и полипотентной биотехнологии. Акцентировать внимание на ультраструктурном полиморфизме склеритов, в том числе и кутикулы, у сколещид и его взаимосвязи с морфо-функциональной конституцией всего организма приходится из-за необоснованно высокого, на наш взгляд, филогенетического веса, который традиционно приписывается нюансам тонкой организации покровов. Сомнительность эволюционной интерпретации ультраструктурных различий внутриклеточных склеритов коловраток уже рассматривалась выше. Так ли принципиальны в филогенетическом отношении особенности строения интра- и экстрацеллюлярных кутикул у других групп первичнополостных червей? По-видимому, нет, и основанием для этого могут служить следующие аргументы. У представителей как с экзо-, так и с эндокутикулой обнаруживаются идентичные микротрубчатые слои, формирование которых в условиях, принципиально отличных от внутриклеточных, труднообъяснимо. По мнению Клема [17], тонкое структурирование и упорядоченность существенно отличают интрацеллюлярный тип кутикулы от экстрацеллюлярного, при котором аморфный, желеобразный секрет¹ экскретируется на поверхность клеток. Наконец, вторичные усложнения в развитии кутикулы, например, линька нематод, не позволяют относиться серьезно к такому признаку экстрацеллюлярности их покровов, как отсутствие апикальной клеточной мембраны у имагинальных стадий.

Сходства, наблюдаемые в ультраструктуре самых разных вариантов склеритов первичнополостных червей, в том числе их эндо- и экзокутикул, позволяют предполагать, что все они — производные единой биотехнологии. Склериты мас-такса коловраток представляют собой один из таких вари-

¹ В ряде случаев в такой экзокутикуле обнаруживаются беспорядочные коллагеновые волокна [3].

гии интрацеллюлярной склеротизации, ее универсальности и управляемости.

Сравнительный анализ внешней морфологии внутриклеточных склеритов в различных группах низших червей показал их удивительное сходство, необъяснимое, на наш взгляд, ничем, кроме глубокой гомологии [6—8, 10, 11]. Единая природа происхождения биохимических механизмов интрацеллюлярной склеротизации у коловраток, скребней и многих плоских червей, по мнению Б. И. Иоффе [4], может рассматриваться в качестве синапоморфии, немаловажной для выяснения филогенетических отношений в этой обширной группе животных. Приведенные доводы не позволяют рассматривать биотехнологию внутриклеточной склеротизации исключительной прерогативой ротаторий, что, в свою очередь, заставляет осторожно относиться к попыткам эволюционных интерпретаций ультраструктурных особенностей в кутикуле не только коловраток, но, возможно, и большинства других низших червей. Филогенетические корни биотехнологии формирования внутриклеточных склеритов уходят, по-видимому, к начальным этапам становления турбеллярий, и именно в масштабах всего надтипа *Scolecida* становится оправданной эволюционная трактовка ультраструктурной дифференцированности склеритов. В рамках же отдельных классов червей, в том числе и коловраток, эволюционные изменения носят более частный и тонкий характер.

Иллюстрацией этому может служить выявленная тенденция склеритов мастакса в ходе своей олигомеризации и специализации утрачивать входящий в их состав минеральный компонент — тремолит [14]. Синхронно с этим процессом отмечается снижение хаотичности в расположении микротрубочек, увеличение их числа (рис. 1, д, е). Соответственно из тканей, окружающих склериты мастакса, исчезают обильные гранулы извести — основы ионного градиента, на котором строится биоминерализация тремолита [14, 20, 21]. Присутствие тремолита, конкретно, его нитевидных кристаллов — асбеста, в наиболее архаичных склеритных комплексах челюстного аппарата и его исчезновение в высоко специализированных мастаксах позволяет предполагать существование тончайших механизмов коррекции биотехнологических приемов склеротизации, своего рода копирование и генетическое закрепление матрицы упорядоченности, свойственной миру кристаллов. Обоснованность этих предположений может быть проверена лишь дальнейшими исследованиями. Однако уже из рассмотренных выше примеров очевид-

частей челюстного аппарата создается так же, как и при образовании кутикулы, за счет накопления кислых мукополисахаридов под клеточной мембраной. Естественно, что при таком формировании конфигурация склеритов обладает широким потенциалом морфогенетической пластики. Любой отросток молодого склеробласта может быть преобразован в целесообразный элемент механической конструкции склеритной системы.

Сравнительный анализ морфологии и онтогенетического преобразования склеритов мастакса показывает, что все их поразительное разнообразие формируется на основе периферической склеритной пластинки, которая превращается в объемный скелетный элемент одним из двух принципиально различных способов (рис. 1, ж — и). Формирование на поверхности исходной пристеночной пластинки глубокой щелевидной складки дает начало склериту с Т-образным поперечным сечением и специфическими признаками — маркерами: швом срастания краев складки на внешней стороне пластины и продольным ребром на внутренней. Дифференциация концевых участков этой складки, например, развитие когтевидного зубца, завершает преобразование пластинки в объемный элемент. По данному способу строятся все ункусные зубы коловраток. Примечательно, что число щелевидных складок — инвагинаций, а равно и ункусных метамеров, может быть велико в пределах клетки, подтверждая вскрытую В. А. Догелем [2] тенденцию к полимеризации гомодинамных структур внутри клетки.

Второй способ формирования объемных склеритов на основе внутриклеточной пластинки характерен для рамусов и манубриев. Твердые элементы этих частей мастакса создаются за счет чрезвычайно сильного увеличения площади склеротизированной поверхности клеток, в результате чего практически вся периферическая область склеробластов отвердевает. Клетка оказывается замурованной внутрь полого склерита, внешне соответствующего форме исходного склеробласта. Живая цитоплазма такой клетки контактирует с окружающими тканями через единственное, часто весьма малое, отверстие. Локальная зона клеточного контакта, не охваченная процессами периферической склеротизации, принимает вид окошка, ведущего во внутреннюю полость склерита (рис. 1, и). Такие отверстия служат надежными реперами данного типа формирования трехмерного склерита.

Приведенные выше два способа образования твердых объемных структур лежат в основе постройки всех склери-

тов мастакса коловраток. Только к ним сводятся морфогенезы любой отвердевающей части челюстного аппарата, хотя проследить конструктивные принципы их создания на полностью сформированных скелетных частях не всегда возможно. Общая картина образования скелетной структуры может осложняться неравномерной и гипертрофированной склеротизацией, вызванной конкретным функциональным назначением каждой части. Так, стенки рамусных склеритов у представителей семейств Hexarthridae, Brachionidae и Notommatidae чрезвычайно утолщаются, делая их монолитными сростками нескольких склеритов, во внутренние полости которых ведут каналы, открывающиеся на поверхности небольшими отверстиями. Усиленное отложение мукополисахаридов на дистальном крае и боковых сторонах щелевидной складки клеточной мембраны ведет к возникновению почти круглых в сечении ункусных зубов. Локализованная склеротизация поверхности клеток и вторичная редукция склеритного элемента приводят к появлению лентовидных трабекул (сем. Flosculariidae) или мембраноподобных частей (сем. Synchaetidae), что также затушевывает картину универсальности конструктивной технологии склеритного морфогенеза.

Механизмы интеграции склеритов. Рассмотренная специфика формирования механически прочных элементов челюстного аппарата показывает, что все они — отдельные отвердевшие клетки или же их фрагменты. Каковы конкретные методы, технологические правила сборки этих «кирпичиков» в кинематически сложные механизмы челюстного аппарата коловраток? Понятно, что комплектность исходного набора склеробластов и их взаимодействие, т. е. подвижное или неподвижное сочленение, определяют характер целостной конструкции мастакса на надклеточном уровне, гораздо более высоком и совершенно ином, чем тот, на котором формируются сами склериты.

Сравнительный анализ тонкого строения мастакса коловраток показал, что все поразительное разнообразие склеритных комплексов сводится к одному и тому же набору 18 клеток — склеробластов, т. е. прототипу склеритной системы (рис. 2, а) [10, 13]. Каждый из так называемых обязательных склеритов — рамус, манубрий, ряд ункусных метамеров, создается тремя склеробластами, соединенными друг с другом. Из этих трехкомпонентных и внешне целостных склеритов составлены механические системы мастакса. Растровая электронная микроскопия позволила обнаружить на рамусах

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
внутренних вод им. Н.Д. Палла
АН СССР
БИБЛИОТЕКА
ИНВ. № 36924л

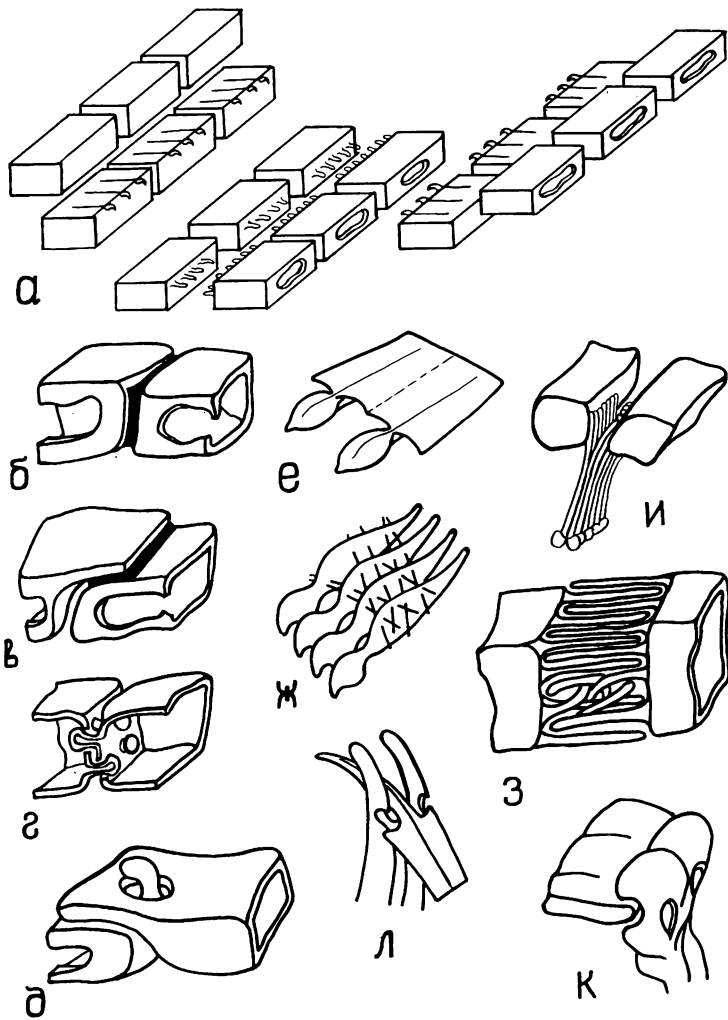


Рис. 2. Принципиальные схемы общего склеритного набора мастакса и способов межсклеритной интеграции.

а — общая композиция склеробластов в челюстном аппарате; неподвижное сочленение склеритов: б — склеротизация межклеточного пространства, в — суперфициальное прирастание к одному склериту пластинчатого выроста другого склеробласта, г — склеротизация специализированных клеточных контактов, образующих подобие заклепок, д — механическое сцепление склеритов посредством выростов и зацепов, е — внутриклеточная интеграция отдельных метамеров ункуса путем срастания экстерналиных пластинок и ж — сшивки склерофибриллами; подвижные сочленения склеробластов посредством склеропилий и суставов: з — флексусное (переплетение склеропилий), и — фулькральное (срастание склеропилий рядов), к — артикулярное (истинный сустав), л — кардальное (замковый, зацепной сустав).

и манубриях различных представителей коловраток три отверстия, открывающиеся во внутренние полости отдельных склеробластов, а также швы срастания отвердевших клеток между собой. Ункус в своем исходном полимерном состоянии также представлен тремя фрагментами ряда, сформированными отдельными склеробластами. Таким образом, простейший вариант склеритной системы включает три пары трехклеточных элементов: рамусы, ункусы и манубрии. Распадение сложных склеритов на составляющие склеробласты и повторное их объединение, но уже в новых комбинациях, дает начало всему разнообразию челюстных аппаратов коловраток.

Анализ тонкой морфологии скелетных структур мастакса выявил несколько конструктивно различающихся приемов неподвижного и подвижного сочленения склеробластов (рис. 2, б — л). Прочное объединение склеритных блоков в одну моноклеточную структуру достигается склеротизацией области межклеточного контакта, причем в рамусах и манубриях чаще всего обнаруживается сплошная спайка клеточных стенок (рис. 2, б. в.). Несколько реже встречается отвердевание специализированных клеточных контактов типа хемидесмосом, формирующих соединение, внешне аналогичное заклепкам (рис. 2, г). Такое сочленение характерно для базальных склеритов рамусов некоторых *Eriphanidae* и *Proalidae*. Интеграция ункусных метамеров у коловраток осуществляется двумя принципиально разными способами. В полимерных ункусах бделлоид обособленные зубы нанизаны на несколько прочных склеротизированных фибрилл. Подобное «сшивное» соединение внутриклеточных метамеров обеспечивает одновременно и целостность всего метамерного фрагмента и сохраняет некоторую свободу ункусных зубов (рис. 2, ж). В олигомерных ункусах зубы соединены жестко за счет срастания развивающихся поверхностных экстернальных пластинок. Швы этого срастания (югальные) отчетливо выражены на большинстве ункусов *Eurotatoria*, на которых они последовательно чередуются с экстернальными швами ункусных метамеров. Объединение зубов в единую пластину — эволюционно более поздний тип интеграции внутриклеточных структур, на что указывает первоначальное развитие сшивных фибрилл в ункусах эмбрионов. В ходе онтогенеза такие фибриллы вырастают в толщу соединительной пластинки и становятся недоступными для наблюдения.

Прочное объединение склеритов из разных ассоциаций

склеробластов достигается либо механическим сцеплением комплементарных выростов и отверстий, либо прирастанием уплощенного участка одного блока к соседнему (суперфициальное соединение) (рис. 2, в, д). Эти варианты межсклеритной интеграции чаще всего отмечаются в ункус-манубриальных и ункус-рамусных объединениях. И механическое сцепление, и суперфициальное срастание обеспечивают жесткую связь элементов с сохранением, однако, некоторой свободы взаимных смещений. Прочным объединением склеробластов достигается формирование более крупных блоков. В свою очередь, эти укрупненные элементы скелетной системы мастаксов соединяются между собой в единый механизм благодаря разнообразным способам подвижного сочленения, из которых наиболее обычны следующие четыре. Правый и левый рамусы соединяются друг с другом посредством особого непарного элемента — фулькрума. Специфика его тонкого строения показывает, что он не принадлежит к числу самостоятельных склеритов, а представляет собой объединение двух рядов склеротизированных волосков (склеропилий), формируемых удаленным фрагментом суббазальных склеробластов рамусов. Дистальные отделы фулькральных склеропилий прирастают к поверхности других фрагментов суббазальных склеритов рамусов (суперфициальное соединение), образуя гибкий сустав (рис. 2, и). Так же на базе склеропилий осуществляется эластичное соединение апикальных отделов рамусов (рис. 2, з). Но в этом варианте склеритного сочленения склеропилии супротивно расположенных отвердевших клеток переплетаются между собой подобно пальцам рук. Данное соединение, названное нами флексусным, характерно для представителей рода *Cephalodella*.

Склеритные блоки ункусов и манубриев объединяются в кинематические звенья настоящими суставами (рис. 2, к), форма которых варьирует в широких пределах. Принципиальная схема артикулярных отделов может осложняться лигаментным заполнением суставного пространства или дублирующим сочленением суперфициального типа. Конструктивно близки к настоящим суставам и замковые (кардальные) соединения ункусов с рамусами, широко распространенные у коловраток семейства *Dicranophoridae* (рис. 2, л). Конфигурация опорных выростов (кардальных апофизов) многообразна и строго видоспецифична.

Рассмотренные способы интеграции склеритов в целостные механизмы челюстных аппаратов наиболее обычны, хотя и не исчерпывают всего их разнообразия. Склеробласты,

соединенные в трехклеточные блоки и, кроме этого, в подвижные звенья, составляют механически прочный остов рычаговой системы мاستакса. Высшим этапом интеграции всех склеритов челюстного аппарата в единую систему служит общая мускулатура мастакса, приводящая в движение весь скелетный комплекс. Строение мускулатуры в мастаксах различных морфофункциональных типов неодинаково и составляет предмет отдельного анализа. В этом же сообщении представляется достаточным рассмотреть один частный вариант мышечной системы челюстного аппарата брахионид (маллеатный тип мастакса). Мышечная система маллеат-

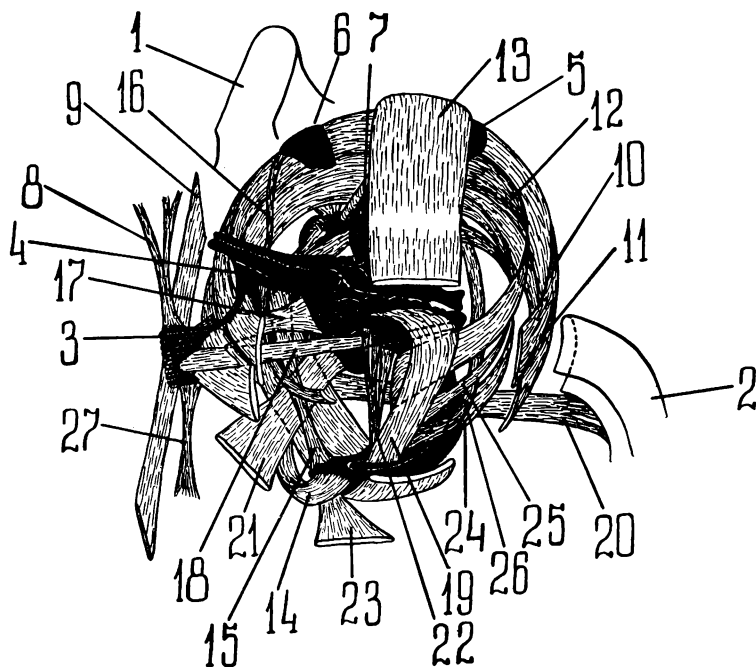


Рис. 3. Принципиальная схема мышечной системы *Brachionus calyciflorus*.

1 — фарус, 2 — эзофарус, 3 — фулькрум, 4 — рамусы, 5 — манубрий, 6 — сателлит, 7 — ункус, 8 — musculus fulcrooralis, 9 — m. fulcrotegumentus, 10 — m. transversus pharyngis anterior, 11 — m. tr. ph. posterior, 12 — m. abductor cauda dorsalis, 13 — m. extensor mallei, 14 — m. abductor cauda medius, 15 — m. abductor cauda ventralis, 16 — m. fulcrosatellitatus, 17 — m. fulcroscapalis, 18 — m. fulcromanubrius, 19 — m. flexor mallei, 20 — m. fulcrooesophagus, 21 — m. scapalis, 22 — m. uncicus, 23 — m. adductor cauda ventralis, 24 — m. lateralis manubrii internus, 25 — m. lat. man. externus, 26 — m. recessus lateralis pharyngis, 27 — m. transversus fulcri.

ного аппарата сложна и по своей организации показательна для осмысления важнейших направлений ее перестройки в разных группах коловраток. У *Brachionus calyciflorus* мускульные тяжи мастакса тесно примыкают друг к другу, образуя почти сплошную корзиноподобную мышечную массу, которая подстилает склеритную систему снизу и отчасти прикрывает ее сверху (рис. 3). Основной тип распределения мышечных лент, обычно трудно различимых — кольцевой. К числу таких кольцевых мышц, окружающих по периферии склеритный комплекс, относятся самые мощные *musculus transversus pharingis anterior* и *m. transversus pharingis posterior*¹ (рис. 3). Эти мышцы начинаются и заканчиваются в фулькро-суббазальном отделе мастакса, образуя полностью замкнутые кольца. Большое число других мышечных лент представлено полукольцами, несомненно ведущими свое начало от кольцевых мускулов. Таковы *m. abductor caudae dorsalis*, *m. lateralis manubrii internus*, *m. lateralis manubrii externus* и *m. recessus lateralis pharingis*. Данные мышцы окружают склеритный набор мастакса апикально. Суббазальные полукольца мышц, которые рассматриваются нами как комплементарные полукольца предыдущих, потерявших с ними непосредственную связь, включают в свой состав манубриальную мускулатуру: *m. abductor cauda medius*, *m. abductor cauda ventralis* и *m. fulcromanubricus*. Производной от кольцевой мышечной ленты, по-видимому, следует считать ункусную и рамусную мускулатуру, а именно: главный *m. extensor mallei* и дифференцирующиеся из него *m. flexor mallei*, *m. uncicus* и *m. abductor rami*.

Мышцы радиального типа в мастаксе редки. К ним относятся четыре мускульные ленты: *m. fulcroscapalis*, *m. scapalis*, *m. abductor caudae ventralis* и *m. fulcromucosus*. Два последних мускула соединяют склериты с периферической зоной мастакса, что позволяет отнести их условно к внешней мускулатуре. Специфичен для рода *Brachionus* тонкий мышечный тяж мастакса, соединяющий отделившийся фрагмент суббазального склеробласта рамусов (сателлита) с фулькральной областью. Этот мускульный пучок — *m. fulcrosatelliticus* — продукт дифференцировки *m. fulcroscapalis*. Наконец, ряд мышц внешней области мастакса, продолжаясь за его пределы к покровам и некоторым

¹ Названия мышц мастакса, введенные Мартини [22] для *Eripanes* и Г. И. Маркевичем [10] для *Brachionus*, используются в данной работе без изменений.

органам, осуществляют изменение ориентации всего челюстного аппарата в пищеварительной системе. К таким мышцам относятся *m. fulcroosofagus*, *m. fulcrooralis*, *m. transversus fulcri* и *m. fulcrotegumentus*.

У *Bdelloida* практически вся мускулатура представлена кольцевыми, трудно различимыми мускульными лентами. Разведение склеритов у них выполняют не столько радиальные мышцы, сколько подковообразные мускульные полукольца. У *Flosculariidae* схема распределения мышечных тяжей ближе к рассмотренной мышечной системе *Brachionus*, но ряд черт, сходных с бделлоидами, в их мастаксах сохраняется. Пример тому — сохранение полных кольцевых лент, соединяющих манубрии и фулькрум.

Таким образом, нетрудно представить общий характер преобразований малодифференцированной кольцевой массы мускулов, охватывающей склеритный комплекс мастакса бделлоид, в сложную мышечную систему маллеатного челюстного аппарата. Общая логика этих трансформаций сводится к четкому обособлению мускульных колец и их повороту относительно фулькро-скапального отдела. Обручеподобные ленты мышц разобщаются каудами манубриев или другими прогрессивно развивающимися склеритами, с которыми каждый фрагмент мышечного кольца сохраняет связь. Примечательно, что поворот мускульных колец, следующих за трансформирующимися склеритами, в ряде случаев, таких как у *m. extensor mallei*, на своем пути встречает просвет глотки. Конструктивное решение, реализующее такой поворот, состоит в лигаментоподобном упрочении покровов медиальной линии свода мастакса, на котором, как на склерите, закрепляются концевые отделы «разорванного» мышечного кольца (рис. 3). Естественно, что подобные соединительные вставки не могут быть отнесены к склеритам челюстного аппарата. Дальнейшие изменения мышечной системы связаны с усиленной дифференциацией нескольких мышечных пучков, разных в различных группах коловраток, а также увеличением мощности мышц. В мастаксах форципатного, виргатного, инкудатного типа сохраняются главным образом продольные мышечные пучки, достигающие порой гипертрофированного развития, как, например, гипофаринкс у *Synchaetidae*. Важнейший принцип, который вскрывается при анализе эволюции мускулатуры челюстного аппарата коловраток, состоит в том, что точки фиксации мускульных волокон на склеритах остаются неизменными. Переключение мускула с редуцирующегося склеробласта на прогрессивно

развивающийся осуществляется единственным способом — межсклеритной интеграцией рудимента с новым склеритом. Так же, как в склеритном комплексе мастакса, отсутствуют примеры эволюционного новообразования склеробластов, а обнаруживается лишь дифференцировка и специализация имеющихся 18 склеритов, мышечная система мастаксов не демонстрирует ни одного примера появления новых мышечных пучков или изменений точек фиксации мускулов на склеритах. Мышечная система осуществляет общую интеграцию склеритного комплекса в мастаксе, и она же открывает новый уровень конструктивно-технологических решений — уровень совершенствования кинематических схем челюстных аппаратов.

Кинематика склеритно-мышечной системы мастакса.

Склериты челюстного аппарата, приводимые в движение мускулатурой, периодически перемещаются относительно друг друга, дробя и перемалывая пищевые частицы. Подвижное сочленение твердых элементов превращает весь склеритный набор в кинематические пары и цепи сложных рычажных механизмов. Понятно, что становление мастакса как функционирующего механизма подчиняет биологически обусловленную конструктивную технологию его построения специфическим правилам и закономерностям, относящимся к области теории механизмов. Анализ челюстного аппарата коловраток с позиций инженерно-технической дисциплины требует согласования понятий и некоторых терминов, традиционно принятых в морфологии.

Примем в данном разделе работы следующие обозначения, обычные для теории механизмов. Звенья — отдельные твердые тела (склериты), составляющие механизм. Кинематическая пара — подвижное соединение двух звеньев. Элемент пары — область подвижного сочленения (суставной, артикулярный отдел). Кинематическая цепь — система звеньев, образующих между собой пары. Эта цепь замкнута, если каждое звено входит в состав не менее чем двух кинематических пар, и не замкнута, если включает однопарные звенья. Механизм — кинематическая цепь с фиксированным звеном (стойкой), относительно которого осуществляется перемещение остальных звеньев. Принято различать также входные и выходные звенья механизма. Первым сообщается первоначальное движение, вторые же его выводят, но в преобразованном всем механизмом виде. Кроме основных связей, в кинематических цепях могут отмечаться и избыточные связи между звеньями, которые дуб-

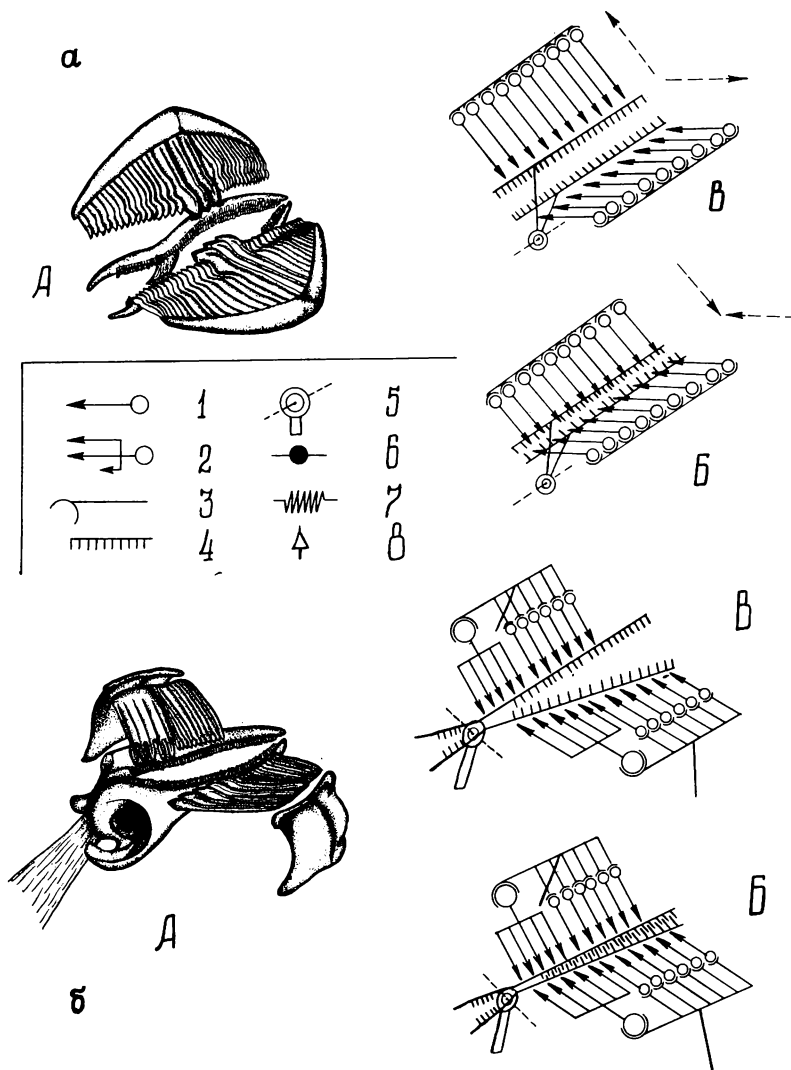


Рис. 4. Строение и принципиальные схемы функционирования челюстных аппаратов Bdelloidea (а) и Flosculariidae (б).

А — общий вид склеритной системы, Б — фаза смыкания, В — фаза размыкания склеритной системы;

1 — отдельный ункусный метамер, самостоятельно сочлененный с манубрием, 2 — ункусная пластинка с унифицированным соединением с манубрием, 3 — манубрий, 4 — рамус, 5 — подвижное сочленение, 6 — неподвижное соединение, 7 — эластичное соединение элементов, 8 — кардальное сочленение. Пунктирные стрелки — направление движения склеритов.

Пунктирные стрелки — направление движения склеритов.

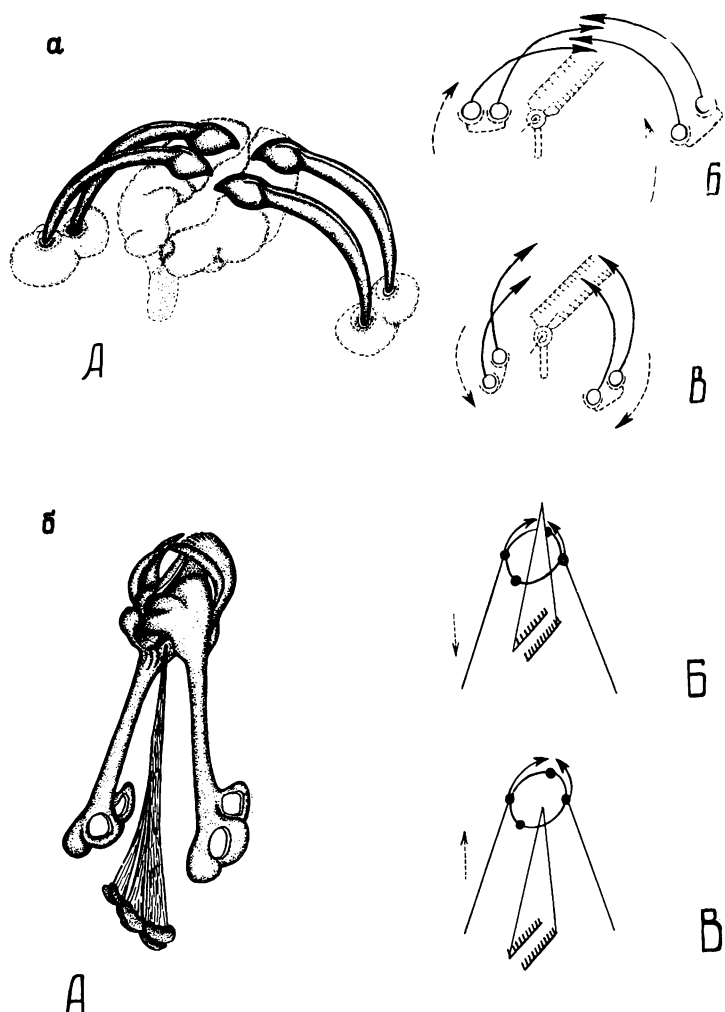


Рис. 5. Строение и принципиальные схемы функционирования челюстных аппаратов *Paedotrochida* (а) и *Seisonida* (б).

Обозначения те же, что и на рис. 4.

лируют важнейшие элементы пар, не меняя общий характер структурной схемы механизма. Эти опорные понятия из области техники позволяют рассмотреть челюстной аппарат коловраток с точки зрения естественно эволюционирующего механизма.

У бделлоид основные перемещения склеритов, связанные с механической обработкой пищевых частиц, сводятся к синхронному сведению и разведению рядов ункусных зубов (рис. 4, а). Сходные, но малые по амплитуде перемещения наблюдаются и у обоих рамусных тел. Многочисленные ункусы — звенья челюстного аппарата бделлоид, воспринимающие движение от одиночных и слабо специализированных пластин манубриев, образующих с каждым ункусным зубом индивидуально низшую кинематическую пару. Настоящего сочленения рамусных склеритов друг с другом фактически нет, что не позволяет считать их полноправной кинематической парой. В сущности они выполняют роль склеротизированных малоподвижных площадок — ступок, на поверхности которых ункусы дробят пищевой комок. Таким образом, у бделлоид мы находим две низшие пары полимерных и несовершенных звеньев многоэлементно подключенных к паре пластинчатых входных звеньев, т. е. весь челюстной аппарат у этих коловраток представлен двумя супротивными и обособленными кинематическими парами, не отвечающими определению механизма.

Функционирование челюстного аппарата коловраток отряда *Paedotrochida* сводится так же, как и у бделлоид, к периодическим перемещениям ункусов навстречу друг другу и обратно (рис. 5, а). Однако значительная арковидность ункусов усложняет общую траекторию входного звена. Манубрии и рамусы зачаточны и практически не склеротизированы. В целом, структурно-кинематическая схема аппарата образована двумя самостоятельными кинематическими парами олигомерных звеньев. Связь звеньев низшего типа, олигоэлементная.

У сейсонид склеритный комплекс мастакса чрезвычайно специализирован (рис. 5, б). Достигающие значительного развития манубрии срастаются между собой и с рудиментами полимерных ункусов. В их трубчатом просвете совершает продольное перемещение акус¹ — особое, свойственное лишь сейсонидам звено, образованное путем полного сращения всего сильно редуцированного комплекта склеробластов правого и левого рамусов. Структурно-кинематическая

¹ Термин акус (*acus*, игла) введен нами для обозначения комплексного склеритного элемента, который создается общим рамусным набором склеробластов сейсонид. Традиционно применяемое название этой структуры — фулькрум неверно, так как лишь очень малый фрагмент акуса гомологичен истинному фулькруму псевдотрохид. Подробно данные вопросы будут рассмотрены в специальной работе.

схема этого челюстного аппарата по сравнению с бделлоидной значительно вырождена. Кинематические пары ункус-ов в мастаксе сейсонид исчезают, объединяясь в новое интегрированное звено, включающее и оба ункуса, и оба манубрия. Этот новый сложный склерит совместно с таким же комплексным звеном рамуса формирует принципиально новую кинематическую пару поступательного типа. Грисуется в структурно-кинематической схеме челюстного аппарата этих коловраток обильных избыточных связей, обуславливающих взаимоподвижность рамусных и манубриально-ункусных склеритов, превращает данную систему в эффективный колюще-сосущий комплекс.

Кинематика мастакса в надотряде *Gnesiotrocha* существенно усложняется. У коловраток этой группы обнаруживается унифицированное подвижное сочленение суставного типа, связывающее манубрий с большим пластинчатым фрагментом ункусного ряда (рис. 4, б). Данное обстоятельство существенно отличает челюстные аппараты гнесиотрохид от бделлоидных. Унификация элементов кинематической пары у *Gnesiotrocha* сопровождается развитием широкой пластинчатой кауды у манубриев. Фулькральное соединение рамусов не находит также аналогий у *Bdelloida*, что служит наиболее принципиальным различием челюстных аппаратов этих групп коловраток. Подвижное сочленение превращает рамусы в незамкнутую кинематическую цепь с двумя выходными звеньями и стойкой — фулькрумом. Подобная трехзвенная кинематическая цепь уже полностью отвечает определению механизма и дополняет в челюстном аппарате кинематические пары ункус-манубриальных систем.

Склеритные аппараты мастаксов у *Bdelloida*, *Paedotrochida* и *Seisonida* представлены либо двумя низшими кинематическими парами, либо одной поступательной. В известной мере манубрии этих аппаратов могут рассматриваться как неподвижные звенья — стойки, относительно которых смещаются ункусы или акусы. Однако все эти двухзвенные пары совершают основные дробящие или колюще-сосущие движения лишь в том случае, когда манубрии выступают в роли подвижных входных звеньев, в связи с чем ни к одной, ни к двум супротивно расположенным кинематическим парам ункус-манубриальных звеньев невозможно применить понятие механизма. Как истинный механизм склеритная система мастакса оформляется с появлением фулькрального сочленения рамусов. Кроме возникновения фулькрального звена, у *Gnesiotrocha* частично унифицируется элемент ун-

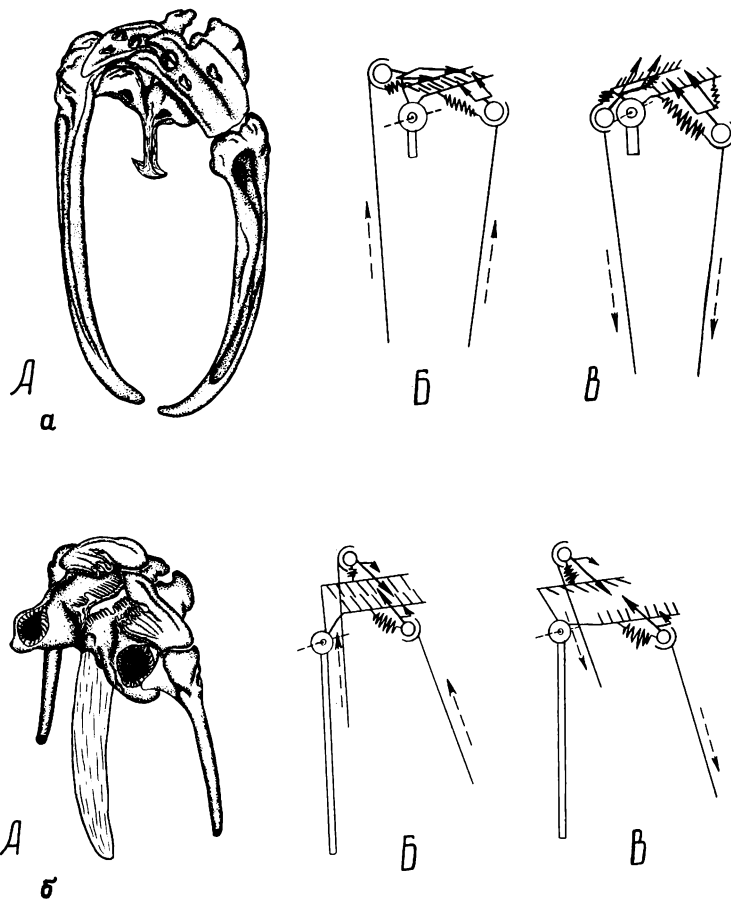


Рис. 6. Строение и принципиальные схемы функционирования челюстных аппаратов коловраток родов *Leptocottus* (а) и *Notommatia* (б).

Обозначения те же, что и на рис. 4.

кус-манубриальной пары, что отражает еще один важный шаг эволюции склеритной системы мاستакса — формирование новой плоскости действия структурно-кинематической схемы челюстного аппарата. Если у бделлоидных коловраток плоскость действия укусных пар лежит параллельно оси рамусов, то у гнесиотрохид она частично ориентируется в перпендикулярной ей плоскости, совпадающей с осью фулькрума-стойки.

Для всех коловраток надотряда *Pseudotrocha* характерно обязательное наличие фулькрального звена, сочленяющего рамусы. В мастаксах представителей этой группы всегда полностью унифицированы элементы ункус-манубриальных кинематических пар. Важной особенностью челюстных комплексов псевдотрохид служит разнообразная по своим конкретным решениям интеграция ункус-манубриальных пар с рамусным механизмом, что ведет к формированию сложных кинематических цепей, приспособляющих аппарат в целом к выполнению определенных функций — механическому дроблению, захвату, прокалыванию пищевых объектов. Так для мастаксов коловраток семейств *Proalidae*, *Epirhanidae*, *Mytilinidae*, *Lecanidae*, *Brachionidae* (маллеатный тип челюстного аппарата) присуще сильное развитие ункусных пар, которые посредством интегративных связей лигментной или механической природы передают мощные усилия кинематических пар рамусному механизму (рис. 6, а).

Аналогичный процесс отмечается в челюстных аппаратах у *Notommatidae* (виргатный тип мастакса), у которых к рамусам суперфициально прирастают рудименты ункусной пластинки (рис. 6, б). Дополнение рамусного механизма ункусными парами не только переключает мускульные усилия ункусов на рамусы, но и приводит к созданию совершенно новой кинематической цепи с тремя входными звеньями. Относительное смещение манубриев и фулькрума-стойки, придающее последнему характер входного звена, способно менять ориентацию ункусов, чем достигается рост числа степеней свободы выходных звеньев, а следовательно, возникает и реальная база для управляемого изменения режима работы всего комплекса мастакса. Челюстной аппарат получает возможность занимать оптимальные пространственные и динамические характеристики при захвате и размельчении добычи.

Среди многих вариантов структурно-кинематических схем мастакса псевдотрохид, в основе которых лежит трехзвенная кинематическая цепь, особенно примечательны склеритные механизмы у *Cephalodella* и *Dicranophorus* (виргатный и форципатный типы мастаксов соответственно) (рис. 7, а, б). В обоих случаях благодаря интегративным и избыточным связям, а также пространственным трансформациям кинематической цепи создается особый функционально специализированный и кинематически совершенный челюстной аппарат, независимо приобретающий новые элементы пар — флексусное объединение апикальных вершин рамусов (Сер-

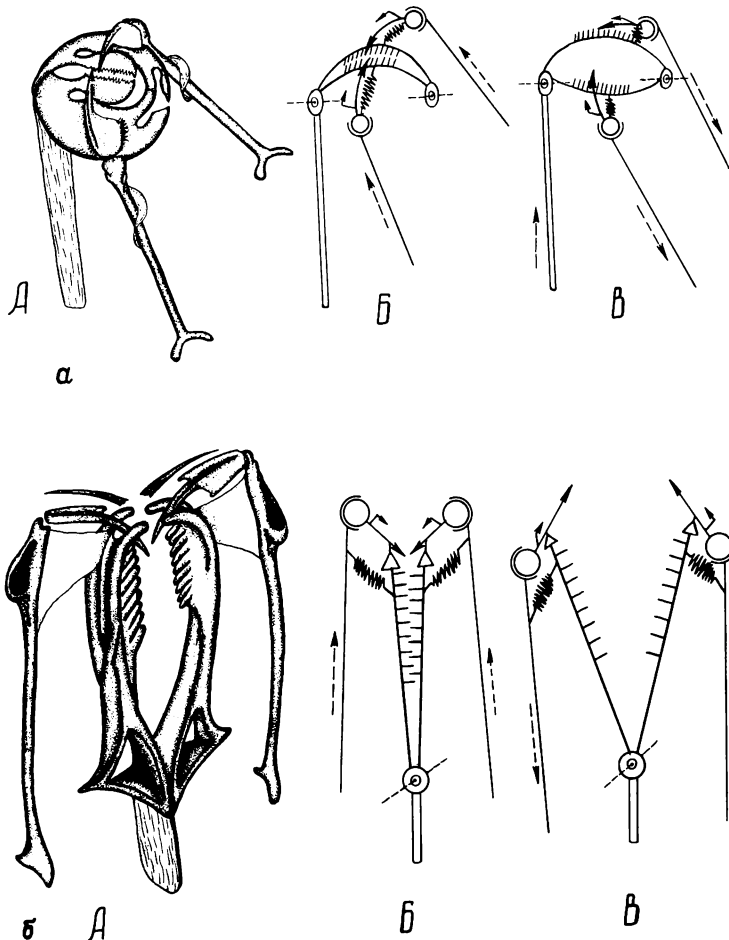


Рис. 7. Строение и принципиальные схемы функционирования челюстных аппаратов коловраток родов *Cephalodella* (а) и *Dicranophorus* (б). Обозначения те же, что и на рис. 4.

halodella) или кардальное сочленение ункусом с рамусами (*Dicranophoridae*). Форципатные мастаксы дикранофорид — одна из вершин эволюции кинематической цепи челюстного механизма. По существу, эти аппараты — сдвоенные через подвижную стойку-фулькрум четырехзвенные шарнирные механизмы плоского типа с высокой степенью свободы и управляемости выходных звеньев. Все элементы пар (суста-

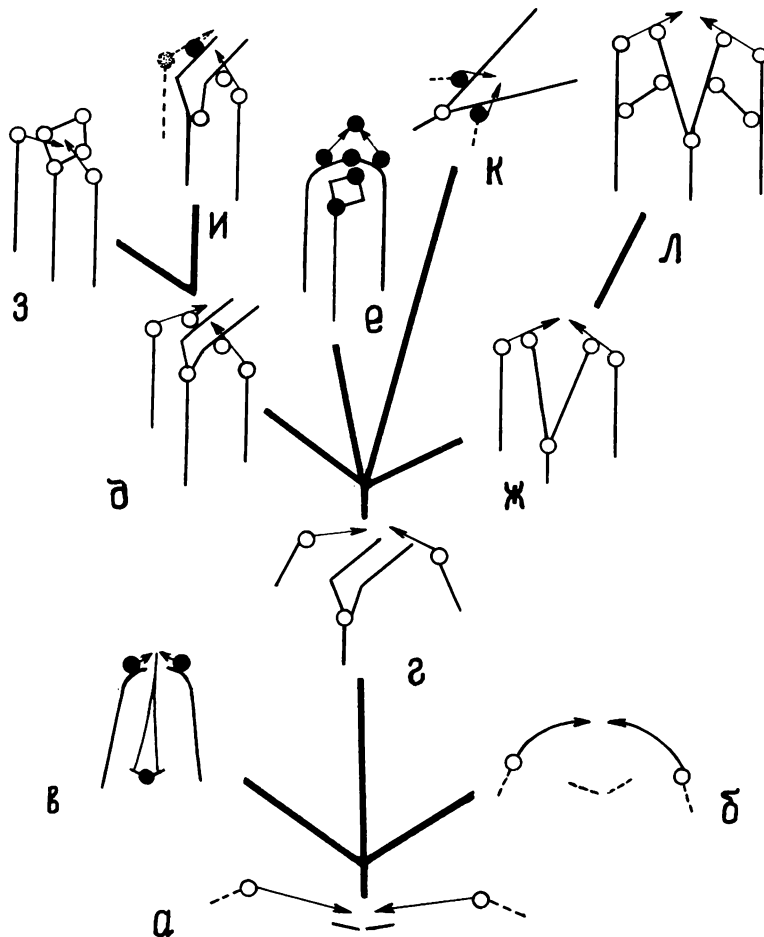


Рис. 8. Эволюция структурно-кинематических схем челюстного аппарата коловраток.

а — отр. Bdelloidea, б — отр. Paedotrochida, в — отр. Seisonida, г — сем. Floscularidae и Proalidae, д — род Notommata, е — сем. Gastropodidae, ж, л — сем. Dicanophoridae, з — род Cephalodella, и — род Trichocerca, к — сем. Asplanchnidae.

Стрелки — ункусы, белые кружки — подвижные соединения, черные — неподвижные сочленения, пунктир — рудименты.

вы, эластичные связки) в аппаратах этого типа минимизированы, кинематические цепи замкнуты и полифункциональны.

Разнообразие конкретных кинематических цепей челюст-

ных аппаратов *Pseudotrocha* очень велико и практически каждое семейство и даже род данной группы обнаруживает какие-либо лишь ему присущие надстройки рамусного механизма, интегрированного с кинематическими парами ункусов. Рассмотреть все эти конкретные схемы в рамках данной работы невозможно, в связи с чем приведем только краткую характеристику тенденций к наиболее своеобразным уклонениям от общей линии последовательного усложнения кинематической цепи. Так, редукция одной из ункус-манубриальных пар и неподвижное сочленение соответствующего рамуса с фулькрумом, наблюдаемое у трихоцерок, дает начало асимметричным кинематическим цепям с двумя входными звеньями — фулькрумом и нередуцированным манубрием (рис. 8). Сильная интеграция рудиментарных ункус-манубриальных пар с рамусами и превращение их в поворотные стойки, меняющие ориентацию рамусного механизма, служат основой создания сальтирующих челюстей аспланхид. Разобщение рамусного механизма и срастающихся между собой ункусно-манубриальных пар обнаруживается у *Gastropodidae*, шприцеподобные мастаксы которых независимо повторяют конструктивное решение сосущих челюстей сейсонид, но на более высокой ступени развития челюстного механизма (рис. 8).

Таким образом, этапы усложнения кинематики склеритной системы мастакса позволяют реконструировать следующий ход эволюции челюстного механизма коловраток. Исходная схема челюстного комплекса сводится к двум супротивно расположенным кинематическим парам с неразвитыми морфологически входными звеньями и многоэлементным сочленением. Рамусы примитивны и не объединены через фулькрум-стойку в кинематическую цепь (рис. 8). На базе этой кинематики формируются два самостоятельных типа склеритных аппаратов, которые сохраняют общий с бделлоидами принцип кинематической организации: входных звеньев не более двух, кинематические пары обособлены, рамусные механизмы отсутствуют. О характере очень ранней эволюционной аберрантности этих групп позволяет судить сильное сокращение элементов пар у *Paedotrichida* и формирование одновходной поступательной пары у *Seisonida*.

Важнейший этап в эволюции мастакса — образование настоящего трехзвенного механизма рамусов (*Gnesiotrocha*) открывает широкий комбинативный потенциал объединения возникшей кинематической цепи с исходно существовавшими кинематическими парами. Последовательно совершенству-

ются прежние элементы пар и появляются новые, разнообразные по строению и принципу (кардальные, флексусные), кинематическая цепь обогащается дополнительными интегративными и дублирующими избыточными межсклеритными связями. Число степеней свободы возрастает, обобщение кинематических пар и рамусного механизма приводит к появлению многозвенных и замкнутых четырехзвенных цепей. Количество входных и выходных звеньев демонстрирует ясную тенденцию к сокращению. Аппараты мастаксов становятся сложнее внутренне как механизмы. Их входы, воспринимающие мышечные усилия, упрощаются, минимизируются, в то время как движения выходных звеньев приобретают большее разнообразие и управляемость. Интеграция ункус-манубриальных пар с рамусами — центральное направление эволюции кинематики в мастаксах *Eugotatoria* — обусловлена появлением в мастаксе принципиально новой кинематической цепи, не имеющей достаточного мышечного обеспечения.

Последовательно рассматривая этапы становления склеритной системы мастакса коловраток от аккумуляции мукополисахаридов под клеточной мембраной до формирования кинематически сложных механизмов, мы невольно повторяем эволюционный путь этого удивительного аппарата. Закономерности, вскрывающиеся при сравнительном анализе феномена интрацеллюлярной склеротизации в этой группе червей, позволяют не только пролить свет на наиболее остро стоящий вопрос ротаториологии — как и откуда появилась в плане организации коловраток столь сложная и консервативная модульная система как мастакс, но и выявить ряд общих принципов и правил, значимых для филогенетики низших червей в целом.

Несложно видеть, что уже сами уникальные особенности морфофункциональной и архитектурной организации склеритной системы мастакса позволяют объективно и достаточно детально реконструировать основные вехи исторического становления челюстного модуля (рис. 9). Особенности эти следующие. Весь склеритный комплекс базируется на биотехнологии внутриклеточной склеротизации и строгом сохранении автономности клеток-склеробластов. Синцитиальность, столь характерная для всех тканей коловраток, включая и склеротизирующиеся покровы неприемлема для морфогенеза мастакса. Все основные склериты мастакса сложные и формируются всегда тремя склеробластами. Интеграция клеток в таком склеритном триплете всегда сильнее,

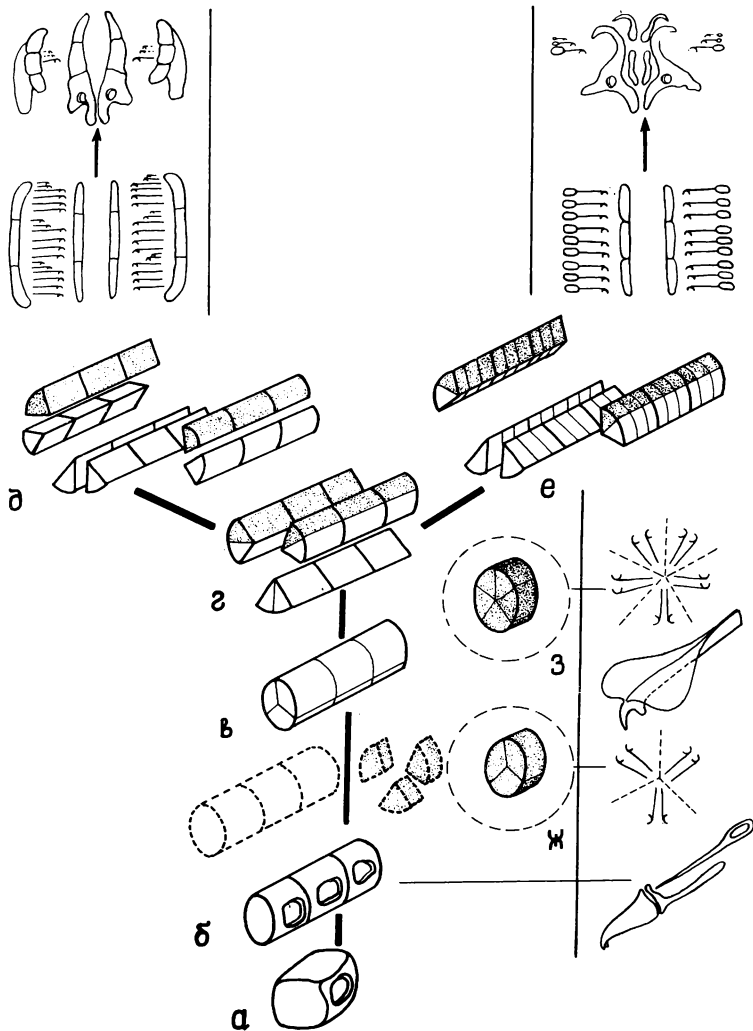


Рис. 9. Конструктивно-технологическая модель наиболее вероятных путей формирования челюстного аппарата коловраток и склеритных систем других групп червей.

а — первичный склеробласт, б — протосклерит, в — возможные фазы перехода к устроению протосклерита, г — продольное деление протосклеритных сегментов, д — набор склеробластов челюстного аппарата коловраток, е — набор склеробластов прикрепительного аппарата моногеней, ж — склеритный комплекс онкосферы цестод, з — склеритный комплекс ликофор цестодарий; за пределами боковых линий, справа: б — стилетный комплекс *Gytratrix hermarphroditi*, ж — строение крючка и крючкового набора онкосферы, з — крючковый аппарат ликофоры, е — прототип и эволюционное преобразование склеритной системы прикрепительного аппарата моногеней, слева: д — прототип и эволюционное преобразование склеритного комплекса мастакса коловраток.

Личиночные стадии развития выделены окружностью. Заштрихованы склеробласты со «складчатым Т-образным» формообразованием склеритов.

чем их вторично возникающие связи с другими склеритными блоками мастакса. В свою очередь склеритные триплеты ассоциированы в три самостоятельные пары (две унксманубриальные и одну рамусную), внутри которых отмечается теснейшая морфо-функциональная взаимосвязь (рис. 9, д). Такие пары трехклеточных рядов сохраняют ясные признаки своего возникновения путем продольного деления одного склеритного триплета и пространственного расхождения двух производных рядов. Примером тому служит склеропилярное вооружение внутренних поверхностей рамусов — продукт склеротизации гипертрофированных хемидесмосомальных контактов. Ряды склеробластов морфологически неравноценны. Клетки четырех центральных триплетов, склеротизируясь по своей периферии, образуют склеритные камеры, а два крайних трехклеточных блока дают начало рядам крючковых метамеров, т. е. осуществляют формообразование пространственных склеритов Т-образного сечения за счет щелевидных складок клеточных мембран.

Перечисленные специфические черты организации склеритного комплекса мастакса коловраток с позиций конструктивной технологии, архитектоники и симметрии общей композиции склеритного набора не имеют иного объяснения, кроме того, что вся склеритная система челюстного аппарата — результат радиального деления одного продольного триплета склеробластов на три фрагмента (рис. 9, б — г). Однозначность продольного и радиального делений склеробласта, приводящая к появлению двух дочерних клеток, позволяет считать канонизацию цикла из двух делений типичной особенностью склеробластов. Общая картина генезиса склеритного комплекса мастакса с точки зрения конструктивной логики следующая. Первичный склеробласт, претерпевает первый цикл продольных делений, превращаясь в триплет. Межклеточная интеграция материнской и дочерних клеток исключительно высока и первоначальная. Именно в этом, на наш взгляд, кроется причина высокой стойкости продольного объединения склеробластов в мастаксе. Повторный цикл делений, но уже радиальных, ведет к обособлению зачатков основных склеритных пар (рис. 9, в, г). Простое радиальное деление, «расщепляющее» каждый фрагмент на пару блоков и сопровождающее плоскостную развертку склеритного набора, завершает создание общей компановки мастакса.

Существование протосклеритного комплекса, состоящего из трех продольно расположенных склеробластов, неиз-

бежно вытекает из организации мастака. Несколько реалистичны выводы конструктивно-технологического анализа чешуистого аппарата коловраток? Предпринятое совместно с Ю. В. Мамкаевым электронно-микроскопическое (СЭМ) изучение стилетного аппарата пресноводной турбеллярии *Gyratrix hermaphroditus*¹ позволило установить, что он состоит из трех склеритов, расположенных продольно оси. Два из них срастаются, образуя футляр и рукоятку, третий же располагается соосно с последней (рис. 9). Но среди склеритных систем турбеллярий не обнаруживается ни следов радиального деления протосклеритного комплекса, ни формообразования склеритных структур на базе щелевидных инвагинаций клеточных мембран. Между тем, именно эти признаки — необходимое условие превращения протосклеритного блока в склеритную композицию мастака. Цикл делений склеробласта по радиальному типу и формирование крючьевых (Т-образного сечения) склеритов специфичны для высоко специализированных плоских червей и их личинок. Так, один цикл деления склеробласта дает начало трехлучевой симметрии крючьевого комплекса цестодных онкосфер, два же последовательных цикла сдвоенных делений приводят к пятилучевой симметрии, на основе которой, вероятно, и строятся десятиэлементные склеритные системы у ликофор цестодарий. Можно усматривать связь между радиальным (вместо продольного) делением первого склеробласта и формированием склеритного комплекса на самых ранних этапах личиночного развития (рис. 9, ж, з).

Совмещение продольного и радиального циклов деления с присущими им соответственно и способами образования объемных склеритов — камерного и крючьевого — создает трехлучевой пакет протосклеритных триплетов. Какой из типов склеробластов первичен в целом, не так важно, как то, что, реализованные, оба они ведут к одному результату. Расщепление каждого из трех сегментов на два трехклеточных ряда и повторный цикл продольных делений с утроением каждого склеробласта — путь, ведущий к возникновению склеритного набора прикрепительного аппарата моногеней (рис. 9, е). Очевидно, что «недобор» одного цикла продольных делений и обособление удвоенных триплетов, превращающихся в кинематические ункус-манубриальные

¹ Происхождение продольной трехчастности стилетного аппарата гиратрикса обязательно связано с протосклеритным комплексом. Пример этот приводится в качестве иллюстрации реальности такой композиции склеробластов для современных турбеллярий.

пары — единственные отличия склеритных систем мастакса и прикрепительного аппарата. Каким бы невероятным с точки зрения современных парадигм зоологии и паразитологии не представлялся вывод, сделанный нами, архитектоника и логика конструктивной технологии не допускают альтернатив. Более того, глубокая гомология рассматриваемых склеритных комплексов следует и из сравнительного анализа их прототипов, и из паразитального параллелизма в эволюционной судьбе мастакса и прикрепительного аппарата. Так, в случае обособления фрагментов периферического протосклерита (коловратки) образуются серия крючьевых метамеров с Т-образным сечением и объемные камеры манубриев. Если же дифференцировки на звенья кинематической пары не происходит (моногонеи), крючьевые метамеры Т-образного сечения проксимально завершаются полыми склеритными камерами, образуя фактически двухклеточный склерит. Основная тенденция эволюции обеих склеритных систем — редукция периферического полимерного набора (крючьев) и замещение его центральными рядами склеритов камерного типа. Этот процесс идет в каждой группе многими частно-адаптивными вариантами, но приводит к субституции склеритных наборов периферии центральными триплетами (раматизация у коловраток, переход к клапанам у моногеней) (рис. 9, д, е). Электронно-микроскопическое (СЭМ) изучение эмбриональных крючьев цестод и моногеней, проводившееся с целью проверки описанной выше теоретической модели, позволило обнаружить у них продольные швы, полностью соответствующие специфическим маркерам ункусных зубов коловраток — их экстернальным швам, указывающим на процесс Т-образного формообразования [6]. Установлено и то, что центральные элементы склеритного комплекса дактилогирид — срединные крючья, полые, камерного типа, с входными отверстиями, аналогичными фенестрам рамусов коловраток.

Анализ технологий, на которых базируется формирование склеритной системы мастакса и вероятных путей ее эволюции, приводит к выводу о существовании значительных барьеров, существенно затрудняющих использование внутриклеточных технологий в системах надклеточного ранга. Жесткие ограничения, налагаемые на широчайший морфофункциональный потенциал внутриклеточных механизмов — обязательное условие использования клеточных технологий в надклеточных системах, определяющее, в свою очередь, и высокий консерватизм многоклеточного аппарата

в целом. Так, высокий полиморфизм ультраструктурной организации склеритов уже на этапе формообразования объемного элемента, блока надклеточной конструкции, сводится к двум типам — полый камере и Г-образной пластине. Первоначальная интеграция склеробластов в многоклеточное звено сопровождается новыми ограничениями — канонизацией цикла двух делений с полным срастанием материнской и дочерних клеток в трехклеточный протосклерит. Построение более сложной многоэлементной конструкции достигается тиражированием реплик протосклерита. Примечательно, что изучение коловращательного аппарата ротаторий приводит к аналогичному выводу о резком снижении функциональной пластичности и канонизации ритмики ресничного биения в многоклеточном органе [9, 12]. Следовательно, можно считать правилом общий консерватизм многоклеточных аппаратов, базирующихся на структурах или функциональных механизмах внутриклеточного уровня. Возникновение приемов межклеточной синхронизации внутриклеточных процессов начинается с сильного лимитирования последних. Понятна значимость этого правила для практической реконструкции филогенеза. Так, большие надежды, возлагаемые на интрацеллюлярную склеротизацию как реально работоспособный в филогенетике признак, вряд ли оправданы из-за его универсальности для большого ряда таксонов и высокого структурного полиморфизма. Напротив, чем сложнее организация системы надклеточного уровня, тем конкретнее и достовернее работает признак в эволюционных реконструкциях. Например, протосклерит — общий признак червей от турбеллярий до коловраток, пакет же трех протосклеритов с двумя типами формообразования свойствен лишь двум классам специализированных червей. Последний вывод созвучен представлениям Ю. В. Мамкаева [5] о большей вероятности аналогий элементарных биологических устройств и Н. Н. Воронцова [1] о существовании разных уровней гомологии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Воронцов Н. Н. О гомологической изменчивости//Проблемы кибернетики. 1966. Вып. 16.
2. Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., 1954.
3. Евдонин Л. А. Кутикула в онто- и филогенезе аннелид//Эволюционная морфология беспозвоночных Л., 1985

4. Иоффе Б. И. Частные (внутригрупповые) морфологические закономерности эволюции и их значение для филогенетических реконструкций//Проблемы макроэволюции. М., 1988.
5. Мамкаев Ю. В. О значении идей В. А. Догеля для эволюционной морфологии//Эволюционная морфология беспозвоночных. Л., 1983.
6. Маркевич Г. И. Ультраструктура хитиноидного вооружения корацидия *Traenophorus nodulosus* (Pallas, 1781)//ДАН СССР. 1984. Т. 278, № 4.
7. Маркевич Г. И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Челюстной аппарат//Коловратки: Матер. 2 Всес. симп. по коловраткам. Л., 1985.
8. Маркевич Г. И. Ультратонкая морфология мастаксов коловраток 1. *Bdelloidea*//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 68.
9. Маркевич Г. И. Оценка функциональной пластичности ресничной короны коловраток//Поведение водных беспозвоночных: Матер. IV Всес. симп. Рыбинск, 1986.
10. Маркевич Г. И. Функциональная морфология челюстного аппарата коловраток: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987.
11. Маркевич Г. И. Закономерности морфологической эволюции сложных склеритномышечных систем коловраток//Проблемы макроэволюции. М., 1988.
12. Маркевич Г. И. Регуляция ресничного биения у коловраток//Простые нервные системы и их значение для теории и практики. Л., 1988.
13. Маркевич Г. И. Морфология и принципиальная организация склеритной системы мастакса коловраток//Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л., 1989.
14. Маркевич Г. И., Цельмович В. А. Состав минеральных компонентов склеротизированных тканей коловраток//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 77.
15. Clement P. Premieres observations sur l'ultrastructure comparee des teguments de Rotiferes//Vie Milieu A., 1969. Vol. 20.
16. Clement P. Ultrastructural research on rotifers//Arch. Hydrobiol. Beih, Ergebn. Limnol. 1977. Vol. 8.
17. Clement P. Phylogenetic relationships of rotifers, as derived from photoreceptor morphology and other ultrastructural analyses//Hydrobiologia. 1980. Vol. 73.
18. Koehler J. K. A fine structure study of the rotifer integument//J. Ultrastructure Res. 1965. Vol. 12.
19. Koehler J. K. Some comparative fine structure relationships of the Rotifer integument//J. exptl. zool. 1966. Vol. 162.
20. Koehler J. K., Hayes T. L. The Rotifer Jaw: A Scanning and Transmission Electron Microscope study. I. The Trophi of *Philodina acuticornis odiosa*//J. Ultrastructure Res. 1969. Vol. 27.
21. Koehler J. K., Hayes T. L. The Rotifer Jaw: A Scanning and Transmission Electron Microscope Study. II. The trophi of *Asplanchna sieboldi*//J. Ultrastructure Res. 1969. Vol. 27.
22. Martini E. Studien über die Konstanz histologischer Elemente. III. *Hydatina senta*//Z. wiss. Zool. 1912. Bd 102.

Заметки о пресноводных гастротрихах (*Gastrotricha*) северо-запада СССР

Приводится список 7 видов из трех пресных водоемов северо-запада СССР. Дается краткое описание и рисунки 3 редких видов: *Chaetonotus armatus* Kisielewski, 1981; *Ch. heideri* Brehm, 1917 и *Ch. macrolepidotus* Greuter, 1917.

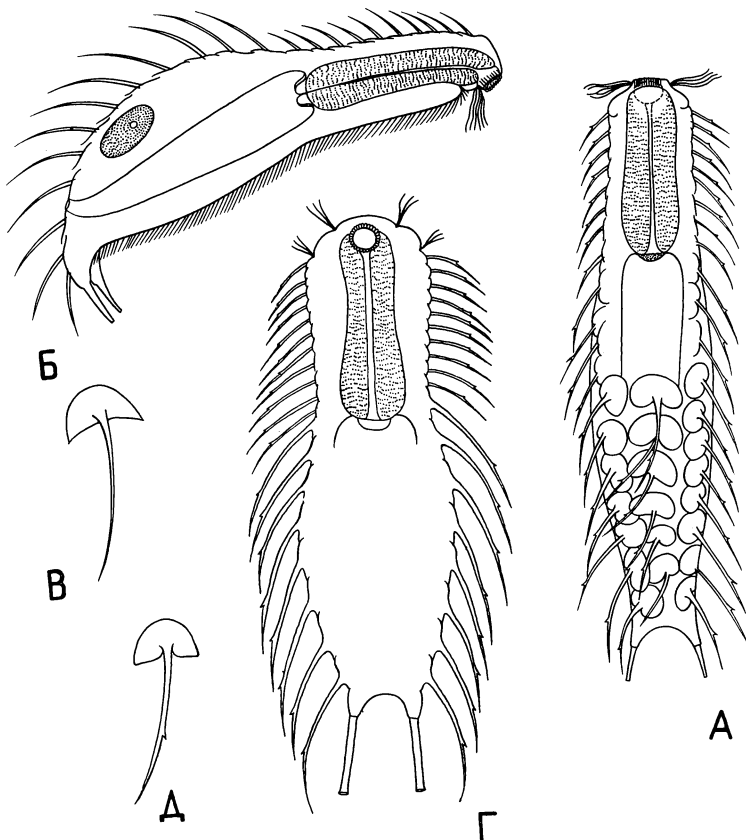
Гастротрихи крайне редко упоминаются в фаунистических исследованиях, что до известной степени связано со значительной сложностью сбора и обработки материала. Особенно мало, в сравнении с зарубежной Европой, изучена фауна пресных вод СССР. По существу, можно говорить только о трех работах, посвященных гастротрихам России [1—3], и о нескольких кратких заметках и компиляциях.

Предлагаемая публикация призвана оживить интерес к пресноводным гастротрихам и пополнить фаунистические списки. Особый интерес может представлять район исследования — северо-запад Союза, где ранее гастротрихи никогда не изучались, если не считать упоминания *Chaetonotus latus* из Ладожского озера [4]. Очень мало известно и о гастротрихах Фенно-Скандинавии. В работе использованы сборы из Ленинградской обл. (г. Сестрорецк), КасССР (Лахденпохский район) и Беломорья (о. Средний в Чупинской губе), осуществленные летом 1989 г. В г. Сестрорецке изучался ил из пруда, в Карелии — прибрежный ил из оз. Костомоярви, на о. Среднем — ил из пресного озера. В последнем случае сборы и фиксацию материала проводила Н. В. Сергейчик, за что выражаю ей глубокую благодарность.

Всего удалось выявить 7 видов: *Chaetonotus armatus* Kisielewski, 1981 (Беломорье), *Ch. heideri* Brehm, 1917 (г. Сестрорецк, Карелия), *Ch. macrolepidotus* Greuter, 1917 (Беломорье), *Ch. polyspinosus* Greuter, 1918 (г. Сестрорецк, Карелия), *Ch. zelinkai* Gruenspan, 1908 (Карелия), *Ch. sp. I* (posnaniensis?) (Карелия), *Ch. sp. II* (spinulosus — gr.) (Карелия).

Наибольший интерес представляют *Ch. armatus* (I), описанный из Польши [5] и более нигде не отмечавшийся, и довольно редкие европейские виды *Ch. heideri* (II) и *Ch. macrolepidotus* (III). Краткая характеристика этих видов (см. рисунок):

	I (n=4)	II (n=2)	III (n=5)
Длина тела (L), мкм	130—160	160—162	150—160
Длина хвостовой вилочки, мкм	24—26	30—33	—
Длина прикрепительных трубочек (at), мкм	19	20—24	19
Длина фаринкса (lp), мкм	44—48	52—58	53—58
lp/L, %	28—37	32—36	35
at/l p, %	43—51	34—46	34
рта/lp, %	29—32	31	—
Ширина средней части фаринкса/l p, %	27	29	—
Ширина задней части фаринкса/l p, %	31—34	31	—
Ширина головы, мкм	14—15	13—14	—
Диаметр рта, мкм	9—10	8—11	6—7
Ширина шеи, мкм	28—30	25—29	—
Ширина тела, мкм	35—40	30—37	—
Общее число продольных рядов чешуек	8	—	—
Число чешуек в продольном ряду	22	—	—
Размер чешуек, мкм	5×10	—	—
Длина шейных щетинок, мкм	12	26	11
Длина туловищных щетинок, мкм	29	30	23
Длина последних боковых щетинок, мкм	—	27—36	—



Редкие виды рода *Chaetonotus*.

А — *Chaetonotus armatus* — общий вид, дорсально (чешуйки показаны фрагментарно),
 Б — *Ch. macrolepidotus* — общий вид, латерально, В — *Ch. macrolepidotus* — чешуйка,
 Г — *Ch. heideri* — общий вид, вентрально, Д — *Ch. heideri* — чешуйка.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дексбах Н. К. Коловратки и гастротрихи стариц Волги под Ярославлем//Тр. Ярославского ест.-ист. о-ва. 1921. Т. 3, № 1.
2. Новиков А. В. К систематике *Gastrotricha*//Тр. гидробиол. ст. на Глубоком озере. М., 1907. Т. 2.
3. Преображенская Е. Н. Распространение *Gastrotricha* в водоемах Косина и его окрестностей//Тр. Косинской биол. ст. МОИП. М., 1926. Вып. 4.
4. Скориков А. С. Зоологические исследования ладожской воды как питьевой. СПб, 1910.
5. Kisielowski J. *Gastrotricha* from raised and transitional peat bogs in Poland//Monogr. fauny Polski. Warszawa, 1981. Т. 11.

Фауна свободнодвижущих нематод водоемов полуострова Таймыр и замечания о видовых комплексах нематод в пресных водоемах

Приводится список 37 видов нематод, найденных в оз. Таймыр и протекающем вблизи него ручье. На основе своих и литературных данных проанализирован качественный состав фауны нематод континентальных водоемов с разной степенью минерализации воды.

Материалом для настоящей работы послужили пробы бентоса, любезно предоставленные для обработки сотрудником лаб. ихтиологии ИБВВ АН СССР Л. К. Малининым из 2 водоемов, расположенных на п-ве Таймыр: оз. Таймыр и проточного ручья, протекающего недалеко от озера. Пробы отобраны дночерпателем Экмана-Берджи с площадью охвата $1/40 \text{ м}^2$. В озере взяты 35 проб с глубин 5—10 м, грунт — ил; в ручье — 3 пробы, глубина 0,2 м, грунт — заиленный песок. Определение и промеры нематод проводили на постоянных глицериновых препаратах, подкрашенных метиленовой синькой.

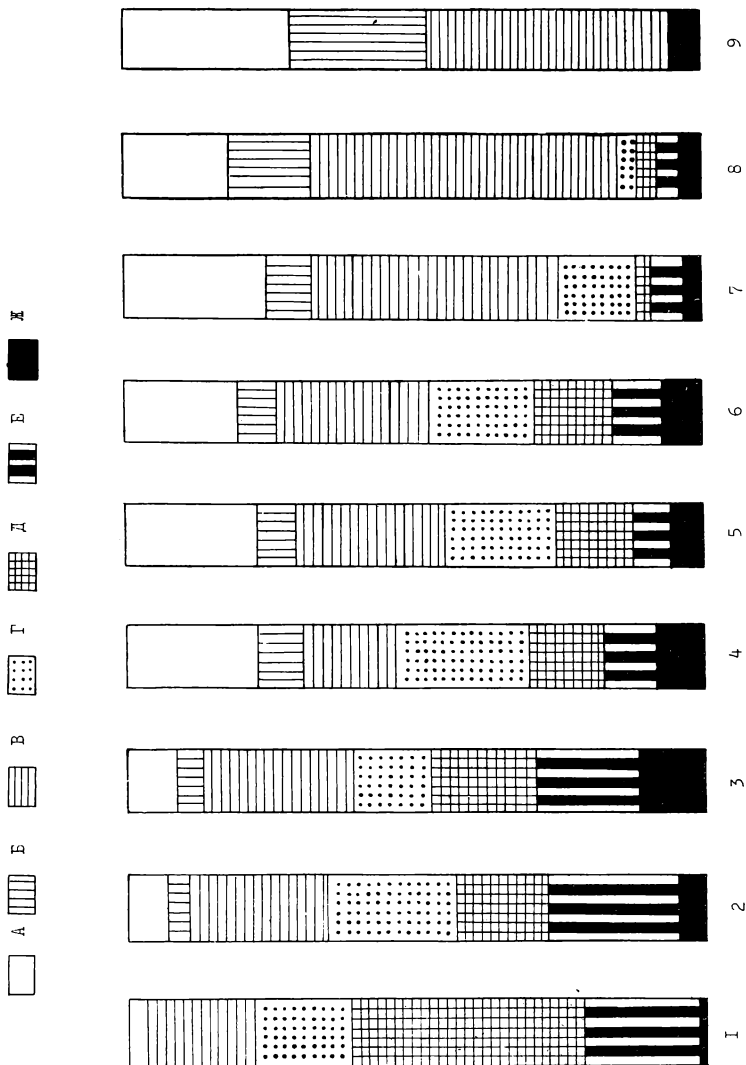
В водоемах обнаружено 37 видов нематод, относящихся к 7 отрядам (см. таблицу). Из них 10 видов и 1 род оказались новыми для науки. В озере зарегистрирован 21 вид червей. По числу особей и частоте встречаемости доминировали 3 вида: *Quasibrilus strenuus* sp. n., *Paratrilobus grandipapilloides* и *Epidorylaimus rivalis* sp. n. Численность нематод колебалась в пределах 500—3000 экз./м² (в среднем 1500 экз./м²). Видовой состав нематод по наличию крупных форм тобрилид и мононхид напоминает таковой оз. Байкал. Тем более, в озере найден вид из рода *Quasibrilus* (*Q. strenuus* sp. n.), виды которого до этого встречались только в оз. Байкал. Сближает их фауну также находка в оз. Таймыр байкальского эндемика *Mononchus absconditus*. Кроме того, *Paratri-*

lobus rapis sp. n. морфологически очень близок к *P. expugnator* Tsalolichin, 1976, который описан из оз. Байкал.

В ручье найдено 25 видов. Из них общими с фауной озера оказались 9 видов (см. таблицу). В фауне ручья отсутствовали крупные формы тобрилид и мононхид. Основную массу червей составили мелкие, амфибиотические формы из родов *Mesodorylaimus*, *Eudorylaimus*, *Aporcelaimellus* и *Plectus*, которые являются обычными компонентами прибрежной зоны водоемов Средней и Северной полосы Европейской части СССР [4]. Интересна находка 2 видов: *Semitobrilus parapellucidus* и *Raritobrilus antarcticus*. Первый известен только из водоемов Канадской Субарктики, а второй из водоемов Антарктиды. По числу особей над другими видами превалировал *Tobrilus tripylis* sp. n. Плотность нематод в грунте ручья равнялась 10—12 тыс. экз./м², что примерно в 10 раз выше, чем в озере, но все же во много раз меньше, чем в эвтрофных водоемах Средней полосы Европы. Количественная бедность нематодофауны в арктических и субарктических водоемах уже неоднократно обсуждалась в литературе [7, 10] и прямо или косвенно связана с низким содержанием солей в воде данных водоемов.

А. В. Чесунов [17] провел сравнение качественного состава нематодофауны (до уровня отрядов) водоемов различной степени солености. Отмечено, что в морских водоемах основную роль в фауне играют черви из отрядов *Ecnopliida*, *Chromadorida* и *Monhysterida*. В составе их фауны отсутствуют виды из отрядов *Rhabditida*, *Tylenchida*, *Mononchida* и *Dorylaimida*. В то же время, представители последних двух отрядов и виды сем. *Tobrilidae* (отр. *Ecnopliida*) составляют основное ядро нематодофауны пресных вод. Солоноватоводные водоемы по составу фауны занимают промежуточное положение между морскими и пресными водоемами.

Нами предпринята попытка более детально рассмотреть качественный состав фауны нематод континентальных водоемов в зависимости от степени их минерализации. Выбраны 9 водоемов, в которых фауна круглых червей изучена достаточно полно (см. рисунок). Два из них солоноватоводные: Каспийское море (соленость равна в среднем 12.8‰), состав нематодофауны — 52 вида [16] и озеро Иссык-Куль (соленость 5.8—5.9‰), в состав нематодофауны входит 61 вид [8]. Пресноводные водоемы разбиты на 3 группы. В первую вошло содовое оз. Севан, вода в котором имеет высокую степень минерализации (650—740 мг/л); состав нематодофауны — 23 вида. Три водохранилища (Учинское,



Соотношение отдельных отрядов в фауне нематод разных водоемов.

Общее число видов для каждого района принято за 100%.

А — Dorylaimida, Б — Mononchida, В — Enoplida, Г — Araeolaimida, Д — Monhysterida, Е — Chromadorida, Ж — Rhabditida и Tylenchida,

1 — Каспийское море, 2 — оз. Иссык-Куль, 3 — оз. Севан, 4 — Учинское водохранилище, 5 — Рыбинское водохранилище, 6 — Ивановское водохранилище, 7 — водосмы п-ва Таймыр, 8 — оз. Байкал, 9 — озера Зеленецкое и Акулькино

Рыбинское, Ивановское) составляют вторую группу пресных водоемов: минеральный состав солей в них колеблется в пределах 160—360 мг/л; в состав фауны входят соответственно 69, 72 и 73 видов червей [1, 5, 6]. Третья группа объединяет водоемы, имеющие низкую степень минерализации воды: оз. Байкал (85—90 мг/л), состав нематодофауны — 34 вида [12], водоемы Таймырского полуострова (14—40 мг/л), состав нематодофауны — 37 видов (настоящие данные); озера Зеленецкое и Акулькино, расположенные на северном побережье Кольского полуострова (69° с. ш.) (минерализация 35—52 мг/л), в состав фауны нематод входят 17 видов [10].

В Каспии и оз. Иссык-Куль основная масса нематод принадлежит к отрядам Chromadorida и Monhysterida (см. рисунок). Мононхиды и дорилаймиды или отсутствуют или присутствуют в единичном числе видов. В оз. Севан основная роль хромадорида и монхистерид в нематодофауне сохраняется: они доминируют как по числу видов, так и по числу особей, хотя в литорали уже в значительном числе особей отмечены рабдитиды и дорилаймиды.

Во всех трех водохранилищах фауна нематод очень сходная. Хромадорида встречаются в незначительном числе видов и, главным образом, в обрастаниях растений; монхистериды совместно с дорилаймидами и ареолаймидами (из надсем. Plectoidea) доминируют в прибрежной мелководной зоне водоемов. В центральной глубоководной области над другими формами превалируют, как правило, эноплиды (из семейств Tobrilidae и Tripylidae) и крупные дорилаймиды (из родов Dorylaimus и Laimydorus).

В озерах, имеющих низкий солевой состав воды, хромадорида и монхистериды практически выпадают из состава фауны и она состоит в основном из представителей 3 отрядов: Enoplida (сем. Tobrilidae и Tripylidae), Mononchida и Dorylaimida. Следует отметить, что именно эти отряды, как отдельные, цельные и самостоятельные таксономические группы червей, сформировались в условиях пресных вод [2, 3, 11, 14]. Chromadorida, Araeolaimida и Monhysterida — таксоны, по происхождению морские (талассогенные), отдельные представители которых в процессе своего филогенеза проникли и заселили пресные воды. Проведенный анализ нематодофауны показал, что солоноватоводные водоемы полностью освоены талассогенными формами нематод. В пресных высокоминерализованных водоемах (оз. Севан) талассогенные формы превалируют над лимногенным комп-

Видовой состав нематод в водоемах

Вид	Озеро	Ручей
Отр. Enoplida		
<i>Alaimus primitivus</i> de Man	+	+
<i>Paramphidelus paludicola</i> sp. n.	+	—
<i>Ironus tenuicaudatus</i> de Man	+	+
<i>Tripyla filipjevi</i> (Filipjev)	—	+
<i>T. magna</i> Altherr et Deboutteville	—	+
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bastian)	+	+
<i>T. tripylis</i> sp. n.	—	+
<i>T. parvus</i> sp. n.	+	+
<i>Eutobrilus arcticus</i> sp. n.	+	+
<i>Quasibrilus strenuus</i> sp. n.	+	—
<i>Paratrilobus grandipapilloides</i> Micoletzky	+	—
<i>P. rapis</i> sp. n.	+	—
<i>Raritobrilus steineri</i> (Micoletzky)	+	—
<i>R. antarcticus</i> (Tsalolichin)	—	+
<i>Brevitobrilus stefanskii</i> (Micoletzky)	—	+
<i>Semitobrilus parapellucidus</i> (Ebsary)	—	+
Отр. Mononchida		
<i>Mononchus truncatus</i> Bastian, 1865	+	+
<i>M. absconditus</i> (Tsalolichin)	+	—
<i>M. tajmiris</i> sp. n.	+	—
Отр. Dorylaimida		
<i>Paravulus hartingii</i> (de Man)	+	+
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin	+	+
<i>Mesodorylaimus litoralis</i> Loof	—	+
<i>M. pendschikenticus</i> (Tulaganov)	—	+
<i>Eudorylaimus curvicaudatus</i> Eliava	—	+
<i>Epidorylaimus rivalis</i> sp. n.	+	—
<i>Labronema goodeyi</i> Altherr	—	+
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i> (Bastian)	—	+
<i>A. centrocerus</i> (de Man)	—	+
Отр. Monhysterida		
<i>Daptonema fortis</i> sp. n.	—	+
Отр. Chromadorida		
<i>Ethmolaimus pratensis</i> de Man	+	—
Отр. Araeolaimida		
<i>Prodomorganus tajmiris</i> gen. n., sp. n.	+	—
<i>Plectus parietinus</i> Bastian	—	+
<i>P. cirratus</i> Bastian	+	+
<i>Anaplectus granulatus</i> (Bastian)	—	+
<i>A. submersus</i> (Hirschmann)	—	+
Отр. Diplogasterida		
<i>Koerneria angarensis</i> (Gagarin)	+	—
<i>Goffartia variabilis</i> (Micoletzky)	+	—

лексом нематод; в пресных среднеминерализованных водоемах, наоборот, лимногенный комплекс червей доминирует в фауне, и, наконец, в низкоминерализованных водоемах талассогенный комплекс нематод мал или совсем отсутствует,

а фауна составлена почти полностью из лимногенных форм червей.

Исследования, проведенные в последние годы в Антарктиде, показали, что фауна мелких моховых водоемов данного континента состоит в основном из лимногенных по происхождению групп червей: дорилаймид, мононхид, рабдитид, плектид и т. д. [13, 15, 18]. Хромадорида пока не найдены; из тобрилид обнаружен один вид — *Raritobrilus antarcticus*. Оказалось, что зарегистрированные виды нематод идентичны или морфологически близки к видам, обитающим в водоемах и во мхах средней и северной полосы Евразии, Арктике и Субарктике. Это, во-первых, говорит о том, что современная фауна пресных вод сформировалась еще до разлома Пангеи, происходившего 180 млн. лет назад [9]. Во-вторых, известно, что Антарктическая плита отделилась от Гондваны примерно 110 млн. лет назад, и после этого связь ледового материка с остальной сушей не возобновлялась. Естественно, возникает вопрос: почему виды нематод, в течение такого длительного периода географически изолированные от остального мира, морфологически не изменились? По всей видимости, из-за чрезвычайно суровых климатических условий, которые существовали и существуют на данном континенте, особенно последние 20 млн. лет [9]. Практически 10 мес. в году все водоемы промерзают до дна и черви находятся в анабиозе. За короткий вегетационный период нематоды, имея малую численность и бедную кормовую базу, лишены возможности прогрессивно развиваться. Поэтому, можно считать, что они на данном континенте, как и в водоемах Арктики, находятся в своеобразном «эволюционном анабиозе».

ЛИТЕРАТУРА

1. Гагарин В. Г. К фауне нематод (Nematoda) Учинского водохранилища//Вест. зоол. 1972. № 3.
2. Гагарин В. Г. Свободноживущие и фитопаразитические нематоды Учинского водохранилища: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1973.
3. Гагарин В. Г. К вопросу о путях формирования фауны нематод пресных вод//Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981.
4. Гагарин В. Г. Свободноживущие нематоды Европейской части СССР. Л., 1981.
5. Гагарин В. Г. Мейобентос Рыбинского водохранилища и его притоков//Фауна и морфология водных беспозвоночных. ИБВВ АН СССР. Борок, 1985. С. 30—46. Деп. в ВИНТИ. 14.01.1986. № 306-В.
6. Гагарин В. Г. Дополнение к фауне нематод Иваньковского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 82.

7. Гагарин В. Г., Ербаева Э. А. К фауне свободноживущих нематод среднего течения р. Ангары//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1984. № 64.
8. Лемзина Л. В. Свободноживущие нематоды озера Иссык-Куль и Сон-Куль. Фрунзе, 1989.
9. Монин А. С. История земли. Л., 1977.
10. Цалолыхин С. Я. Нематоды//Биологическая продуктивность северных озер. Л., 1975. Ч. 2.
11. Цалолыхин С. Я. Нематоды Байкала и проблемы зоогеографии пресноводных нематод//Проблемы зоологии. Л., 1976.
12. Цалолыхин С. Я. Свободноживущие нематоды Байкала. Новосибирск. 1980.
13. Цалолыхин С. Я. Ревизия рода *Tobrilus*//Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 9.
14. Цалолыхин С. Я. Нематоды пресных и солоноватых вод Монголии. Л., 1985.
15. Цалолыхин С. Я. Редкие и новые виды нематод из Антарктиды//Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л., 1989.
16. Чесунов А. В. Свободноживущие нематоды Каспийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979.
17. Чесунов А. В. О географическом распространении водных свободноживущих нематод//Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981.
18. Maslen N. R. Additions to the nematode fauna of the Antarctic region with keys to taxa//Brit. Antarct. Surv. Bull. 1980. N 49.

УДК 595.132

Л. Л. КУЗЬМИН

(Владимирский Государственный педагогический институт
им. П. И. Лебедева-Полянского)

К фауне нематод обрастаний Северо-Двинской водной системы

Приводится список 30 видов свободноживущих нематод, найденных в пробах из обрастаний разного типа: растительности, деревянных мостков, стенок шлюзов, камней и т. д. В обрастании шлюзов отмечено 70% видов при высоком обилии особей.

Первые сведения о нематодах Северо-Двинской водной системы (СДС) были получены, по-видимому, при изучении мейобентоса в 1976—1977 гг. [1].

В августе 1988 г. выполнены сборы нематод из обрастаний разного типа практически по всей СДС. Фаунистические пробы отбирали путем снятия (срезания, соскабливания)

обрастаний с водной растительности, деревянных мостков, камней и т. п. Особый интерес представляли обрастания на стенках шлюзов, находящиеся в специфичных условиях периодической смены сред — водной и воздушной.

Материал фиксировали 4%-ным формалином. Половозрелых особей определяли до вида.

Список зарегистрированных видов приведен в таблице в систематическом порядке.

Всего в обработанном материале содержится 30 видов из 26 родов нематод. Из них лишь *Cylindrolaimus obtusus* зарегистрирован в СССР впервые. Его морфометрические индексы: 200, $a=25.0-25.3$, $b=4.9-5.3$, $c=6.6-7.0$, $V=59.9-59.0\%$, $L=0.51$ мм. Яичник передний. По Андраши [3], этот вид водный и впервые описан в США.

Находки *Paramphidelus uniformis* в СССР единичны, он отмечен в одном экземпляре в СДС и имеет следующие индексы: 10; $a=67.4$, $b=3.8$, $c=23.4$, $V=42.5\%$, $L=0.67$ мм.

В районе исследований наиболее широко распространены *Eumonhystera dispar*, *Tobrilus helveticus* и *Mononchus truncatus*, второй и третий — наиболее массовы.

75% видов при высоком обилии особей отмечено в обрастаниях шлюзов, что, возможно, связано с особенностями кислородного режима в результате постоянного перемешивания слоев воды, активно обогащающейся кислородом воздуха.

Большинство обнаруженных таксонов может быть отнесено к трофической группе микрофагов [2], что вполне согласуется с составом обрастаний как среды обитания. Причем даже у хищных мононхов в разных участках кишки неоднократно наблюдались диатомовые и некоторые другие микроскопические водоросли.

В мейобентосе озер СДС В. Г. Гагариным и Е. С. Величко [1] обнаружено 36 видов нематод. Хотя авторы не дают полного списка, все же можно сказать, что нематофауны обрастаний и мейобентоса неодинаковы. Это еще раз подчеркивает необходимость и важность изучения различных мест обитания при инвентаризации любого водоема.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гагарин В. Г., Величко Е. С. О мейобентосе озер Северо-Двинской системы и Шекснинского водохранилища // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.

Видовой состав и распределение нематод в обрастающих СДС

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Alaimus primitivus</i> de Man	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Paramphidelus uniformis</i> (Thorne)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tripyla affinis</i> de Man	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>T. setifera</i> Bütschli	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-
<i>Tobrilus helveticus</i> (Hofmänner)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mononchus truncatus</i> Bastian	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Laimyodorus</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mesodorylaimus</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epidorylaimus consobrinus</i> (de Man)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aporcelaimrellus krygeri</i> (Ditlevesen)	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Eumonhystera dispar</i> (Bastian)	+	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	+
<i>E. filiformis</i> (Bastian)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. vulgaris</i> (de Man)	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Paraphanolaimus anisitsi</i> (Daday)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cylindrolaimus obtusus</i> Cobb.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Rhabdolaimus terrestris</i> de Man	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Anaplectus granulatus</i> (Bastian)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Plectus cirratus</i> Bastian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. parietinus</i> Bastian	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. tenuis</i> Bastian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Achromadora ruricola</i> (de Man)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Chromadorita leuckarti</i> (de Man)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-

2. Кузьмин Л. Л. Экология свободноживущих нематод подзоны типичных тундр Западного Таймыра//Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978.

3. Andrassy I. Klasse Nematoda (Ordnungen Monhysterida, Desmoscolicida, Araeolaimida, Chromadorida, Rhabditida). Berlin, 1984.

УДК 595.132

С. Я. ЦАЛОЛИХИН

(Зоологический институт АН СССР)

К фауне пресноводных мононхид (Nematoda, Mononchida) Голарктики

Приводятся описание и рисунки *Paramononchus alimovi* sp. n. из озера Кольского п-ва, краткое описание *Mononchus maduei* Schneider, 1925 из Онежского оз. и *Mylonchulus incurvus* (Cobb, 1917) из оз. Разлив Ленинградской обл. Даны ключи для определения наиболее характерных для пресных вод Голарктики родов мононхид и видов рода *Mononchus*.

Мононхиды, будучи характерными обитателями почвы, нередки и в пресных водах. Однако из более чем 20 родов, входящих в отр. Mononchida (или подотр. Mononchina отр. Dorylaimida), в пресных водах встречается менее половины, причем некоторые роды представлены одним или двумя видами, а виды эти, в свою очередь, были отмечены в пресных водах не более одного-двух раз и часто в ограниченном числе экземпляров. Строго говоря, для пресных вод характерны только 5 родов: *Mononchus*, *Clarkus*, *Coomansus*, *Paramononchus* и *Mylonchulus*. При этом следует заметить, что первые 4 рода еще относительно недавно рассматривались как единый род *Mononchus* и до сих пор нечетко отражаются в сознании многих фаунистов. В связи с этим кажется целесообразным привести несколько определительных таблиц (ключей), облегчающих ориентировку в фаунистическом составе пресноводных монохид Голарктики.

Ключ для определения родов мононхид, наиболее характерных для пресноводных вод Голарктики

1(13). Стома без микроонхов, напоминающих терку.

2(14). Стома вооружена только 1 макроонхом.

- 3(4). Кроме макроонха имеются мелкие онхи в виде пилы Prionchulus.
- 4(3). Мелких онхов в виде пилы не имеется.
- 5(6). Макроонх расположен в основании стомы Iotonchus.
- 6(5). Макроонх расположен в передней части стомы.
- 7(8). Кроме макроонха стома не имеет никаких внутренних выростов в виде гребней или ребер. Спиккулы самцов широкие и короткие, супплементы папилловидные Coomansus.
- 8(7). Кроме макроонха стома имеет дополнительные выросты в виде гребней или ребер.
- 9(10). Напротив макроонха имеется только продольное ребро. Спиккулы самцов широкие и короткие, супплементы папилловидные Clarkus.
- 10(9). Напротив макроонха имеются поперечные выросты или ребра.
- 11(12). Напротив макроонха имеется короткий поперечный вырост. Спиккулы самцов узкие и длинные, супплементы трубчатые Mononchus.
- 12(11). Напротив макроонха имеется поперечное ребро и продольный гребень с зубовидными выростами. Самцы не известны Paramononchus.
- 13(1). Стома с микроонхами, напоминающими терку Mylonchulus.
- 14(2). Стома вооружены 3 макроонхами.
- 15(16). Макроонхи расположены в передней части стомы и направлены вниз (у взрослых особей) Anatonchus.
- 16(15). Макроонхи расположены в основании стомы и направлены вверх Miconchus.

Paramononchus alimovi Tsalolichin sp. n. (рис. 1).

(голотип): $L=2.5$ мм, $a=39.5$, $b=3.8$, $c=9.7$, $V=56\%$; стома 46×15 мкм, вершина онха 90% , ширина головы 30 мкм, длина пищевода 660 мкм, длина хвоста 260 мкм, $c'=6.5$, $NR=24\%$. Препарат А-4440 (Отделение нематод Зоологического ин-та АН СССР, Ленинград). О: $L=2.9$ мм, $a=32.3$, $b=4.3$, $c=10$, $V=56\%$; стома 42×15 мкм, вершина онха 88% , ширина головы 25 мкм, длина пищевода 670 мкм, длина хвоста 290 мкм, $c'=6.3$, $NR=25\%$.

Дифференциальный диагноз. От единственного предста-

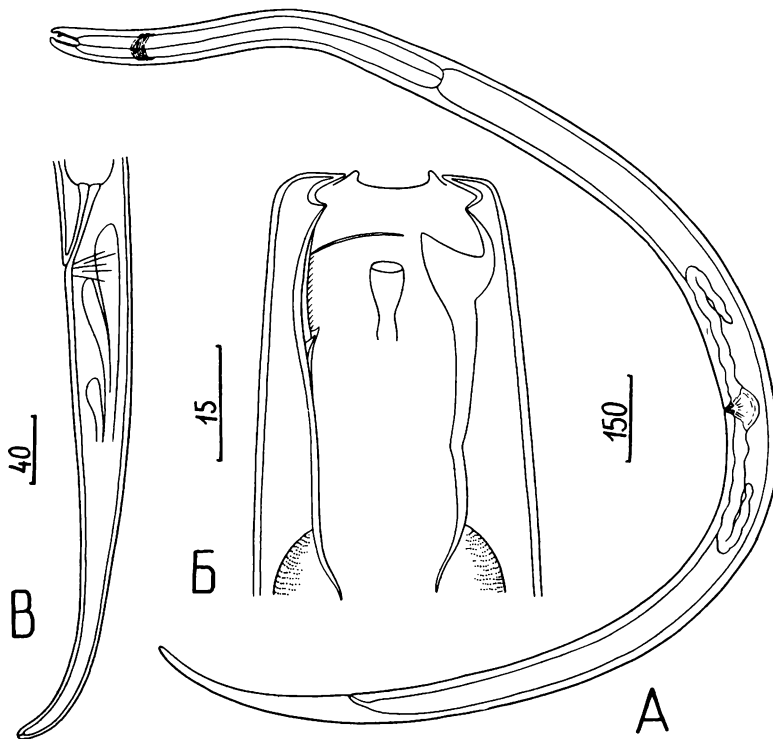


Рис. 1. *Paramononchus alimovi* sp. n. (голотип).

вителя рода *P. arcticus* Mulvey, 1978, обнаруженного в реке на о. Сомерсет в северной части Канады [1], *P. alimovi* sp. n. отличается меньшими размерами тела, более передним положением онха и наличием зазубрин на гребне.

Типовое местонахождение: Кольский п-ов, пос. Дальние Зеленцы, оз. Акулькино, литораль, заиленный песок; сборы А. Ф. Алимова 12 июля 1971 г.

Далее приводятся краткие описания двух редких видов, впервые обнаруженных в СССР.

Mononchus maduei Schneider, 1925 (рис. 2, A—B)
 ○ (n=4): L=4.1—5.3(4.6) мм, a=23.4—28.1(25.4), b=4.3—5(4.7), c=20.3—23.8(22), V=58—62(59)%; стома 62—73×21—24 (69×22) мкм, вершина онха 87—91(89%), ширина головы 40—43 (41) мкм, NR=23—27(24)%, Q₁=

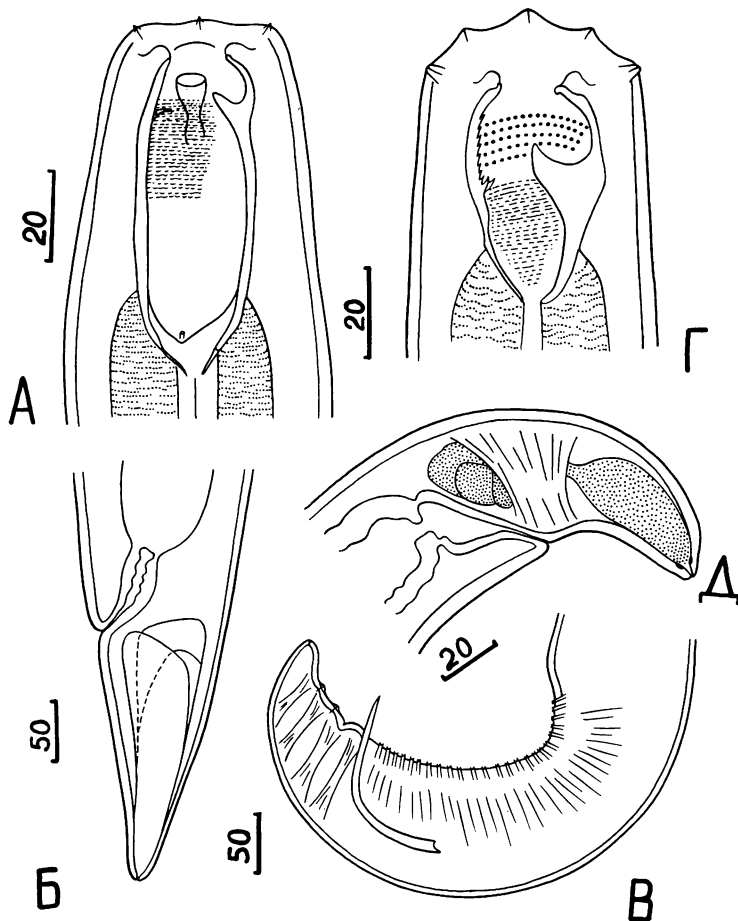


Рис. 2. *Mononchus maduei* (А — В) и *Mylonchulus incurvus* (Г — Д).

=743—950(854) мкм, Q_2 =760—1009(890) мкм, длина хвоста 190—224(209) мкм, c' =2.

○ ($n=4$): $L=3.4-4.3(4)$ мкм, $a=19.1-33.8(24.9)$, $b=4.4-4.6(4.5)$, $c=25.9-37.7(30.8)$, spic. 166—210(186) мкм, suppl. 22—27(25); стома 58—65×21—27 (62×24) мкм, вершина онха 87—89%, ширина головы 38—44 (41) мкм, $NR=25\%$, длина хвоста 108—148(130), $c'=1.5$.

Местонахождение: Онежское оз., глубина 42—72 м, ил с песком; сборы 1978 и 1979 гг.

Mylonchulus incurvus (Cobb, 1917) (рис. 2, Г, Д)
 ♂: L=1.5 мм, a=25.4, b=3.2, c=38, V=68%; стoма 29 × 17 мкм, ширина головы 29 мкм, NR=30%, Q₁=214 мкм, Q₂=190 мкм, яйца 95×47 мкм, толщина кутикулы в середине тела 3 мкм, в области ануса 4.5 мкм, длина хвоста 40 мкм, c'=1.2.

Местонахождение: Ленинградская обл., оз. Разлив, литораль, песок; сборы автора 1988 г.

Ключ для определения видов рода *Mononchus*, наиболее характерных для пресных вод Голарктики

(самки)

- 1(2). Хвост более 350 мкм *M. superbis* Mulvey, 1978.
- 2(1). Хвост менее 300 мкм.
- 3(4). Хвост не более 130 мкм *M. tunbridgensis* Bast., 1865.
- 4(3). Хвост более 140 мкм.
- 5(6). Хвост не более чем в 2 раза превышает анальный диаметр *M. maduei* Schneider, 1925.
- 6(5). Хвост более чем в 2.5 раза превышает анальный диаметр.
- 7(8). Ширина стомы менее 20 мкм *M. aquaticus* Coetzee, 1968.
- 8(7). Ширина стомы более 20 мкм.
- 9(10). Расстояние от основания стомы до вершины онха составляет не более 80% от общей глубины стомы *M. truncatus* Bast. 1865.
- 10(9). Онх имеет более переднее положение.
- 11(12). Расстояние от основания стомы до вершины онха составляет 80—83% от общей глубины стомы *M. mulveyi* Andrassy, 1985.
- 12(11). Расстояние от основания стомы до вершины онха 85—90% *M. niddensis* Skwarra, 1921.

ЛИТЕРАТУРА

1. Mulvey R. H. Predaceous nematodes of the family Mononchidae from the Mackenzie//Can. J. Zool. 1978. Vol. 56, N 8.

В. В. ГАЛЬЦОВА, О. Н. ПАВЛЮК

(Зоологический институт АН СССР, Институт биологии
моря ДВНЦ АН СССР)

Трофическая структура таксоценов свободноживущих морских нематод и стратегия их питания

В пределах сезона, в условиях постоянного пополнения пищевых ресурсов, трофическая структура остается почти неизменной, тогда как количественное соотношение видов доминантного комплекса меняется. На сезонные изменения качественного состава потока пищи таксоцен отвечает изменением трофической структуры.

В изучении питания свободноживущих морских нематод можно выделить два основных момента: исследование пищевой специализации на основе характера строения и функционирования их ротовой полости и исследование объектов питания животных при анализе содержимого их кишечника, а также в условиях эксперимента.

Целью настоящей работы было: изучить трофическую структуру таксоценов нематод; проследить, каким образом она меняется в течение длительного промежутка времени; обобщить данные по стратегии питания животных; наметить пути эволюции их питания.

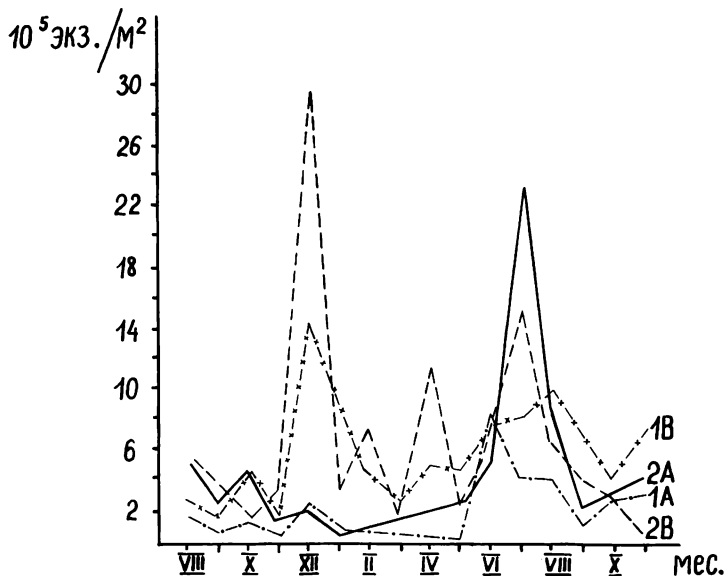
Материалом для работы послужили пробы, собранные на песчаной отмели о. Попова в Японском море. Пробы отбирали на трех небольших участках трубчатым пробоотборником диаметром 2.5 и стандартным заглублением 10 см на глубине 0.8 м. В течение 16 мес. с интервалом 10 сут, на каждом участке собирали три параллельные пробы, содержащие от нескольких сотен до тысяч нематод. Грунты — мелко- и среднезернистые пески хорошей и средней степени сортировки, соленость составляла 34‰, максимальная летняя температура достигала 21—22°C, минимальная зимняя — 1.5°C.

Для анализа трофической структуры таксоценов нематод мелководья Японского моря использована классифи-

кация Визера [11]. Она основана на строении ротового аппарата животных. Анализировались наиболее массовые виды, каковых оказалось 7. Плотность их поселений составляла от 60 до 80% общей численности нематод. К группе 1А (неизбирательные детритофаги) была отнесена *Anticonopsis setica*. Эта форма без отчетливо выраженной ротовой полости, лишенной всякого вооружения. Тип питания — простое насыщение с помощью мышц пищевода. Группу 1В (избирательные детритофаги) составили *Halanonchus arenarius*, *Theristus subacris*, *Daptonema variasetosum*. К этой группе принадлежат формы с хорошо развитой чашевидной, конической или цилиндрической ротовой полостью, также лишенной вооружения. Тип питания такой же, как у предыдущей группы, но захватывание пищевых частиц осуществляется движением губ и рта. К группе 2А (соскабливатели) была отнесена *Metachromadora itoi*. В состав этой группы входят животные с хорошо развитой ротовой полостью, вооруженной мелкими склеротизованными зубчиками или пластинками. Питаются, соскабливая с поверхности субстрата микрофитобентос или прокалывая клеточную оболочку водорослей. Группу 2В (хищники) составили *Enoplolaimus medius* и *Enoplodes rimiformis*. Они имеют обширную ротовую полость и вооружение различного типа, могут питаться как представители предыдущей группы, но могут также вести и хищный образ жизни, заглатывая мелких животных, в том числе и нематод.

На исследованных участках в летний сезон доминировали соскабливатели, второе место по плотности поселений занимали хищники, затем неизбирательные и избирательные детритофаги (см. рисунок). Осенью соотношение пищевых групп изменилось. Наблюдалось уменьшение плотности поселений всех групп. Доминирующее положение заняли неизбирательные детритофаги, близко к ним были представители групп 2А и 2В, последнее место принадлежало избирательным детритофагам. Зимой плотность поселений представителей всех трофических групп возросла. Лидирующее положение заняли хищники, на втором месте были неизбирательные детритофаги, затем избирательные детритофаги и последнее — соскабливатели. Весной трофическая структура таксоценоза нематод практически не изменилась за исключением последних двух групп, которые менялись местами.

Из проведенных наблюдений следует, что на одном и



Трофическая структура таксоцена морских нематод песчаной отмели о. Попова в Японском море.

По оси ординат — плотность поселений: избирательные детритофаги, неизбирательные детритофаги, соскабливатели, хищники.

Каждая точка есть среднее из 27 измерений.

том же биотопе в разные сезоны года соотношение пищевых групп меняется. Это не согласуется, например, с данными Визера [11], который отмечает, что каждый биотоп характеризуется определенным соотношением четырех упомянутых групп нематод.

Вероятно, трофическая структура потребителей на каком-либо биотопе зависит от качественного состава и количественного соотношения пищевых объектов, имеющих там. В условиях постоянного пополнения пищевых ресурсов, которые наблюдались, например, в течение летнего сезона, трофическая структура остается почти неизменной, тогда как количественное соотношение видов, составляющих ключевой комплекс, меняется. В течение лета в районе исследования отмечалось массовое развитие микрофитобентоса, который представляет основной источник питания для нематод-соскабливателей. Осенью качественный состав потока пищи резко поменялся: отмечено массовое развитие бактериофлоры. Вслед за этим произошло изменение тро-

фической структуры таксоцена. Доминирующими стали неизбирательные детритофаги, в рацион которых в достаточном количестве входят различные бактерии. Иными словами, трофическая структура таксоцена не остается постоянной: на любое значительное изменение потока пищи сообщество должно реагировать соответствующими изменениями трофической структуры.

Следующий этап анализа трофической структуры сообщества предполагает изучение взаимодействий между животными и пищей. Для этого в первую очередь необходимо знать кормовую базу нематод, пищевой спектр каждого вида и стратегию их питания. К сожалению, специальных работ по питанию нематод сравнительно немного. Мы попытались суммировать имеющиеся в литературе данные и высказать некоторые соображения по затронутым вопросам.

Прижизненные наблюдения, а также исследования содержимого кишечника помогли установить, что основными источниками питания нематод являются бактерии и одноклеточные водоросли, детрит, разлагающиеся остатки животных и растений, живая добыча и растворенное органическое вещество [6].

Остановимся подробнее на стратегии питания нематод, которая характеризует собой наиболее общие направления приспособленности к реализации различных источников питания.

Практически все нематоды способны заглатывать частицы или засасывать жидкость со взвешенным в ней пищевым материалом. Большое значение имеет размер пищевой частицы. Мелкие объекты могут использоваться в качестве корма многими животными; большие по размеру частицы потребляются только формами, имеющими достаточно развитую ротовую полость.

Эффективность ассимиляции поглощенной пищи зависит от ее типа и наличия ферментов для ее переработки. Например, нематоды, использующие в пищу детрит, имеют низкую эффективность ассимиляции из-за того, что детрит содержит плохо усвояемый материал растительного происхождения. Животные, использующие в качестве корма микроорганизмы, отличаются низкой пищеварительной активностью. Они потребляют лишь легко усвояемые продукты метаболизма микрофлоры, т. е. используют ферментную активность бактерий. По этой причине многие нематоды привлекаются к очагам интенсивного разложе-

ния органики, где обильно развиваются микроорганизмы. Существует мнение, что «пастбищная» активность нематод в большой степени стимулирует рост бактериальных колоний [2].

Нематоды, имеющие ротовое вооружение в виде больших зубчиков, могут соскабливать микрофлору с поверхности грунта. Попавшие таким образом к животным в качестве корма бактерии и диатомовые водоросли употребляются нематодами по-разному. Например, нематода *Chromadorita tenuis* берет диатомовую водоросль в ротовую полость, подвижным дорсальным зубом вскрывает ее створки, клеточное содержимое засасывается в пищевод, а пустые створки отбрасываются [4]. Водоросли могут заглатываться также целиком. Представители вида *Linhomoeus gittingsi*, питающиеся серными бактериями, засасывают их наподобие спагетти [5].

Риман и Шпаре [9] отмечают еще один интересный способ добычи пищи. Многие животные выделяют эзофагальными и хвостовыми железами клейкий секрет, образующий слизистые тяжи. К ним могут прикрепляться небольшие частички детрита, бактерии и макромолекулы, т. е. эти тяжи служат своеобразной ловушкой для захвата пищи. Затем слизистый секрет с попавшим в него пищевым материалом проглатывается нематодой.

Еще один способ добывания пищи — хищничество. Нематоды могут схватывать и удерживать живую добычу зубами, мандибулами. Пища перетирается в ротовой полости, затем проглатывается. Следует заметить, что в процессе онтогенеза хищников может происходить смена пищевых объектов. Например, ювенильные особи *Oncholaimus oхуигis* питаются бактериями и водорослями, взрослые формы — живыми нематодами [3].

Наличие ротового вооружения не есть безусловное указание на хищный образ жизни. Например, многие онхолаймиды (*Oncholaimidae*), обладающие обширной ротовой полостью, вооруженной неподвижным зубом (располагающемся в ее средней части), не обнаруживают тенденции к хищничеству. Их привлекают разлагающиеся остатки растительного и животного происхождения. Расмуссен [8] наблюдал, как представители рода *Pontonema* (*P. vulgare*) привлекались к мертвой креветке, которая была съедена в течение нескольких часов. Енсен [6] описал возможный механизм питания одного из представителей онхолаймид *Adoncholaimus thalassophygas*: при обнаруже-

нии пищевого объекта передняя часть ротовой полости расширяется в поперечном направлении, происходит сокращение эзофагальной мускулатуры, при этом стенка задней части ротовой полости телескопически скользит вдоль внутренней поверхности передней части таким образом, что зуб высовывается из открытого рта. В то же самое время «слюнная» железнстая клетка опорожняется, а ее секрет вспрыскивается в пищу через полный зуб. Задняя часть ротовой полости скользит назад, создавая вакуум, пища втягивается в рот и проходит в просвет пищевода.

Секреция пищеварительных ферментов у нематод осуществляется эзофагальными железами и одноклеточным слоем кишечника. Небольшое число секреторных клеток ограничивает спектр пищеварительных ферментов. Производство строго определенного набора ферментов у каждого вида — важное условие для разделения источников питания животных [10].

Еще один способ питания — поглощение растворенного органического вещества. Оно может осуществляться через ротовое отверстие и транскутикулярно. Экспериментально показано поглощение РОВ сообществом мейобентоса, в котором нематоды составляли главный компонент. В литературе имеются сведения о том, что в местах поселений полихет (в среде с повышенным содержанием РОВ) часто развиваются в массовых количествах нематоды [7]. Авторы обнаружили, что с наружной стороны трубок полихет *Onuphis jenneri* обитает очень длинная нематода *Astomopema jenneri*, у которой отсутствует ротовое отверстие и сквозной кишечник. Это указывает на то, что нематода питается осмотическим путем. У нематод, относящихся к роду *Halichoanolaimus* (*Choniolaimidae*), наблюдается частичная редукция пищеварительного тракта (отсутствует анальное отверстие). Вероятно, у этих нематод имеет место смешанное питание: с одной стороны, пища заглатывается через ротовое отверстие, и ее переваривание происходит медленно путем внутриклеточной абсорбции, с другой — часть пищи поступает в организм транскутикулярно.

Таким образом, различная стратегия питания нематод говорит о том, что животные приспособились утилизировать разнообразные источники питания.

Можно наметить пути эволюции питания нематод. Вероятно, для самых примитивных форм свойственно избирательное питание продуктами микробиаьного разложе-

ния растительных остатков, что наблюдается у некоторых современных детритофагов. В ходе эволюции животные освоили различные компоненты детритной среды. У них образовалась специализация к потреблению тех или иных растительных остатков или определенных групп микроорганизмов и одноклеточных водорослей. У современных нематод намечается дифференциация трофических режимов, которую можно рассматривать как один из путей снижения конкуренции за пищевые ресурсы. Вероятно, при неизбирательном потреблении пищевой спектр был достаточно широк. Основным ограничением был размер пищевых частиц, поскольку у самых примитивных нематод ротовая полость отсутствовала, и они не могли заглатывать крупные частицы. С обособлением ротовой полости животные получили возможность заглатывать более крупные объекты. Процесс формирования ротовой полости шел параллельно в различных отрядах нематод. Это говорит о том, что освоение более крупной пищи шло параллельно и независимо в пределах класса. При использовании микрофлоры, которая развивается на твердом субстрате, для прокалывания добычи, а также при переходе к хищническому у нематод развивается различного рода ротовое вооружение, которое представлено склеротизованными пластинками, мандибулами, а также подвижными и неподвижными зубами. Совершенно особую группу представляют собой морские нематоды — нематоды-маримермитиды (*Marimermithida*). Они обитают в полости тела приапулид, сипункулид и иглокожих [1]. В их организации примитивные особенности совмещены с признаками далеко зашедшей специализации. В частности, переход к транскутикулярному питанию привел к частичной или полной редукции пищеварительного тракта.

Таким образом, многомесячные наблюдения над трофической структурой таксоцены свободноживущих морских нематод, населяющих один и тот же биотоп, показали, что она меняется с течением времени. В пределах одного сезона (например, летнего или зимнего) в условиях постоянного пополнения пищевых ресурсов трофическая структура таксоцены остается почти неизменной, тогда как количественное соотношение видов ключевого комплекса меняется. На сезонное изменение качественного состава потока пищи таксоцен отвечает изменением трофической структуры. Нематоды представляют собой пластичную группу в отношении утилизации широкого пищевого спектра.

В ходе эволюции у них наметилась специализация к освоению различных типов пищи, что морфологически привело к образованию ротовой полости и различного ротового вооружения. Крайняя степень трофической специализации — транскутикулярное питание — вызвало частичную или полную редукцию пищеварительного тракта у маримермитид.

ЛИТЕРАТУРА

1. Чесунов А. В., Спиридонов С. Э. *Australonema eulagiscae* gen. et sp. n. (Nematoda, Marimermithida) — паразит полихеты из Антарктики//Вестн. зоологии. 1985. № 2.
2. Gerlach S. A. Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity//Oecologia (Berl.). 1978. N 33.
3. Heip C., Smol N., Absilis V. Influence of temperature on the productive potential of *Oncholaimus oxyuris* (Nematoda, Oncholaimidae)//Mar. Biol. 1978. N 45.
4. Jensen P. Diatom-feeding behaviour of free-living marine nematode *Chromadorita tenuis*//Nematologica. 1982. Vol. 28.
5. Jensen P. Nematode fauna in the sulphide-rich brine seep and adjacent bottoms of the East Flower Garden, NW Gulf of Mexico. IV. Ecological aspects//Mar. Biol. 1986. N 92.
6. Jensen P. Feeding ecology of free-living aquatic nematodes//Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. N 35.
7. Ott J. A., Rieger G., Rieger R., Enderes F. New mouthless interstitial worms from the sulphide system: symbiosis with procarvates//Mar. Ecol. 1982. N 3.
8. Rasmussen E. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna//Ophelia. 1973. N 11.
9. Riemann F., Schrage M. The mucus-trap Hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture//Oecologia (Berl.). 1978. N 34.
10. Tietjen J. H., Lee J. J. Feeding behaviour of marine nematodes//Ecology of marine benthos. Columbia. 1977.
11. Wieser W. Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden//Ark. Zool. 1953. Ser. 2, Bd 4, Hf. 5.

Видовая структура и организация таксоцена нематод литорали Кандалакшского залива Белого моря

Показано, что таксоцен имеет определенный набор видов, сохранявшийся по времени. Значительную плотность поселений показали виды, занимавшие доминантное и субдоминантное положение. Обнаружено постоянное распределение видов по определенным размерным категориям.

Свободноживущие морские нематоды представляют собой одну из доминирующих по плотности поселений групп мейобентоса в донных осадках. В течение 5 мес. был изучен качественный состав и количественное распределение этой группы животных на литорали одной из закрытых бухт Кандалакшского залива Белого моря.

Основная задача заключалась в том, чтобы изучить видовую структуру и организацию таксоцена нематод, рассмотреть его размерную структуру, проследить за сезонной динамикой доминантных и субдоминантных видов.

Материалом для работы послужили пробы, отобранные на каменисто-песчаной литорали в вегетационный период. Сбор проб осуществляли по стандартному гидробиологическому разрезу от супралиторали до нуля глубин. На каждой станции одновременно отбирали три параллельные пробы трубчатым пробоотборником диаметром 5.5 см и стандартным заглублением 2.5 см. Интервал сбора составлял 10—15 сут, всего обработано свыше 100 количественных проб. Грунт был представлен мелко- и среднезернистыми песками хорошей и средней степени сортированности. Соленость вод, омывающих литораль, равнялась 20—22‰.

Термин «таксоцен» был впервые употреблен Ходоровским [7] для обозначения совокупности организмов, принадлежащих к одному таксону, обитающих на одном биотопе и обладающих структурой доминирования, которая возобновляется каждый год. При исследовании таксономического состава нематод и их количественного распреде-

Видовой состав и плотность поселений (тыс. экз./м²) свободноживущих морских нематод литорали

Вид	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>Enoplus demani</i>	35.5±9.3	147.1±33.8	208.0±42.7	78.5±48.1
<i>Mesacanthion marisalbi</i>	—	—	6.3±3.1	—
<i>Chaetonema longisetum</i>	68.5±24.1	—	—	—
<i>Anoplostoma rectospiculum</i>	25.1±10.6	177.3±42.9	183.8±54.7	140.3±71.7
<i>Adoncholaimus lepidus</i>	25.6±11.0	48.7±10.2	39.2±19.7	184.9±93.8
<i>Oncholaimus brachycercus</i>	5.2±1.9	3.3±1.8	19.8±1.5	26.9±24.9
<i>Halalaimus zenkevitchi</i>	2.8±2.3	1.5±0.7	20.7±7.7	6.6±2.8
<i>Parionus tubulilaimus</i>	—	8.6±2.3	9.1±3.7	—
<i>Crenopharynx gracilis</i>	39.7±18.1	9.4±1.9	—	12.1±0.5
<i>Hypodontolaimus inaequalis</i>	5.7±2.5	63.9±16.7	74.1±32.3	67.2±21.3
<i>H. balticus</i>	40.3±15.0	10.1±3.3	18.6±11.6	23.3±9.4
<i>Timmia acuticauda</i>	38.6±28.7	86.4±24.3	26.4±10.1	516.4±356.9
<i>Chromadora macrolaima</i>	35.8±24.7	11.5±7.5	56.7±42.3	33.2±16.4
<i>Spilophorella candida</i>	—	4.9±1.9	23.3±12.0	48.1±23.2
<i>Prochromadorella crassispicula</i>	—	9.6±1.8	45.9±38.5	23.8±10.6
<i>Prochromadora bulbosa</i>	25.9±8.4	7.2±1.6	10.6±2.7	449.5±91.6
<i>Paracanthonchus medius</i>	5.1±4.5	9.4±1.9	22.7±7.2	32.1±6.8
<i>P. macrodon</i>	131.0±46.5	96.2±24.5	162.0±46.1	208.5±58.5
<i>Sabatieria pulchra</i>	9.7±4.9	4.3±1.6	11.9±3.4	6.6±1.4
<i>Haliiochoanolaimus robustus</i>	20.3±5.1	3.5±0.8	6.8±3.2	20.6±18.8
<i>Sphaerolaimus macrolasius</i>	8.6±1.5	13.5±6.7	10.8±3.7	6.6±1.8
<i>Daptonema setosum</i>	84.7±41.7	182.8±88.3	104.7±35.8	52.5±15.8
<i>Pseudosteineria horrida</i>	10.1±3.2	3.5±1.4	—	14.9±8.3
<i>Daptoma platonovae</i>	13.2±7.1	—	12.0±2.9	4.5±2.9
<i>D. procerum</i>	9.6±2.4	92.9±23.8	3.5±0.7	—
<i>Theristus flevensis</i>	10.9±3.1	3.7±1.1	39.9±15.2	253.6±98.3
<i>Terschellingia longicaudata</i>	—	1.5±0.4	9.2±1.6	—
<i>Metalinhomoeus obtusiceps</i>	7.9±3.8	3.8±0.3	12.8±2.7	18.7±7.6
<i>Tripyloides gracilis</i>	1.5±0.2	4.5±1.3	21.1±16.4	101.9±54.4
<i>Axonolaimus paraspinosus</i>	31.8±10.3	29.3±10.9	48.6±16.2	69.0±21.6
<i>Odontophora deconincki</i>	10.2±3.2	—	62.9±19.4	7.3±5.8
<i>Monoposthia octalata</i>	6.8±3.3	—	10.6±7.1	—
<i>Chromadoropsis nudicauda</i>	30.5±10.1	6.1±1.0	37.1±19.2	8.6±4.5
<i>C. vivipara</i>	50.9±11.0	5.1±1.0	34.6±16.0	30.2±10.0
<i>Spirinia parasitifera</i>	—	1.5±0.3	16.1±5.4	—

ления было обнаружено 35 видов (см. таблицу). Следует отметить, что значительную плотность поселений имело, как правило, небольшое число видов.

Одной из важных характеристик таксоцена является его размерный состав. Как указывает И. В. Бурковский [2], размеры представляют собой интегральную характеристику вида, во многом определяющую его экологическую нишу. Средние размеры каждого вида есть специ-

фическая величина, и виды различаются по ней в той же мере, как и по другим морфологическим признакам. Следует сделать оговорку, что размер 1 особей каждого вида животных колеблется в определенном диапазоне величин, они могут перекрываться, образуя непрерывный ряд, так что в дальнейшем речь будет идти о средних размерах.

Наиболее полно размерную структуру таксоцена нематод мог бы характеризовать объем животных, от которого легко перейти к их массе [5]. Поскольку одна из важнейших характеристик для вычисления объема нематод — длина, то при анализе размерной структуры таксоцена нематод мы ограничились именно этим параметром. Зная длину тела и используя номограммы [6], можно быстро определить объем и массу животных.

Длина тела нематод в изученном таксоцене варьировала в диапазоне от 0.47 мм (*Prochromadorella bulbosa*) до 6.06 мм (*Crenopharynx gracilis*) (рис. 1). От 13 до 22% общего числа видов имело длину 0.5 мм, 54—60% — 1—2 мм, 6—8% — 2—3 мм, свыше 10% — 3—4 мм. Такая размерная структура сохранялась на протяжении трех изученных сезонов. Что касается доминирования видов по плотности поселений определенной размерной категории, то можно отметить, что во все сезоны постоянный пик численности давали виды со средней длиной 1—1.2 мм (*Chaetonema longisetum*, *Hypodontolaimus inaequalis*, *H. balticus*, *Spilophorella candida*, *Paracanthonus macrodon*). Второй пик плотности поселений в весенний и летний сезоны образован видами, имевшими длину тела 1.7—1.8 мм (*Anoplostoma rectospiculum*, *Halichoalaimus robustus*, *Sphaerolaimus macrolasius*, *Terschellingia longicaudata*, *Axonolaimus paraspinosus*, *Chromadoropsis vivipara*). Летом еще один устойчивый пик численности давали нематоды длиной 4.8 мм (*Eopplus demani*). Осенью в таксоцене преобладали черви с длиной тела 0.5—1 мм (*Chromadora macrolaima*, *Timmia acuticauda*, *Daptonema procerum*, *Theristus flevensis*). Следует отметить, что среди нематод, имевших одинаковые размеры, как правило, массового развития достигали 1—2 вида.

Изучение структуры таксоцена предполагает выяснение способа упаковки экологических ниш видов животных. Как известно, экологическая ниша характеризует положение вида в экосистеме. Она включает физическое пространство, занимаемое организмом, его функциональную роль и

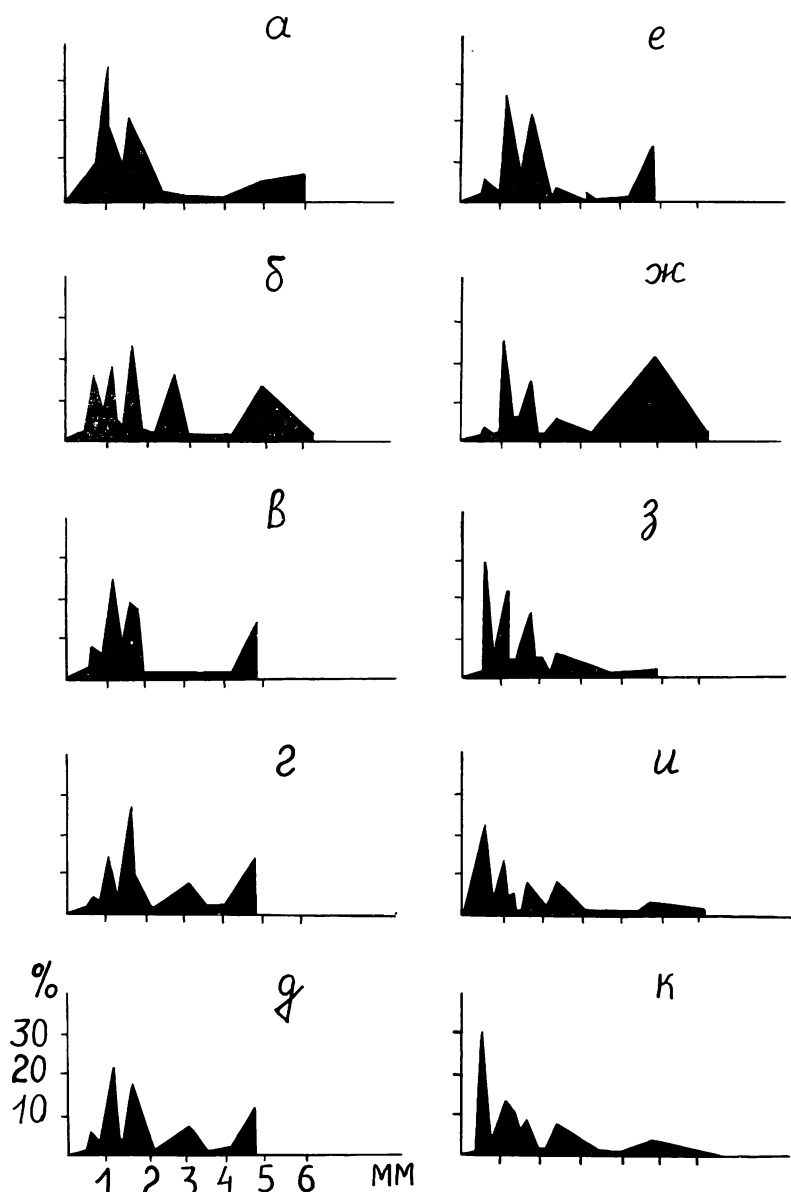


Рис. 1. Размерная структура таксоценов морских нематод.

а — весна, б—ж — лето, з—к — осень.

По оси ординат — плотность поселений, по оси абсцисс — длина нематод.

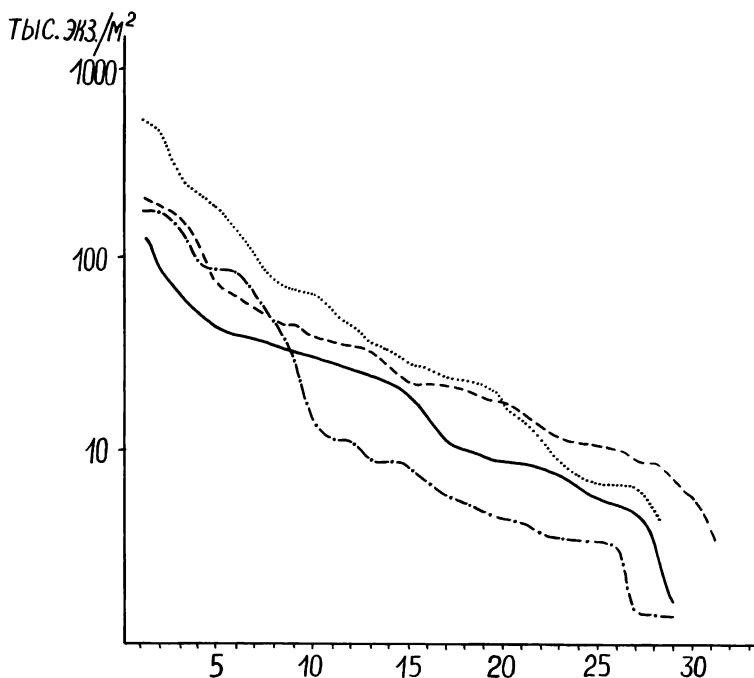


Рис. 2. Кривые доминирования-разнообразия таксоценов нематод в разные сезоны.

1 — весна, 2 — переходный период, 3 — лето, 4 — осень.

По оси ординат — плотность поселения видов, по оси абсцисс — порядок номера вида в иерархии количественной значимости.

положение относительно градиентов внешней среды [9]. Обычно для исследования видовой структуры применяется анализ форм кривых доминирования — разнообразия (рис. 2). Наибольшее видовое разнообразие в таксоценох нематод наблюдалось осенью, наименьшее отмечено в переходный период между весенним и летним сезонами. Весной и летом — крутизна кривых одного порядка. Форма кривых доминирования — разнообразия говорит о том, что экологические ниши, которые занимают нематоды в рассматриваемом таксоцено, многомерны и перекрываются.

При изучении качественного состава и количественного распределения нематод на литорали Кандалакшского залива, а также в течение года в сублиторали Белого моря [1] привлекло внимание то, что на протяжении длительного времени на одних и тех же биотопах встречались

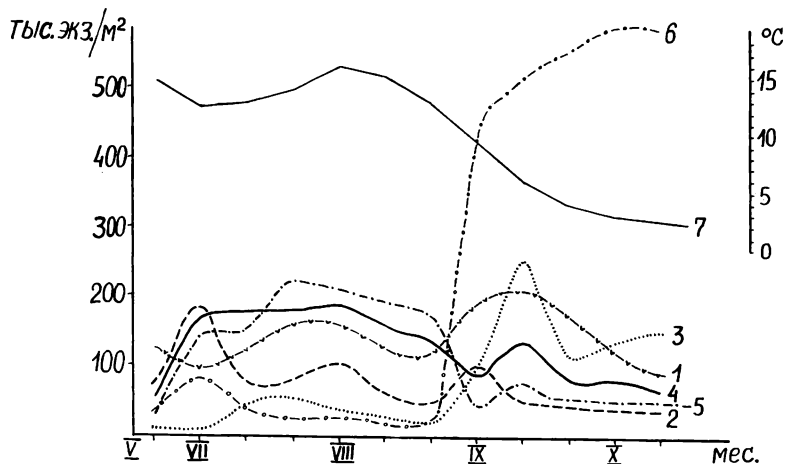


Рис. 3. Смена доминантных и субдоминантных форм в таксоценозе нематод.
1 — *Paracanthonchus macrodon*, 2 — *Daptonema setosum*, 3 — *Theristus flevensis*, 4 —
Anoplostoma rectospiculum, 5 — *Enoplus demani*, 6 — *Timmia acuticauda*, 7 — температура.

близкородственные виды животных. На литорали это *Paracanthonchus medius* и *P. macrodon*, *Hypodontolaimus inaequalis* и *H. balticus*, *Daptonema setosum* и *D. platonovae*, *Chromadoropsis vivipara* и *C. nudicauda*; в сублиторали — *Sabatieria pulchra* и *S. ornata*, *Halalaimus zenkevitchi* и *H. longicaudatus*. Подобную совместную встречаемость близких родов нематод отмечала Т. А. Платонова [4]. В Карском море ею найдены два вида рода *Pseudocella* (*P. tenuis*, *P. karensis*), обитавшие совместно на глубинах от 360 до 410 м. Енсен [8], изучая количественное распределение нематод рода *Sabatieria* в Балтийском, Северном, Средиземном и Черном морях, также обнаружил совместную встречаемость близкородственных видов. Он выделил среди них две группы. Первая группа включала *S. pulchra*, *S. punctata*, *S. granulosa*, *S. clavicauda*, вторая — *S. ornata*, *S. proabyssalis*, *S. abyssalis*. Их экологические ниши расходятся по пространственной оси. Представители первой группы обитают в переходном сером слое грунта с пониженным содержанием кислорода, часто в илистых грунтах. Как указывают Уорвик и Прайс [10] нематоды этой группы адаптировались к жизни в среде с дефицитом кислорода. Нематоды второй группы предпочитают для своего обитания верхние, окисленные слои осадка с достаточно высоким содержанием кислорода.

Можно предположить, что у близкородственных видов нематод из Белого моря дифференциация экологических ниш идет не только по пространственной, но и по трофической оси. Близкие виды могут использовать различные источники питания и тем самым избегать конкуренции.

Каким образом осуществляется смена доминантных и субдоминантных форм в литоральном таксоцено нематод? В течение изученного периода времени при сохранении качественного состава отмечены значительные количественные изменения плотности поселений, приводящие к смене доминантных форм (рис. 3). В конце весны в таксоцено преобладали *Daptonema setosum*, в начале лета — *Aporlostoma rectospiculum*, с середины июля до начала сентября лидирующее место занял *Eporplus demani*. Осенью опять наблюдалась смена доминантных видов. На сей раз лидером стала *Timmia acuticauda*, которая оставалась в этой позиции до конца осеннего сезона. На этом же рис. 3 в верхней части приводится изменение температуры за весь период наблюдений. Таксоцен нематод развивался по сукцессионному типу. Как известно, ход сезонной сукцессии в большой степени определяется действием периодически меняющихся факторов внешней среды, таких, например, как сезонные изменения температуры. Сукцессия приобретает циклический характер, соответствующий характеру изменения климатических условий. Происходит постоянная смена доминирующих видов и изменение структуры таксоцено. Изучение сезонной динамики таксоцено нематод, локализовавшегося на песчаной отмели о. Попова в Японском море, показало, что он также развивался по типу циклической сукцессии [3].

Таким образом, при изучении видовой структуры таксоцено нематод обнаружено, что он обладал определенным качественным набором видов, сохранявшимся во времени. Значительную плотность поселений имели немногие виды, занимавшие доминантное и субдоминантное положение. В состав таксоцено входили также второстепенные, редкие и случайные виды. При изучении размерной структуры таксоцено обнаружено, что на протяжении трех сезонов сохранялось постоянное распределение видов по определенным размерным категориям. Среди нематод одинакового размера наибольшую плотность поселений имели один-два вида. Анализ форм кривых доминирования-разнообразия показал, что имеет место сложная дифференциация и перекрывание экологических ниш, которые занимают свободно-

живущие морские нематоды. Со временем в таксоцене происходила смена руководящих форм. Таксоцен развивался по типу циклической сукцессии, которая в большой степени определяется периодически меняющимися факторами внешней среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аминова Д. Г., Гальцова В. В. Видовой состав и сезонное распределение свободноживущих морских нематод в губе Чупа Белого моря//Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 9.
2. Бурковский И. В. Экология свободноживущих инфузорий. М., 1984.
3. Гальцова В. В., Павлюк О. Н. Количественная характеристика мейобентоса песчаной отмели о. Попова (Японское море)// V Всес. совещ. гидробиол. о-ва: Тез. докл. Куйбышев, 1986. Ч. 1.
4. Платонова Т. А. К систематике некоторых близких видов рода *Pseudocelle* Filipjev, 1927 (Nematoda, Enoplida)//Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 12.
5. Цалолыхин С. Я. Определение веса пресноводных нематод// Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1980.
6. Численко Л. Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л., 1968.
7. Chodorowski A. Taxoceny wirkow (Turbellaria) i metodyka ich badania//Ekologia polska. 1960. Ser. B, T. 6, Z. 2.
8. Jensen P. Species distribution and a microhabitat theory for marine mud dwelling Comesomatidae (Nematoda) in european waters// Cah. Biol. Mar. 1981. T 22, N 2.
9. (Odum E. U.). Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 1, 2.
10. Warwick P. N., Price R. Ecological and metabolic studies on freeliving nematodes from estuary sand flat//Est. Cslt. Mar. Sci. 1979. T. 9.

УДК 595.18:575.8

Г. И. МАРКЕВИЧ

(Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина АН СССР)

Филогения коловраток и эволюция их таксономической системы

**Приводится обзор прежних исследований по эволюции
и систематике коловраток. Обсуждаются методологические**

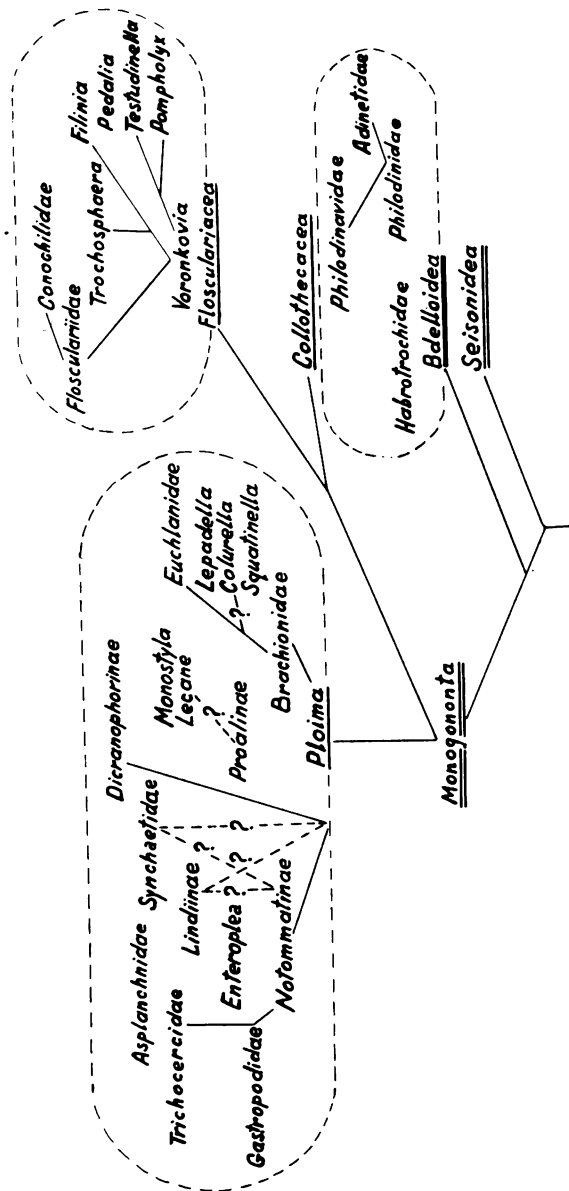
© Г. И. Маркевич

принципы исторической реконструкции филогенеза данной группы и оригинального варианта их макросистемы.

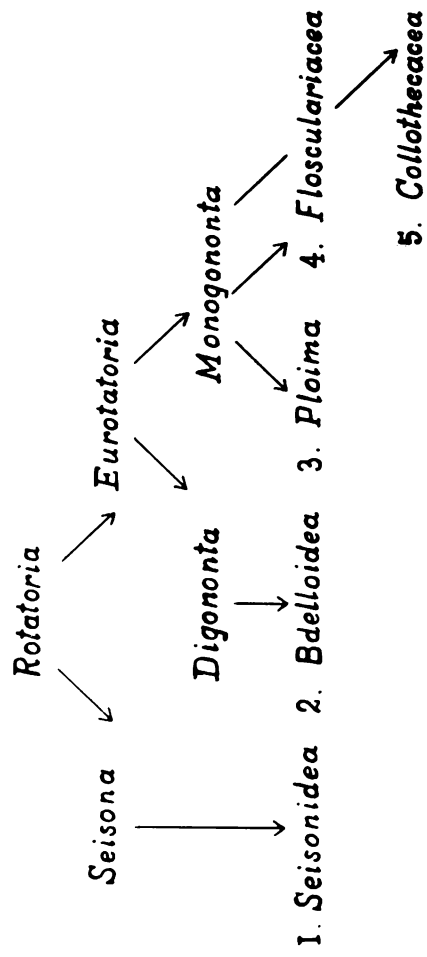
До настоящего времени не существует такой макросистемы коловраток (ротаторий), которая бы удовлетворяла исследователей этой широко распространенной и многочисленной группы низших червей. Негативное отношение ротаториологов к имеющимся системам определяется главным образом отсутствием однозначных представлений об эволюции коловраток [2, 4]. Даже первое знакомство с данной группой позволяет видеть ряд хорошо очерченных и, несомненно, филогенетически целостных ассоциаций различных видов, составляющих большинство родов, а также некоторые семейства или отряды. Такие естественные группировки коловраток, как в изменчивом калейдоскопе, составляют в разнообразные комбинации, представленные в том или ином варианте их таксономической классификации. Отсутствие логичных, однозначно трактуемых взаимосвязей между подразделами коловраток служит основанием критического отношения ротаториологов к существующим системам, образно определяющим уровень таксономии этой группы как уровень «каменного века» [4, 21].

В последние годы углубленное изучение тонкой организации коловраток методами электронной, в том числе и растровой, микроскопии привело к появлению обширной и принципиально новой информации о строении сложных склеритно-мышечных систем челюстного аппарата (мастакса). Новые сведения по морфологии и функционированию различных органов коловраток и особенно их мастакса, во многом определяющего уникальность строения этих червей, значительно проясняют эволюционные взаимосвязи между отдельными их группами и служат базисом для исторической реконструкции филогенеза всей группы [6, 9, 12]. Сложившаяся в таксономии коловраток ситуация настоятельно требует ретроспективного анализа прежних вариантов их систем, отражавших смену представлений о филогении ротаторий. Именно эти вопросы стали предметом данной работы.

Попытки систематизировать пеструю по своему составу группу коловраток предпринимались неоднократно. Так, Эренберг [22] разделил коловраток по внешним особенностям строения их коловращательных аппаратов на две группы: *Monotrocha* и *Sorotrocha*. Хэдсон и Госсе [23, 24] вслед за Дюжарденом [20] предложили принципиально



a



8

Рис. 1. Варианты макросистем коловраток, отражающих представления о регрессивной эволюции групп.

а — система Ремане [по: 27], б — система Бартоша [по: 15].

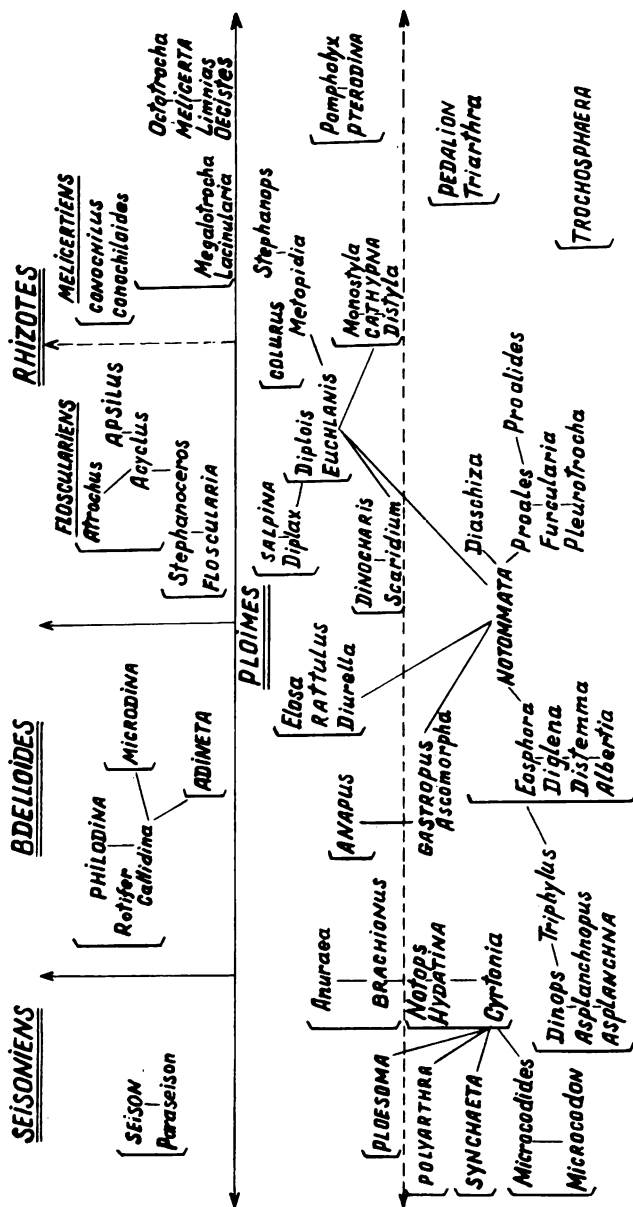
иную классификацию этих организмов, основанную на различиях в характере движения, прикрепления к субстрату и строения ноги. Эта система включала уже четыре крупных группировки: Rhizota, Bdelloidea, Ploima и Scirtopoda. Общим для систем, построенных на данных принципах, было использование лишь внешних черт строения и биологии коловраток. Понятно, что эти классификации, сопровождающие период первого описания многообразной группы, были объективно лишены возможностей для серьезного осмысления эволюционных взаимосвязей между крупными таксонами коловраток. Однако именно для этапа описательно-классификационной работы оказалось доступным выявление естественных группировок низкого ранга — родов и наиболее компактных семейств. Большинство этих таксонов сохранилось в неизменном виде в последующих системах коловраток.

Интенсивное накопление описательного материала по морфологии анатомии и биологии коловраток, а также сравнительно-анатомические исследования, появившиеся к концу прошлого столетия, дали возможность Везенберг-Лунду [32] предложить новую систему с основным разделением всех коловраток на Digononta и Monogononta. Использование в классификации ротаторий признака такого глубокого анатомического различия, как парность и непарность гонад, определило успех данной системы, сохраняющей известное признание до настоящего времени [15, 17, 19, 26, 28, 31].

Тщательное сравнительно-анатомическое исследование коловраток, проведенное Ремане [27], позволило ему разработать более детальную систему группы (рис. 1, а). Предложенная им система служит примером синтеза прежних классификационных схем с результатами собственного изучения особенностей морфологии и внутренней анатомии коловраток. Эта система или несущественно отличающиеся ее варианты (рис. 1, б) взяты за основу в большинстве современных определителей ротаторий [15, 17, 19, 26, 28, 31]. Примечательно, что Ремане [27], отдавая должное морфологическим признакам примитивности дигононтных коловраток и помещая их ближе к основанию своей филогенетической схемы, считал, что они возникают как продолжение общей для ротаторий линии регрессивной эволюции от примитивных целомат. Наибольшая же архаичность организации усматривалась им у примитивных плоимид, подобных *Euchlanis* и *Proales*.

Другой выдающийся ротаториолог — Бошан [16, 17] основывал свой вариант эволюционной макросистемы коловраток также на данных сравнительно-анатомического анализа. Однако в его интерпретации имеющихся фактов, в сущности тех же, которыми располагал и Ремане [27], давляют представления о прогрессивном характере эволюции коловраток от примитивных турбелляриеобразных (рабдоцелидных) предков. Отсюда преимущественное значение в его схемах приобретают особенности строения коловращательного аппарата и шаги его последовательного формирования из неспециализированного ресничного покрова турбеллярий. Обширное буккальное поле ресничек, характерное для коловращательных аппаратов *Notommata*, позволяет ему через гипотетического нематогастрохонидного предка связать коловраток с ресничными червями, причем сами нотомматиды оказываются наиболее примитивными формами. Исходность облика нотомматид особенно ясно прослеживается в первых филогенетических схемах Бошана [16] (рис. 2, а). Дальнейшая разработка представлений о первостепенной значимости коловращательного аппарата в истории возникновения и эволюции коловраток находит отражение в его более поздней филогенетической системе [17]. Эта схема эволюции дополняется разделением всех моногононтных коловраток на две крупные группы: «истинно-» и «ложнотроховых». В основу такого обособления Бошан положил принцип слияния или, напротив, размежевания ресничных венчиков цингулюма и трохуса. Группу «истиннотроховых» составляют, согласно Бошану, коловратки двух хорошо очерченных отрядов *Monimotrocha* и *Paedotrocha*, различающихся между собой рядом особенностей строения и функционирования ресничных аппаратов. В этой системе оказалось частично реализованным и предложение Найта-Джонеса [25] о необходимости таксономического разобщения коловраток с дексико- и леоплектическим метахронизмом своих ресничных корон.

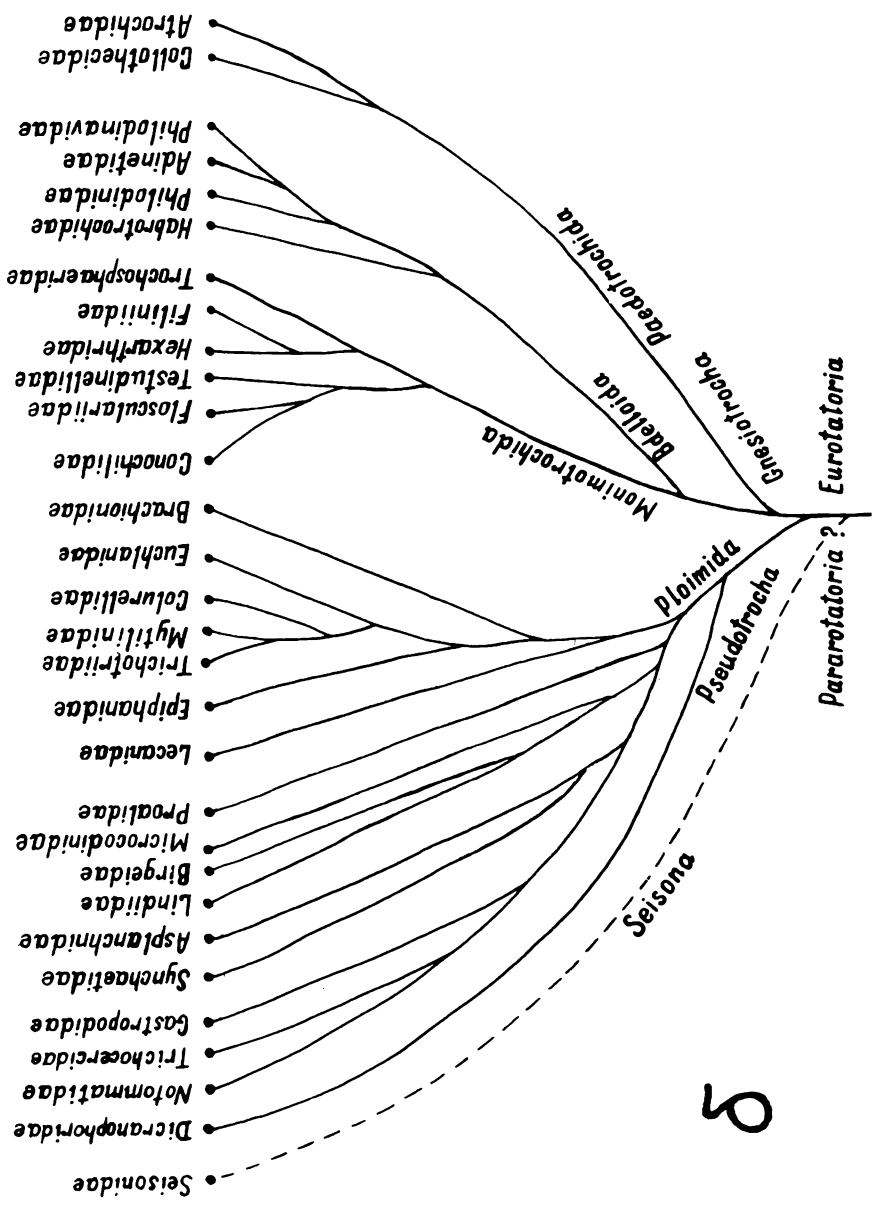
Использование в классификации коловраток наряду со сравнительно-анатомическими признаками также и морфофункциональных особенностей организации их коловращательных аппаратов значительно усовершенствовало существующую систему и нашло своих сторонников среди ротаториологов. Морфофункциональный характер эволюции коловраток получил наиболее глубокое осмысление в исследованиях Л. А. Кутиковой [1—4]. В своих работах



a

Рис. 2. Макросистемы коловраток, отражающие прогрессивный характер эволюции коловраток.

a — одна из первых систем Бошана [по: 16], б — система Л. А. Кутиковой [2].



она убедительно показала, что филогения коловраток теснейшим образом связана со становлением и адаптациями их локомоторно-трофических систем, в которых коловращательному и челюстному аппаратам принадлежит определяющая, ключевая роль, проливающая свет на весь ход исторического развития группы. Как следствие этой точки зрения, особенности движения и ресничного метакронизма коловращательных аппаратов ротаторий приобрели исключительно высокую значимость таксономического ранжирования, превосходящую даже такие признаки анатомического строения, как моно- и дигононтность [2, 3] (рис. 2, б).

Анализ приведенных выше макросистем коловраток показывает, что несмотря на отдельные отличия, они имеют много общего и непосредственно в характере группировки, и в том, что ни одна из них не позволяет исключить глубоких внутренних противоречий анатомо-морфологического материала. Например, разобщение коловраток по признаку парности гонад выполняется в системах как Ремане [27], так и Бошана [17], а обособление среди моногононтных ротаторий групп с истинно- и ложнотрохусной ресничной короной одинаково свойственно системам Бошана [17] и Л. А. Кутиковой [2, 3]. Основные группировки коловраток на уровне отрядов во всех системах практически идентичны. Главные противоречия существующих классификаций заключаются не столько в характере конкретного группирования коловраток, сколько в различной трактовке направленности хода их филогенеза, а, следовательно, и неоднозначности определения исходных групп в системах. Понятно, что естественная классификация ротаторий может быть построена лишь как отражение их истинной эволюции. Таким образом, объективная реконструкция филогенеза коловраток полностью определяет и успех построения их естественной таксономической системы. Между тем, прежние попытки реконструировать филогенез данной группы на основе сравнительно-анатомического и морфологического анализа приводили к неоднозначным результатам даже таких выдающихся морфологов как Ремане и Бошан. Как уже отмечалось выше, Ремане [27] в своих сравнительных исследованиях основное значение отводил общему строению тела коловраток, мастаксу, внутренним системам органов. Напротив, Бошан [17] обращал особое внимание на особенности строения коловращательного аппарата. В обоих случаях исходными формами оказываются моно-

гононтные высокоспециализированные коловратки, не позволяющие найти разумное объяснение целому ряду анатомо-морфологических и морфофункциональных признаков строения этих червей, таких, например, как дигононтность, высокая специализация мастаксов и ресничных корон у «исходных» форм и др. Противоречивая картина складывается и в филогенетической системе, построенной на принципах ведущей роли локомоторно-трофической системы в эволюции всей группы, так как и в этом варианте филогенетической схемы приходится поступаться такими весомыми признаками морфологического различия, как парность или непарность гонад.

Какие же признаки позволяют однозначно реконструировать путь исторического развития коловраток и, следовательно, могут быть положены в основу классификации данной группы? Существующие в мировой ротаториологической литературе точки зрения не позволяют найти убедительного ответа. Так, Л. А. Кутикова [2, 3], развивая положения Найта-Джонеса и Бошана, считает, что такими признаками должны служить особенности строения и функционирования локомоторно-трофических систем. Другие исследователи, разочаровавшись найти в традиционном морфологическом анализе строения коловраток ключ к пониманию их эволюции, возлагают надежды на морфологию самцов [29, 30] или ультраструктурную организацию тканей [18].

Анализ предшествующих попыток реконструкции филогенеза методами морфологии показывает, что отсутствие однозначных результатов — следствие недостаточной полноты данных о строении и функционировании различных систем коловраток. Разработка специальных способов подготовки внутренних склеритных частей мастаксов для их исследования методами растровой электронной микроскопии [5, 14] позволила успешно применить классический морфологический и морфофункциональный анализ для изучения эволюции мастакса и получить серьезные аргументы, свидетельствующие о глубокой архаичности бделлоидных коловраток и их филогенетической близости к центру происхождения современных церкомерных сколецид [5, 8, 9]. В настоящее время стало известно тонкое строение чрезвычайно сложного склеритного комплекса челюстного аппарата у большого числа ротаторий, представляющих практически все известное разнообразие его морфофункциональных типов [6, 7, 9, 13]. Детальное изучение склеритов

мастакса позволило впервые обнаружить и описать многие неизвестные прежде детали их морфологии: пальматифидальные и хилярные пластинки, сателлиты, рамусные пластинки, трабекулы и кристу, ростеллум, склеровиллии, склеро- и сарциопилии, экстернальные и югальные швы ункуса, антериальные и постериальные швы манубрия, кардальные апофизы [9, 13]. Исследование тонкого строения склеритов мастакса позволило установить, что его так называемые дополнительные скелетные элементы, не позволяющие на уровне световой микроскопии проводить сквозную гомологизацию челюстных аппаратов ротаторий, — дериваты исходно полимерной склеритной системы. Последняя сохраняется в настоящее время лишь у *Bdelloida* [6, 9, 13]. Анализ тонкой морфологии склеритного комплекса челюстного аппарата привел к выводу, что сам мастакс проявляет себя как высокоавтономный, в рамках организма, блок — модуль, консервативно сохраняющий принципиальные черты своей морфофункциональной организации, но легко и разнообразно перестраивающий свои внутренние частные признаки. Иными словами, богатые возможности внутримодульной комбинаторики частных признаков, формирующих любой адаптивный вариант челюстного аппарата, оказываются своеобразным буфером, предохраняющим центральные принципы его организации от изменений на всем пути эволюционных трансформаций мастакса у коловраток. Исключительную важность, на наш взгляд, имеет тот факт, что ни одного случая эволюционного «новообразования» склеритов челюстной аппарат ротаторий не демонстрирует. Во всех случаях преобразования склеритной системы, часто поразительные по своим масштабам, базируются на дифференциации и разносторонней специализации уже существовавших элементов полимерного комплекса склеритов, подобного тому, который ныне обнаруживается у бделлоид [7, 9—11, 13]. Таким образом, склеритная система мастакса коловраток оказывается, подобно скелету позвоночных, не только уникальным материалом для объективной и однозначно трактуемой реконструкции филогенеза данной группы, но и очень удобной моделью для изучения закономерностей эволюционного морфогенеза, для оценки истинных «весов» признаков, связанных с преобразованиями половой, нервной, выделительной систем.

Тщательный анализ тонкой морфологии склеритного комплекса челюстного аппарата привел к выводу, что направления его адаптивных трансформаций надежно марки-

руются характером внутримодульных комбинаций частных признаков, в связи с чем именно это вскрытое свойство мастакса и, единственно оно, должно быть положено, с нашей точки зрения, в основу реконструкции филогенеза коловраток и построения их естественной макросистемы. Какие мотивы определяют данное решение, ведь оно внешне противоречит общепринятой в филогенетике беспозвоночных методологии, так называемой всесторонней оценки органоэволюционной, онтогенетической и проморфологической специфичности отдельных групп? Оправдан ли выбираемый нами прием «одномерной» реконструкции филогенеза коловраток по одной плеяде признаков — внутримастаксовой коррелятивной системе? Ответ на эти вопросы легко обнаруживается в анализе преимуществ и недостатков обеих методологий. Действительно, всесторонняя, «многомерная» оценка организации и онтогенеза исследуемой группы животных способна дать более полное понимание процесса их исторического развития, и это важное достоинство традиционного подхода филогенетики беспозвоночных. Напротив, сознательное ограничение анализа многоцветного спектра эволюции организмов лишь одной признаковой плеядой, сведение филогенеза животных к исторической трансформации одного их органа заведомо обедняет представление о процессе в целом.

Однако реальная ситуация, определяющая, в частности, и наш выбор способа реконструкции эволюции коловраток, намного сложнее. Явные преимущества всестороннего анализа организации и развития изучаемых беспозвоночных на практике недостижимы. Так, совместное рассмотрение разнонаправленных, гетерохронных процессов, происходящих в целом ряде разных систем органов, не только не проясняет, но непредсказуемо искажает выводы о сущности эволюции. Наряду с этими объективными искажениями и сам исследователь вынужден расставлять субъективные акценты, выбирая наиболее приоритетные на его взгляд признаки, что хорошо иллюстрируется и приведенными выше вариантами макросистем коловраток, в которых роль центральных признаков последовательно смещалась от дили или моногонотности к строению коловращательного аппарата, а затем к лео- или дексиоплектическому метакронизму ресничного биения и характеру движения ротаторий. Объективные и субъективные изменения, неминуемо возникающие при исторической реконструкции по комплексам признаков, принадлежащим к различным системам орга-

нов — причина неоднозначности и разнообразия построенных по этому принципу филогенетических схем.

При воссоздании эволюционного процесса по одной признаковой плеяде подобные осложнения минимальны. Так, даже потенциально возможные различия в скоростях эволюции мастакса, как сложного склеритного аппарата, и коловраток, как разносторонне адаптированных организмов, отразятся лишь на масштабах эволюционных дистанций и совершенно не затронут направленность или характер трансформаций. Ход эволюции в этом случае представляется не результирующей разнонаправленных и гетерохронных процессов, протекающих в различных системах органов, а единственной объективно и однозначно трактуемой эволюционной линией, пусть даже и не всегда синхронизированной по своим темпам с ходом общего филогенеза. Широко известный и популярный метод тройного параллелизма, т. е. сочетание результатов морфологического анализа, данных сравнительной эмбриологии и палеонтологии, для многих групп беспозвоночных, в том числе и коловраток, совершенно неприемлем из-за неполноты и разноречивости эмбриологических и полного отсутствия надежных палеонтологических данных. Таким образом, морфология, причем лишь одной признаковой системы — мастакса, оказывается единственным материалом для реконструкции эволюции коловраток с достаточно высокой детализацией событий. Склеритная система мастакса по надежности гомологизации своих элементов, сложности, многообразию внутренних перестроек и полноте сравнительного материала представляет редкую для беспозвоночных животных возможность избрать именно такую объективную методологию исторической реконструкции филогенеза коловраток и сделать ее основой для построения их естественной макросистемы.

Тонкое строение склеритных систем челюстного аппарата и направления их эволюции подробно рассматривались нами ранее [6, 8, 9, 11]. В ходе сравнительного изучения установлено, что основные процессы исторического преобразования мастакса связаны с олигомеризацией рядов ункусных метамер, раматизацией склеритной системы, заключающейся в субституции функций ункусов рамусами и межсклеритной интеграции. Все эти эволюционные тенденции, представленные множеством конкретных вариантов, сопровождают дислокацию челюстного аппарата к ротовому отверстию и поворот его оси в направлении, противополо-

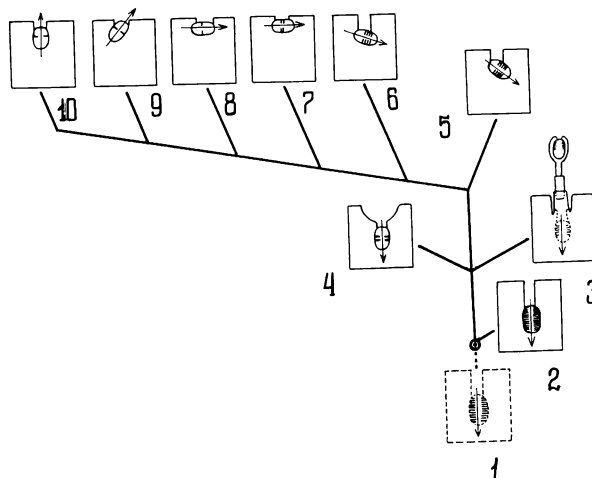


Рис. 3. Схема важнейших этапов эволюционных трансформаций мастакса коловраток.

1 — прототип, 2 — отр. Bdelloida, 3 — отр. Seisonida, 4 — отр. Paedotrochida, 5 — сем. Flosculariidae, 6 — сем. Proalidae, 7 — сем. Notommatidae, 8 — сем. Asplanchnidae, 9 — сем. Lindiidae, 10 — сем. Dicanophoridae.

Овал со стрелкой (ориентация рамусной оси) с черточками — метамерами (ункусы и степень их олигомеризации) соответствует мастаксу и его локализации в теле (квадрат) коловраток.

ложном исходному. Именно данные закономерности морфологической эволюции склеритного комплекса мастакса были положены в основу нашего варианта макросистемы коловраток. Уже первые оценки внутримастаксовой комбинативной изменчивости заставили внести серьезные коррективы в существующие представления на филогению и систематику ротаторий [9]. Дальнейшая работа в этом направлении и, в частности, изучение во многом загадочной группы коловраток рода *Seison*, дала возможность представить ход эволюции ротаторий в полном виде и завершить разработку их макросистемы.

В самых общих чертах историческое развитие коловраток берет свое начало среди специализированных плоских червей, лишенных ресничного покрова и имеющих на одной из фаз своего жизненного цикла полимерный склеритно-мышечный аппарат, включающий два ряда многочисленных

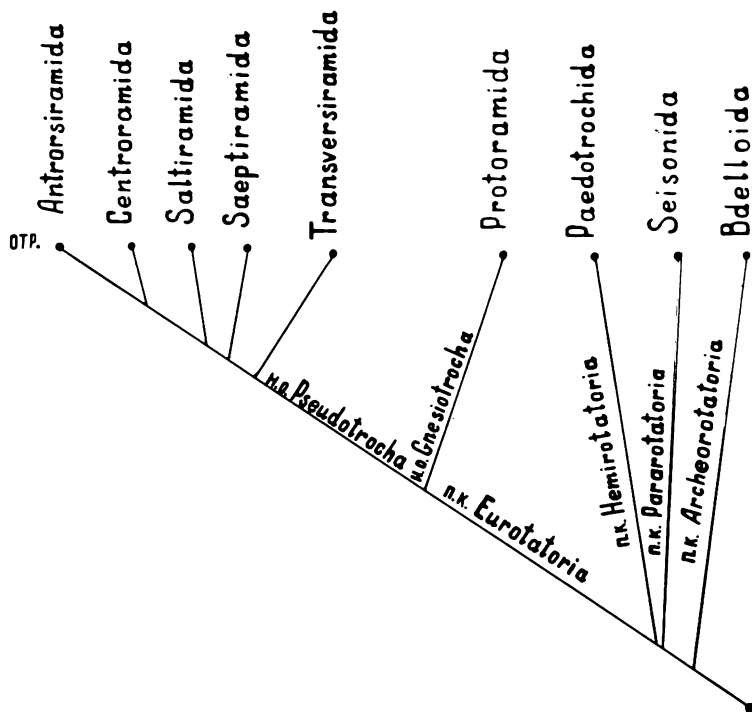


Рис. 4. Система филогенетических отношений отрядов коловраток, соответствующая основным эволюционным перестройкам мастакса.

крючьев — ункусов. Ориентация функций данного аппарата на выполнение трофических задач приводит к возникновению нового плана организации, в целом сходного со схемой строения наиболее архаичных из ныне существующих коловраток — бделлоид. Исходная удаленность мастакса от ротового отверстия, полимерность ункусов и их неспециализированность, сохраняющаяся у современных Bdelloida — признаки того прототипа, от которого начинаются и эволюционный морфогенез челюстного аппарата, и дивергенция всех основных групп коловраток (рис. 3). В сущности, мастакс бделлоид — «дробильный» комплекс, расположенный в глубине пищеварительного тракта. Настоящим челюстным аппаратом мастакс становится только

претерпев сложные эволюционно-морфологические трансформации, в ходе которых он, переориентируясь в глотке, выдвигается к ротовому отверстию. Такие аппараты уже способны своими склеритными частями захватывать пищевые объекты, их раскусывать, прокалывать или высасывать. Этот путь преобразования мастакса — магистральный, реализующийся в наиболее обширном и разнообразном по характеру адаптаций подклассе *Eurotatoria* [6, 9, 11, 13]. Исключение составляют две небольшие аберрантные группы коловраток, включающие отряды *Paedotrochida* и *Seisonida*. Для обоих таксонов характерны свои особые пути быстрой олигомеризации склеритного комплекса, его ранней специализации, происходящей на морфологической базе самых примитивных мастаксов бделлоидного типа.

Понятно, что эти три самостоятельные направления филогенеза ротаторий наряду с сохранившими архаичный облик бделлоидами — наиболее крупные естественные таксоны однозначного ранга, т. е. подклассы: *Archeorotatoria*, *Pararotatoria*, *Hemirotatoria* и *Eurotatoria*¹ (рис. 4). Первые три подкласса включают по одному отряду, соответственно *Vdelloida*, *Seisonida* и *Paedotrochida*. Представителей этих групп, исходно консервативных или аберрантных, отличает специфическая стереотипия строения и крайне малое, исключая бделлоид, видовое разнообразие. Напротив, коловратки, составляющие подкласс *Eurotatoria*, многообразны и в буквальном отделе. Однонаправленность процессов и их четко выраженная этапность позволяют использовать степень переориентации рамусов вместе с остальными признаками изменения склеритного комплекса мастакса для дифференциации естественных группировок подкласса *Eurotatoria*.

Главным, хотя и не единственным, признаком, указывающим на монофилию всего подкласса, служит интеграция ункусных метамеров в единый сложный склерит — пластинчатый ункус. Срастание многочисленных ункусных зубов (как правило более чем 10) в единую пластинку

¹ В данной работе вариант нашей системы приводится как иллюстрация эволюции взглядов исследователей на общий филогенез коловраток и методологию его реконструкции. Таксономические аспекты новой макросистемы отчасти уже рассматривались нами ранее [9] и в полном объеме будут даны в материалах III Всесоюзного симпозиума по коловраткам.

у представителей надотряда Gnesiotrocha обычно схватывает лишь группу специализированных метамеров. Геге, когда дифференциация ункусов незначительна, объединение распространяется на весь ряд многочисленных зубов [3, 9, 13]. Второй надотряд подкласса Eurotatoria составляют коловратки с небольшим числом (менее 10) ункусных метамеров, всегда полностью объединенных в сложный склерит-пластину, или, если ункусный зуб всегда один, то он сохраняет рудименты соединительной пластинки. По особенностям ориентации рамусов в глотке и строению склеритных комплексов мастакса псевдотрохида распадается на пять четко очерченных, естественных групп, соответствующих уровню отряда.

У Brachionidae s. e. положение главной оси мастакса (рамусов) почти поперечно продольному направлению буккальной трубки (отр. Transversiramida). Другую обособленную группу, включающую семейства Notommatidae (без рода Itura), Synchaetidae, Gastropodidae и Trichocercidae, характеризует также поперечная ориентация челюстного аппарата, но в отличие от трансверзирамид, их рамусы полностью перегораживают просвет глотки. Этот отряд коловраток — Saeptiramida.

Направленное к ротовому отверстию продольное положение рамусов Dicranophoridae и уникальная способность переориентации склеритного комплекса Asplanchnidae составляют специфические особенности двух самостоятельных отрядов: Antrorsiramida и Saltiramida. Наконец, необычайные черты организации мастакса у коловраток семейства Lindiidae, а именно, заметная редуцированность продольно располагающихся в глотке рамусов и сильная морфофункциональная развитость манубриев¹ заставляет обособливать линдиид в самостоятельный отряд Centroramida.

Таким образом, закономерности эволюционных преобразований склеритного комплекса мастакса, выявляющиеся при строгом морфологическом анализе, позволяют диффе-

¹ Кроме представителей сем. Lindiidae, преимущественное морфофункциональное развитие манубриев («манубризация» мастакса) характерно и для Seisonidae. Несомненный параллелизм эволюции, наблюдающийся в направлениях преобразований полимерных и олигомерных склеритных систем, указывает на высокое своеобразие и обособленность линдиид.

ренцировать все многообразие коловраток в естественной иерархической последовательности, соответствующей ходу филогенеза. Макросистема коловраток, возникающая как «отпечаток» истории развития единственного комплекса признаков — мастакса, оказывается простой и при всей своей новизне и необычности очень созвучной одновременно со всеми прежними вариантами систем. Во многом это их компромиссная комбинация. Действительно, в ней находят отражение и исходная дигононтность (*Bdelloida*, *Seisonida*), и ранняя аберрантность двух групп (*Seisonida*, *Paedotrochida*), альтернатива пальцев или присосок на ноге, и особенности жизненных циклов развития, и, наконец, дексио- и леоплектичность ресничного метакхронизма. Из этой же макросистемы следует, что, несмотря на чрезвычайную важность такого признака, как парность или непарность гонад, применение его в качестве филогенетического критерия недопустимо, так как принуждает объединять архаичную группу лишь с одной из равнозначных аберрантных групп, причем отделенных от бделлоид огромной эволюционной дистанцией.

Существенными преимуществами макросистемы, построенной на базе исторических преобразований мастакса, служат простота и надежность ее дифференциальных диагнозов, а также присущий ей высокий прогностический и критериальный потенциал, который уже сейчас используется как инструмент и в дальнейшей ревизии коловраток до уровня родов, и в разработке филогенеза специализированных сколецид [5]. Прогностичность, естественность группирования и непротиворечивость полученной макросистемы подтверждают плодотворность выбранной нами методологии филогенетической реконструкции по одной признаковой плеяде. Легко видеть, что самая надежная и убедительная система животных, созданная на позвоночных, своему несомненному успеху обязана той же методологии, при которой эволюция группы рассматривалась с точки зрения исторических преобразований скелетного комплекса (преимущественно краниального скелета). Однако при всех положительных результатах данный подход к филогенетической реконструкции осуществим лишь на основе морфологически сложных модульных систем, как правило отсутствующих или неизвестных у большинства беспозвоночных, что резко ограничивает применение данного метода.

Таким образом, взгляды на филогенез коловраток пре-

терпели свою собственную эволюцию, определяемую последовательным накоплением фактических материалов и совершенствованием методов исследования. Наиболее существенными факторами этой эволюции были сравнительные исследования морфологии и функционирования рзличных систем органов ротаторий. Проведение нового сравнительно-морфологического анализа, но на более тонком, электронно-микроскопическом уровне, давшем возможность объективнее оценивать строение органов и закономерности их эволюции, позволило устранить противоречивость эволюционных систем, созданных в период светооптических исследований коловраток. Реконструкция филогенеза ротаторий по склеритному комплексу мастакса привела не только к созданию компромиссного варианта системы, но прежде всего выявила многие рациональные идеи, воплощенные в системах прежних авторов, осуществив их гармоничный синтез.

Путь, пройденный исследователями коловраток от первого описания видового многообразия и выявления близкородственных группировок к осмыслению плана организации и филогении ротаторий, основанному на скрупулезном светооптическом анализе, продолжается и на новом уровне электронно-микроскопического изучения, но уже в обратном направлении. Он идет от нового сравнительного исследования тонкой морфологии органов и вскрытия генеральных линий идиоадаптивного процесса, характерного для всего класса, к описанию тонкого строения всего разнообразия представителей группы и распространению начатой ревизии системы на ее более низкие уровни — семейства, роды, виды. Современное состояние классификации коловраток позволяет оптимистично относиться к ее дальнейшему развитию и надеяться, что эпоха «каменного века», царящая по определению Костэ [21] в систематике ротаторий еще десять лет назад, завершается, уступая место широким перспективам новой таксономии, базирующейся на понимании сущности процессов исторического развития этого класса микроскопических животных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кутикова Л. А. Коловращательный аппарат, как ключевая структура в эволюции коловраток//Отчеты науч. сессии Зоол. ин-та АН СССР по итогам работ 1968 г. Л., 1969.
2. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л., 1970.

3. (Кутикова Л. А.) Kutikova L. A. Parallelism in evolution of rotifers//Hydrobiologia. 1983. Vol. 104.
4. Кутикова Л. А. Особенности диагностики таксонов у коловраток//Коловратки: Матер. 2. Всес. симп. по коловраткам. Л., 1985.
5. Маркевич Г. И. Ультраструктура хитиноидного вооружения корацидия *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781)// ДАН СССР, 1984. Т. 278. № 4.
6. Маркевич Г. И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Челюстной аппарат//Коловратки: Матер. 2 Всес. симп. по коловраткам. Л., 1985.
7. Маркевич Г. И. Ультратонкая морфология мастаксов коловраток. 1. Bdelloidae//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1985. № 68.
8. Маркевич Г. И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Локомоция и локомоторное поведение//Фауна и биология пресноводных организмов. Л., 1987.
9. Маркевич Г. И. Функциональная морфология челюстного аппарата коловраток: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1987.
10. Маркевич Г. И. Закономерности морфологической эволюции сложных склеритно-мышечных систем коловраток//Проблемы макроэволюции. М., 1988.
11. 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. 27.09.88, № 7151-Б 88.
12. Маркевич Г. И. Частотные характеристики ресничного биеения у коловраток и других беспозвоночных//Экология и морфология водных беспозвоночных/ИБВВ АН СССР. Борок, 1988. С. 137—203. Деп. в ВИНТИ. 27.09.88, № 7151-Б 88.
13. Маркевич Г. И. Морфология и принципиальная организация склеритной системы мастакса коловраток/Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л., 1989.
14. Маркевич Г. И., Коренева Е. А. К методике подготовки мастаксов коловраток для растровой электронной микроскопии//Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 10.
15. Bartoš E. Virnici-Rotatoria//Fauna CSR. Praha, 1959. S. 15.
16. Beauchamp P. Recherches sur les Rotiferes: les formations tegumentaires et l'appareil digestif//Arch. zool. exptl. et gen. 1909. Ser 4, N 10.
17. Beauchamp P. Classe des Rotiferes, Traite de Zoologie, Anatomie, Systematique, Biologie. Paris, 1965. Vol. 4, f. 3.
18. Clement P. Phylogenetic relationships of rotifers, as derived from photoreceptor morphology and other ultrastructural analyses//Hydrobiologia. 1980. Vol. 73.
19. Donner J. Ordnung Bdelloidae (Rotatoria, Rädertiere)//Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. Berlin, 1965. Bd 6.
20. Dujardin F. Histoire naturelle des zoophytes infusoires comprenant la physiologie et la maniere de les etudier a l'aide du microscope. Paris, 1984.
21. Dumont H. G. Workshop on taxonomy and biogeography//Hydrobiologia. 1980. Vog. 73.
22. Ehrenberg C. G. Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig, 1838.
23. Hudson C. T., Gosse P. H. The Rotifera or Wheel-Animalcules, both British and foreign. London, 1886.

23. Hudson C. T., Gosse P. H. The Rotifera or Wheel-Animacules, both British and foreign. London, 1886.
24. Hudson C. T., Gosse P. H. The Rotifera or Wheel-Animacules, both British and foreign. Suppt. London, 1889.
25. Knight-Jones E. W. Relations between Metachronism and the direction of ciliary beat in Metazoa//Quart. J. Microscop. Sci. 1954. Vol. 95, N 4.
26. Koste W. Rotatoria. Die Radertiere Mitteleuropas (uberordnung Monogononta). Berlin; Stuttgart, 1978.
27. Remane A. Rotatoria//Dr. H. G. Bronn's Klassen and Ordnungen d. Tierreichs. Leipzig, 1929—1933. Bd. 4, Abt. 2. Buch 1, Lief. 1—4.
28. Rudescu L. Rotatoria. Fauna republicii populare Romine//Trochelminthes. 1960. Vol. II, fasc. 11.
29. Sudzuki M. New Systematical. Approach to the Japanes Planktonic Rotatoria//Acta Hydrobiol., Hydrogr. et Protist. 1964. Vol. 23.
30. Sudzuki M. Classification based on the male//Arch. Hydrobiol. Bein. Exgebn. Limnol. 1977. H. 8.
31. Voigt M. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Berlin; Nikolasee. 1957. Bd. 1.
32. Wesenberg-Lund. Danmarks Rotifera. I//Vid. med. Dansk. naturhistor. foren. Kobenhavn, 1899.

УДК 595.132

О. И. СМОЛЯНКО, О. И. БЕЛОГУРОВ

(Дальневосточный Государственный университет)

Морфология и систематическое положение двух видов пелагонематид (Nematoda: Pelagonematidae) из дальневосточных морей

Описан *Pelagonema aspida* sp. n. с литорали Японского моря в районе г. Владивостока и переописан *Pelagonema subtilis* (Belogurova, 1978) Komb. n. с литорали Курильских островов. Последний вид перенсен в род *Pelagonema* из рода *Pontonema* (сем. Oncholaimidae).

Материал собран авторами в Уссурийском заливе (Японское море) в районе г. Владивостока в 1987 г. и совместной экспедицией Зоологического музея Дальневосточного университета и Института биологии моря ДВО АН СССР на о. Симушир в 1986 г. Нематод фиксировали 4%-ным формалином, изучали на глицериновых и глицерин-желати-

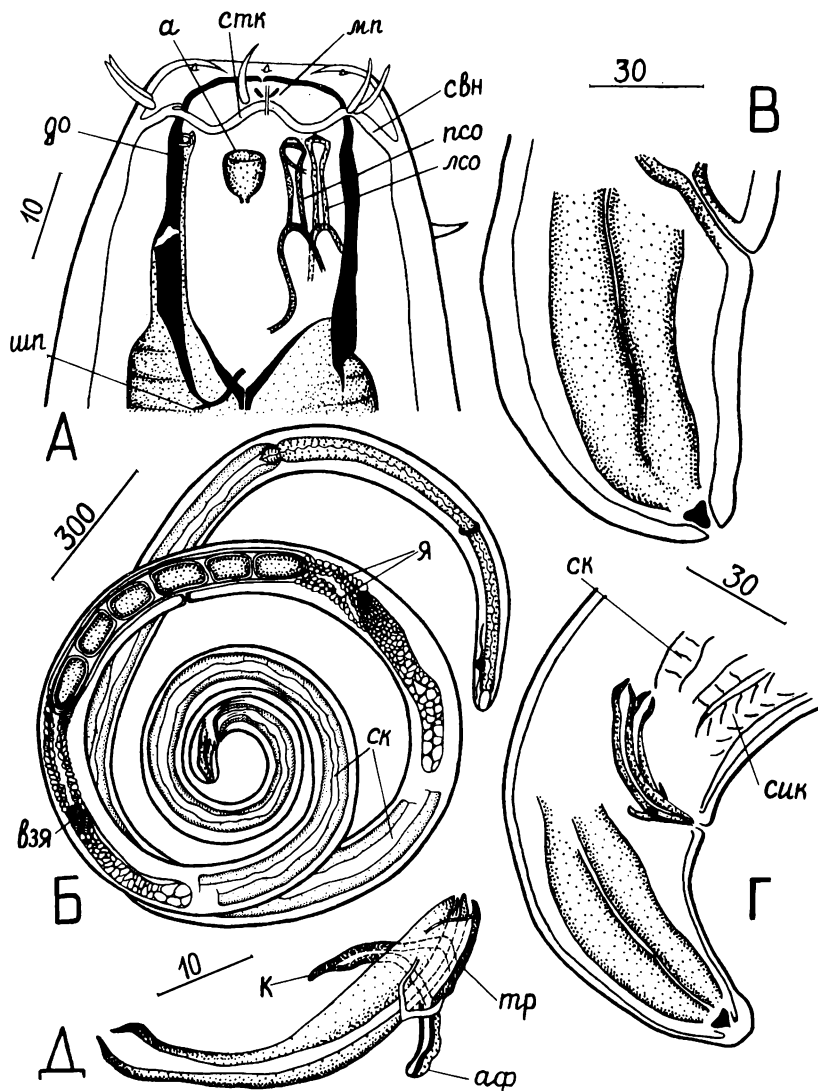


Рис. 1. *Pelagonema aspida* sp. n.

А—В — самка, Г—Д — самец;

А — головной конец, Б — общий вид, В, Г — хвост, Д — правая спикула с рульком; а — амфид, аф — апофиз, взя — вершина заднего яичника, до — дорзальный онх, к — клин, лсо — левый субвентральный онх, мп — маргинальная пластинка, пр — проток ренетты, псо — правый субвентральный онх, свн — свод эндокупола, сик — семенезвергательный канал, ск — средняя кишка, стк — стоматоидальное кольцо, рт — тело рульки, шп — шов пищевода, я — яичевод.

новых препаратах в световом микроскопе. Исследованные свободноживущие морские нематоды относятся к сем. Pelagonematidae (отр. Enoplida, подотр. Oncholaimina).

Описан *Pelagonema aspida* sp. n. и переописан *Pelagonema subtilis* (Belogurova, 1978) comb. n. Последний вид перенесен в род *Pelagonema* из рода *Pontonema* (сем. Oncholaimidae).

***Pelagonema aspida* Smolanko et Belogurov, sp. n.** (рис. 1).

М а т е р и а л. Голотип самка, препарат МН-6417, Японское море, Уссурийский залив, бухта Соболя (вблизи г. Владивостока); субстрат — обрастания валуна с преобладанием водоросли *Corallina* sp., нематоды обнаружены в основном в зооидах мшанок *Tricellaria* sp.; литораль, 13.11.87; хранится в коллекции кафедры зоологии ДВГУ. Паратипы: 2 самки и 3 самца из той же пробы, что и типовой экзemplар.

О п и с а н и е. Тело почти цилиндрическое, слабо суживающееся к концам. Кутикула гладкая. На уровне основания прорабдионов кутикула головного конца расщепляется, образуя эндокупол. Стоматоидальное кольцо волнистое, имеет 6 плавных возвышений и впадин в плоскости, перпендикулярной главной оси тела, с пищеводом не связано. Губных папилл 6, подходящие к ним нервы защищены маргинальными пластинками простой конфигурации. Головных щетинок 10. Имеется несколько субголовных щетинок в области задней половины стомы. На хвосте щетинок нет. Амфиды карманообразные, по форме напоминают бокал, лежат на уровне передней половины стомы, их размеры 7×5 ¹.

Ротовое отверстие терминальное, губы пленочные, видны плохо. Стома свободная, продольная дифференцировка стоматорабдионов на про-, мезо- и базорабдионы типичная для онхоляймин. Стоматоидальных швов нет. Вооружение представлено тремя онхами пелагонематоидного типа (поры пищеводных желез открываются терминально [1]). На вершине каждого онха имеется выступ-козырек. Длина онхов различается незначительно: в пределах 35.0—36.7. В отличие от онхов онхоляймид, имеющих мощные стенки и сильно выступающих в полость стомы, онхи пела-

© О. И. Смоляноко, О. И. Белогуров

¹ Здесь и далее размеры даны в микрометрах.

го-нематоидного типа тонкостенные, по всей длине слабо отдифференцированы от стомарабдионов.

По пищеводным «языкам» к трем секторам стомы, на внутренней стороне которых находятся онхи, подходят протоки пищеводных желез, открывающиеся в полости онхов через перфорации в стомарабдионах.

Экскреторная пора открывается у основания губ. Ампула ренетты имеет разную форму — от вытянутой до круглой — в зависимости от наполненности экскретом.

Спиннерета типичная для пелагонематид; все железы экскаудальные.

Самцы. $a=44.7-52.4$, $b=5.8-6.2$, $c=54.8-66.1$. Длина тела 3921—4240. Диаметры тела на уровне головных щетинок 27, конца пищевода 78, наибольший диаметр тела 81—95. Толщина кутикулы в области стомы и хвоста 4.5, в трофико-генитальном отделе тела 7.7. Длина пищевода 675—730. Диаметры пищевода на уровне конца стомы 26—33, своего основания 39—50. Длина стомы 45.5—46.1, ее наибольший диаметр 18.2—21.2. Длина онхов: левого субвентрального 35.5—37.1, правого субвентрального 35, дорзального 35.5. Длина головных, субголовных и шейных щетинок соответственно 9.5, 5.3, 4.2. Диаметр ампулы ренетты 16—22, ширина экскреторного канала 9.5. Расстояние от переднего конца тела до ампулы ренетты 69—75. Длина хвоста 64—72.

Спикул две, их длина по дуге 54—57. Головка хорошо выражена на вентральной стороне проксимального конца каждой спикулы. Вентральная стенка спикул в их дистальной половине расширена и истончена. Дистальный конец каждой спикулы плавно заострен. Рулек билатерально симметричный с апофизами и клином, его длина 21. Два незагнутых семенника, передний прямой, задний обращенный.

Самки $a=42.6-44.2$, $b=6.1-7.4$, $c=68.3-69.0$, $V=59\%$. Длина тела 4813—5969. Диаметры тела на уровне головных щетинок 32, конца пищевода 81. Толщина кутикулы в области стомы и хвоста 5.4, трофикогенитального отдела 9.5. Длина головных, субголовных и цервикальных щетинок соответственно 9.5—10.6, 4.2—5.3, 2.7—4.2. Стома $41.3-45.6 \times 23.3-24.4$. Длина левого субвентрального онха 36.7, правого субвентрального 35—36, дорзального 35.0—35.5. Длина пищевода 794—802, его диаметры на уровне основания стомы 28—35, кардинального расширения 36—46. Кардий 29×35 . Максимальный диаметр ампулы

ренетты 21, ширина экскреторного протока 9.5. Расстояние от переднего конца тела до ампулы ренетты 76—93. Длина хвоста 70—87.

Половая система дидельфная, яичники обращенные. Длина яичников: переднего 335, заднего 388—419; длина маток: передней 230—381, задней 260; длина всей половой трубки 1674—2146. Расположение ооцитов в яичниках многояйцное. Стенки яйцеводов «выстланы» клетками удлиненной и неправильной формы. В матках обнаружено от 1 до 6 яиц; размеры яиц: длина 95—122, ширина 53,54.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Как известно, онхи найдены пока у небольшого числа видов рода *Pelagonema*. Это *P. obtusicauda* [1], *P. subtilis* (см. ниже). От нематод обоих видов представители *P. aspida* sp. n. отличаются наличием выступов («козырьков») на вершинах онхов.

Pelagonema subtilis (Belogurova, 1978) comb. n. (рис. 2)

Синоним: *Pontonema subtilis* Belogurova, 1978.

М а т е р и а л: 4 зрелых самки; о. Симушир (Курильские о-ва), бухта Броутона; литораль; грунт — песок среди камней; август 1986 г.

Описание. Самки. $a=40.5-51.9$, $b=5.6-6.4$, $c=54.0-78.8$, $V=60-63\%$. Тело почти цилиндрическое, слабо суживающееся к головному концу и анусу, длина 4000—5600. Кутикула гладкая, ее толщина в области стомы и хвоста 1.9, в трофико-генитальном отделе 6.6. Свод эндокупола короткий 64. Стоматоидальное кольцо волнистое, имеет 6 плавных возвышений и впадин, с пищеводом не связано. Головных щетинок 10, их длина 7.6. В области задней половины стомы находятся редкие субголовные щетинки длиной до 4.3. Нервное кольцо в 373 от переднего конца тела. Амфиды 6.7×4.9 , лежат на уровне передней части мезорабдионов. Мarginальные пластинки 2.3×1.1 .

Губ 6, их разрезы достигают уровня стоматоидального кольца. Стома $23.8-24.8 \times 43.8-45.7$. Продольная дифференцировка стоматорабдионов на про-, мезо- и базорабдионы хорошо выражена. Стоматоидальных швов нет. Три неравных по длине пелагонематоидных онха. Соотношение их длин колеблется у разных экземпляров. Длина онхов: левого субвентрального 29.5—32.4, правого субвентрального 31.4—32.8, дорзального 30.9—33.3. Протоки пищеводных желез открываются на вершинах онхов. Пищевод дубинковидный, его длина 720—882. Диаметр пищевода позади стомы 27.5—34.3, на уровне своего основания 37.1—

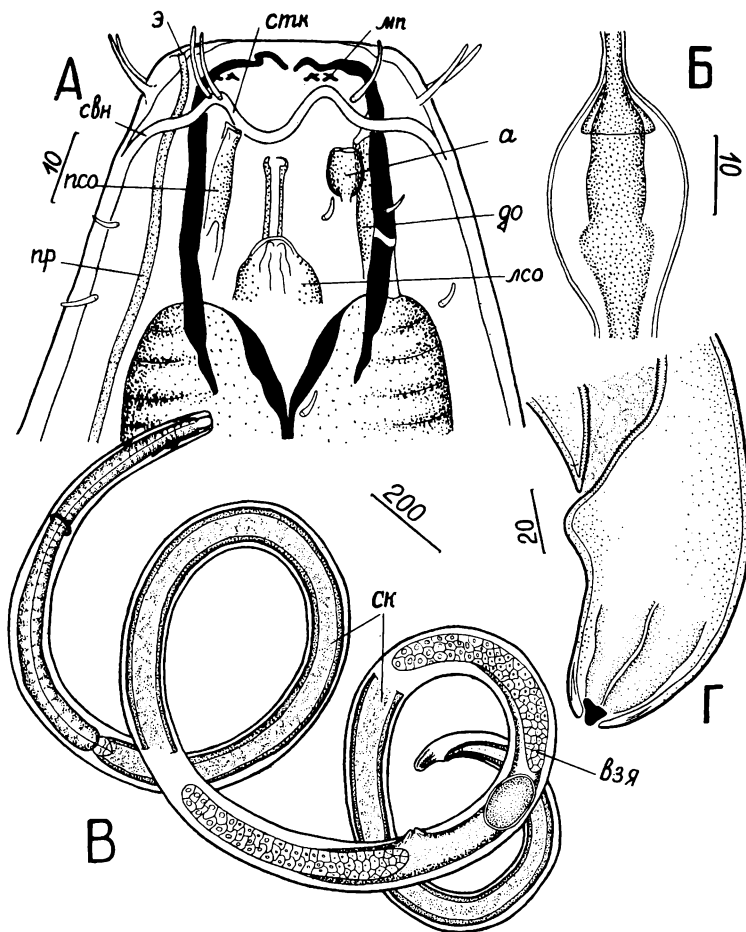


Рис. 2. *Pelagonema subtilis* (Belogurova, 1978) comb. n., самка:
 А — головной конец, Б — ампула ренетты, В — общий вид, Г — хвост; э — экскреторная
 пора.
 Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

45.7. Длина округло-вытянутого кардия 27.6—39.0. Экскреторная пора открывается у основания губ. Ампула рететты находится на расстоянии 89.3 от переднего конца тела, ее длина 26.7, диаметр 19. Передняя треть ампулы выстлана кутикулой. Хвост слабо конический, закругленный, его длина 65—81. Хвостовой конус и ретентор имеются.

Дидельфные, яичники обращенные. Длина переднего и заднего яичников соответственно 405—612, 387—575, передней и задней маток — 414—801 и 513—792. Ооциты в вершинах яичников располагаются в несколько рядов, ближе к основаниям — в два ряда. Число яиц от 1 до 5. Размеры яиц 72—90×126—180.

Систематическое положение. Обсуждаемый вид описан как *Pontonema subtilis* Л. С. Белогуровой [2]. В первоописании имеется рисунок головного конца, на котором в полости стомы изображены 3 слабых онха, по форме в целом напоминающие таковые онхоляймоидного типа с сильно вытянутыми вершинами. Ко времени описания вида еще не было работ, дающих представление о существовании онхов разных типов в пределах подотр. *Oncholaimina*. Кроме того, считалось, что семейство *Pelagonematidae* объединяет только нематод, не имеющих вооружения в стоме. Впоследствии было показано [1], что в роде *Pelagonema* есть виды, характеризующиеся наличием слабых онхов пелагонематоидного типа.

Настоящие экземпляры обладают онхами именно такого типа и, хотя на рисунке в первоописании их признаки не показаны, пересмотр типового материала позволил установить, что у *Pontonema subtilis*, описанного с Курильских островов, также пелагонематоидные онхи. Сходны наши и упомянутые типовые экземпляры по форме стомы, хвоста, по размерам основных органов, что позволяет отнести их к одному виду.

В связи с обнаружением у обсуждаемых нематод морфологических особенностей (конструкция эндокупола, стомы, спиральная скрученность тела), присущих представителям рода *Pelagonema*, мы считаем необходимым перенести «*Pontonema*» *subtilis* в сем. *Pelagonematidae* и, соответственно, в род *Pelagonema*.

1. Белогуров О. И. Таксономические и морфологические проблемы исследования семейства Pelagonematidae (Nematoda, Oncholaimida) // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 4.

2. Белогурова Л. С. Свободноживущие нематоды семейства Oncholaimidae (Nematoda, Euplida) л торали острова Итуруп. Животный и растительный мир шельфовых зон Курильских островов. М., 1978.

УДК 595.132

А. В. ЧЕСУНОВ

(Московский Государственный университет
им. М. В. Ломоносова)

Новые таксоны свободноживущих нематод семейства Hyalidae Chitwood, 1951 (Nematoda, Chromadoria, Monhysterida) из Белого моря

Описано 2 новых рода и 4 новых вида ксиалидных нематод: *Marisalbinema galtsovae* gen. n., sp. n.; *Perelzalia obscuramphis* gen. n., sp. n.; *Daptonema modestum* sp. n.; *Metadesmolaimus similis* sp. n.

В последние годы на Белом море идут интенсивные исследования экологии и фаунистики мейобентоса, в частности, свободноживущих нематод. Фауна нематод Белого моря оказалась весьма разнообразной — в ней нет видимых признаков обеднения или отрицательных черт, которые прослеживаются на других группах и, в частности, на макробентосе. В настоящем сообщении приводятся описания еще 4 новых для этого водоема и для науки форм. За сбор и предоставление материала я благодарю коллег-зоологов В. В. Гальцову и Т. А. Платонову (Сон-остров), А. Б. Цетлина и Е. Д. Краснову (Великая Салма), Н. М. Калякину и В. О. Мокиевского (Горло Белого моря). Кроме того, я признателен зоологу Г. Платту (N. M. Platt) Британского музея естественной истории (г. Лондон) за предоставление во временное пользование типовых серий нескольких видов *Metadesmolaimus* во время его поездки в Москву в 1986 г.

***Marisalbinema Tchesunov* gen. n.**

© А. В. Чесунов

Диагноз. Xyalidae крупной величины. Тело удлинненно-веретеновидное, сильно сужено к переднему концу. Кутикула с очень тонкой кольчатостью. Головной конец обособлен от тела слабым сужением позади головных щетинок. 10 недлинных головных щетинок в один круг. Вдоль тела тянутся редкие ряды очень маленьких соматических щетинок. Очень большой продольно-овальный амфид далеко отодвинут от переднего конца тела. Стома очень маленькая, но хорошо выраженная, свободная, с параллельными склеротизированными стенками. Пищевод мышечный, от стомы постепенно утоньшается назад, а к концу образует большое овальное бульбоидное расширение. Женская половая трубка слева от кишки. Спикеры короткие и прямые, слабо склеротизированы. Рулек отсутствует. Хвост состоит из проксимальной конической части и длинного тонкого флагеллюма.

Генеротип и единственный вид рода — *Marisalbinema galtsovae* sp. n.

Обсуждение. Новый род резко обособлен от других ксиалид. Хотя некоторые их характерных особенностей *Marisalbinema* имеют подобия в других родах, все же *Marisalbinema* не обнаруживает преимущественной близости ни с одним из таксонов Xyalidae.

У ксиалид есть тенденция к появлению добавочных щетинок, встраивающихся в головной круг в ходе постэмбрионального онтогенеза [3]. Однако это увеличение числа головных щетинок, в основном за счет появления дополнительных латеральных, характерно не для всех ксиалид — у некоторых, прежде всего у мелких форм, во взрослом состоянии сохраняется исходный набор из 10 (6+4) щетинок — *Amphimonhystrella*, *Echinotheristus*, *Elzalia*, *Filipjeva*, *Linhystera*, *Megalamphis*, *Mongolotheristus*, *Promonhystera*, *Prorhynchonema*, *Spiramphinema*). *Marisalbinema* относится к крупным представителям Xyalidae, однако ее головной конец непропорционально сужен, очевидно, в связи с этим в головном круге отсутствуют дополнительные головные щетинки.

Увеличенный продольно-овальный амфид также можно найти в других родах — *Ammotheristus*, *Amphimonhystera*, *Amphimonhystrella*, *Elzalia*. По этому признаку новый род наиболее похож на *Amphimonhystera*, где амфид самый крупный и вытянутый. Однако по всем остальным признакам *Marisalbinema* резко не совпадает с *Amphimonhystera*.

Свободная прямоугольная в плане или удлинненная

стома со склеротизированными стенками представляется производной от исходного варианта стомы ксиалид — пирамидальной, окруженной пищеводной манжетой. Ротовая полость *Marisalbinema* сходна с соответствующими образованиями у *Elzalia*, *Filipjeva*, *Gnomoxyala*, *Omicronema*, *Scaptrella*, *Sphaerotheristus*. Во всех этих родах свободная стома появилась, очевидно, независимо друг от друга.

Кардиальный бульбус вообще нехарактерен для ксиалид. Лишь у *Ammotheristus* слабомышечный пищевод на конце утолщен в железистый, а не мускульный, бульбус; слабое конечное вздутие пищевода есть также у *Gnomoxyala* и *Rhynchonema*. В тех группах нематод, где нет свойственного всем родам дифференцированного бульбуса, слабое утолщение заднего конца пищевода появляется преимущественно у самых мелких представителей (например, у *Monhysterella* из *Monhysteridae*). *Marisalbinema*, в отличие от трех родов, перечисленных выше, относится к крупным формам среди *Hyalidae*. Однако у *Marisalbinema* сильно сужен передний конец и, соответственно, передняя часть пищевода. Видимо, развитие мышечного бульбоидного утолщения на конце пищевода, означающее интенсификацию насосной работы пищевода, компенсирует уменьшение сечения внутреннего канала в начальной части пищевода. Подобную корреляцию сильно суженного головного конца с кардиальным бульбусом можно найти также в сем. *Encheliciidae* из отр. *Euplida*, для которого также в целом нехарактерен кардиальный бульбус.

Хвост с длинным жгутовидным окончанием встречается у *Hyalidae* нечасто и только в группах с утолщенным кончиком хвоста: у немногих представителей *Daptonema* и у *Linhystera*.

Прямые короткие спикулы свойственны *Gnomoxyala* и *Stylotheristus*. Однако у *Amphimonhystera* спикулы устроены более сложно и заметно отличаются от спикул двух названных родов.

***Marisalbinema galtsovae* Tchesunov sp. n.**

Рис. 1

Материал. Голотип — самка в глицерин-желатиновом препарате — Зоологический институт АН СССР, Ленинград.

Местонахождение. Белое море, Карельский берег, у побережья Сон-острова, глубина 70 м, 17 июля 1985 г.

Дополнительный материал: 2 самки и 1 самец, плохо различимые в старых глицерин-желатиновых препаратах. Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, губа Чула, глубина 28—40 м, 20 октября 1967 г.

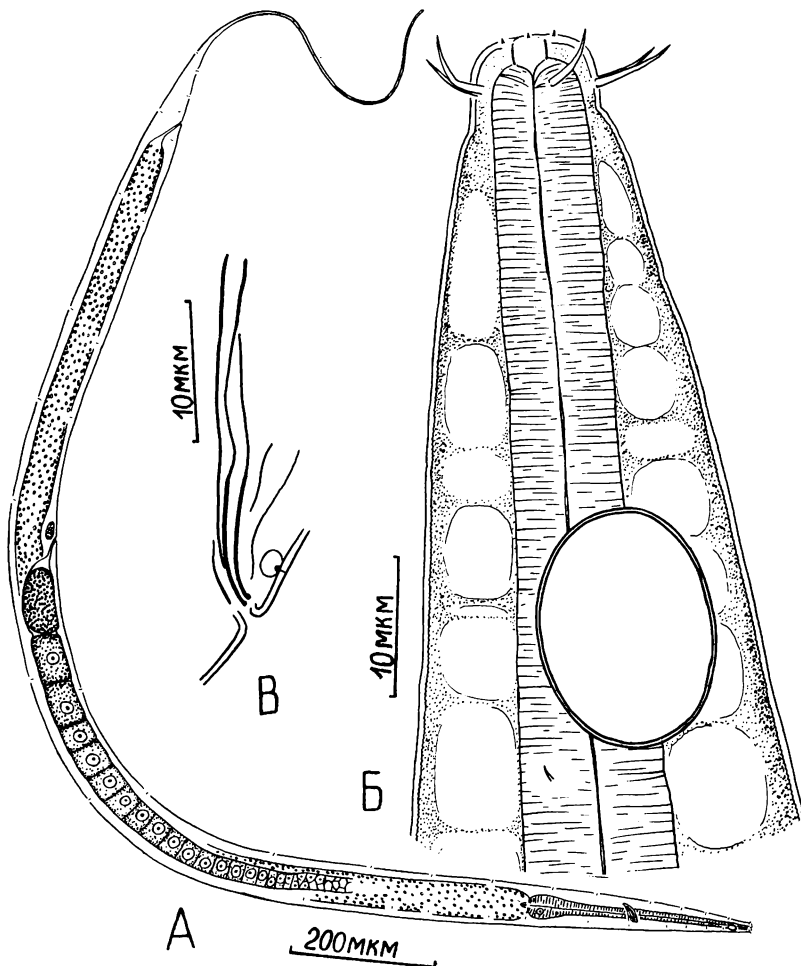


Рис. 1. *Marisalbinema galtsovae* gen. n., sp. n.
 А — общий вид самки (голотип), Б — головной конец самки (голотип), В — спикула самца.

Описание. Тело веретеновидное, сильно сужено к головному концу и слабо сужено к анусу. Длина тела самки 2405 мкм, $a=38.5$, $b=7.73$, $c=4.14$, $V=53.3\%$. Диаметр тела на уровне головных щетинок 8.3 мкм, нервного кольца 42.5 мкм, кардия 52.5 мкм, середины 62.5 мкм, ануса 35.0 мкм. Кутикула тонкая, с очень тонкой кольчатостью,

различимой лишь по отдельным участкам. Боковые поля не выражены. Голова очень маленькая, спереди округлая, сзади отделена от тела слабым, но явственным сужением.

Вокруг рта круг из крошечных губных папилл и далее назад круг из 10 недлинных головных щетинок, которые выглядят почти цельными или неясно 2—3-членистыми. Длина головных щетинок около 7.5 мкм. От головы до нервного кольца и далее назад по телу распределены более мелкие соматические щетинки, преимущественно сублатеральные. Очень большой продольно-овальный амфид с четким кутикулярным кантом далеко позади шейного сужения. Длина амфида 15.0 мкм, ширина 11.7 мкм, что составляет 54% соответствующего диаметра тела. Расстояние от переднего конца тела до амфида 28.0—30.0 мкм.

Стома крошечная, с короткими, слабо склеротизированными свободными рабдионами. Пищевод мышечный, спереди очень тонкий, далее к нервному концу и далее назад постепенно утолщается, а в задней части образует овальное расширение — мышечный прикардиальный бульбус четко различимым ядром в дорсальном секторе. Ширина пищевода на уровне амфида 8.3 мкм, нервного кольца — 14.5 мкм, бульбуса — 36.8 мкм. Маленький треугольный погруженный кардий. Кишка с четким просветом, кончается ректумом и анусом.

Длинный яичник слева от кишки. Каких-либо отдельных мешковидных спермаприемников не видно. Матка очевидно отделена от остальной части половой трубки сфинктером. Вагина косая, позади нее зернистое тело вульварной железы.

Спикулы короткие и прямые, слабо склеротизированные. Головки едва намечены. Внутри спикул проходят неправильные кутикулярные утолщения. Рулек не развит. Длина спикул 24.0—25.0 мкм. Непосредственно перед клоакой вентромедианный супплемент в виде тонкого протока в кутикуле.

Хвост состоит из проксимальной конической и дистальной нитевидной частей. Нитевидная часть (флагеллум) постепенно утоньчается к концу, не образуя терминального расширения. Длина хвоста в 15.9 раза превышает анальный диаметр, флагеллум составляет 77% общей длины хвоста.

Этимология. Родовое название означает «нематода Белого моря», видовое дано в честь В. В. Гальцовой, из коллекции которой описан новый вид.

Parelzalia Tchesunov gen. n.

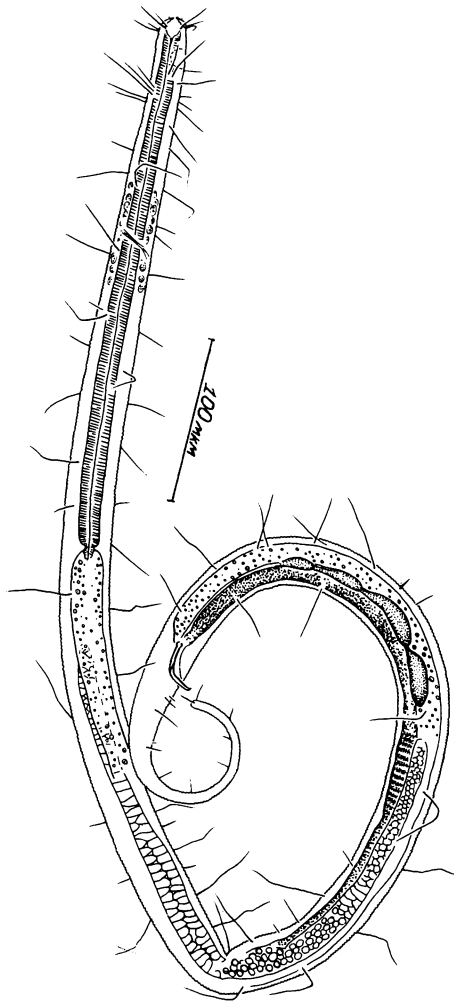


Рис. 2. *Parelzalia obscuramphis* gen. n., sp. n.:
общий вид самца (голотип).

Диагноз. Xyalidae. Тело цилиндрическое, удлиненное. Четко кольчатая кутикула. 6 коротких губных щетинок, 10 довольно длинных головных щетинок. По телу рассеяны многочисленные соматические щетинки, по длине сравнимые с диаметром тела. Амфид большой, округлый, без

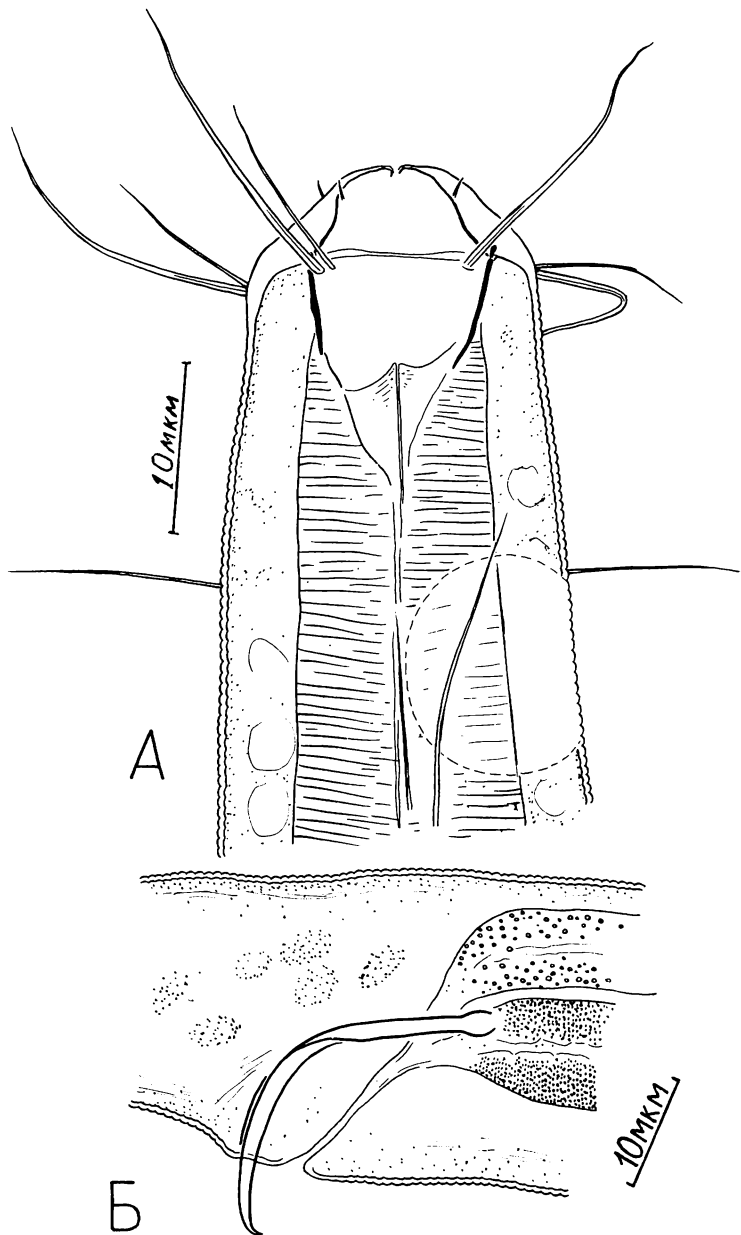


Рис. 3. *Parelzalia obscuramphis* gen. n., sp. n.:
самец (голотип).

А — головной конец, Б — копулятивный аппарат.

кутикулярного канта и потому с неясными контурами. Ротовая полость довольно обширная — эзофастома в виде усеченной пирамиды со свободными склеротизированными рибидионами. Передний семенник слева, задний справа от киш. и. Спиккулы недлинные, сильно изогнутые посередине, проксимально головчатые, дистально клювовидно загнутые. Грудок не развит. Хвост состоит из проксимальной конической и дистальной цилиндрической частей. Кончик хвоста очень незначительно расширен. Настоящих терминальных щетинок на кончике хвоста нет, есть только субтерминальные, не отличающиеся по длине от других хвостовых щетинок.

Генеротип и единственный вид рода — *Parelzalia obscuramphis* sp. n.

Обсуждение. *Parelzalia* отличается от очень похожего рода *Elzalia* цилиндрическим телом (вместо веретеновидного), короткими спиккулами практически без рулька и формой хвоста — у *Elzalia* дистальная цилиндрическая часть хвоста короче проксимальной конической, хвост кончается четким каплевидным расширением с настоящими терминальными щетинками.

***Parelzalia obscuramphis* Tchesunov sp. n.**

Рис. 2, 3.

Материал. 1 самец — голотип. Глицерин-желатиновый препарат, Зоологический институт АН СССР, Ленинград.

Местонахождение. Белое море, Карельский берег, у побережья Сон-острова, глубина 18 м, заиленный песок, 10 августа 1985 г.

Описание. Удлиненное цилиндрическое тело. Кутикула с четкой, хорошо заметной кольчатостью. Длина тела 1240 мкм, $a=38.4$, $b=3.83$, $c=6.45$. Диаметр тела на уровне головных щетинок 16.5 мкм, нервного кольца 28.9 мкм, кардия 31.5 мкм, середины 32.3 мкм, ануса 25.5 мкм.

Голова в виде усеченного конуса. Ротовое отверстие закрыто пленчатыми губами, у основания которых короткие головные щетинки, расположенные в один круг (6+4). В головном круге длина латеральных и субмедианных щетинок около 17 мкм, латеромедианные более тонкие и короткие — около 10—11 мкм. По телу 6 продольными рядами (дорсальным, вентральным и двумя латеромедианными с каждой стороны) расположены многочисленные тонкие и длинные соматические щетинки. В пищеводном отделе соматические щетинки расположены несколько гуще — здесь многие из них собраны в рыхлые пучки. В кишечном отделе преобладают одиночные соматические щетинки. В среднем

длина соматических щетинок до 35—45 мкм. Амфид позади стомы, довольно большой, округлый, без кутикулярного канта и потому крайне трудно различимый. Ширина амфида около 9.0—9.5 мкм, что составляет 48% соответствующего диаметра тела, расстояние от переднего конца головы до амфида 21.2 мкм.

Ротовая полость объемистая. Хейлостома в виде усеченного конуса с довольно тонкими стенками. Эзофастома в виде большой по объему неправильной усеченной пирамиды, ориентированной основанием вверх. Стенки эзофастомы — недлинные склеротизированные рабдионы, косо поставленные по отношению к продольной оси тела. В эзофастоме выделяются мощные эзофагеальные швы, различимы неясные выступы. Общая длина ротовой полости 17 мкм, максимальная ширина 11.9 мкм. Пищевод длинный, цилиндрический, мускулистый. Кардий окружен кишечным эпителием.

Передний семенник прямой, расположен слева от кишки; задний — справа от кишки, загнутый. Семявыводящий канал с едва намеченным разделением на участки. В его задней части последовательно располагаются тела эякулятивных желез — справа их 4, слева 3. Перед анусом едва различимый вентромедианный супплемент в виде тонкого канальца в кутикуле. Спикулы равные, тонкие, короткие, сильно изогнутые и перегнутые посередине. На проксимальном конце спикулы маленькая головка, дистальный конец заострен и отогнут латерально. Длина спикул 30.6 мкм по хорде. Рулек не развит. Хвост состоит из проксимальной конической и дистальной цилиндрической частей, плавно переходящих друг в друга. Терминальный кончик хвоста чуть-чуть расширен. Тела хвостовых желез не видны, но видны их протоки в цилиндрической части. Неясно, раздельно или вместе открываются хвостовые железы наружу. Настоящих терминальных щетинок на хвосте нет, есть только 2 недлинные дорсальные субтерминальные щетинки. Длина хвоста в 7.4 раза превосходит анальный диаметр, цилиндрическая часть составляет примерно 65% общей длины хвоста.

Этимология. Родовое название означает «похожий на *Elzalia*», видовое отражает неясную конфигурацию амфи-
***Daptonema modestum* Tchesunov sp. n.**

Рис. 4.

Материал. 1 самец (голотип). Глицериновый препарат в Зоологическом музее Московского государственного университета, Москва.

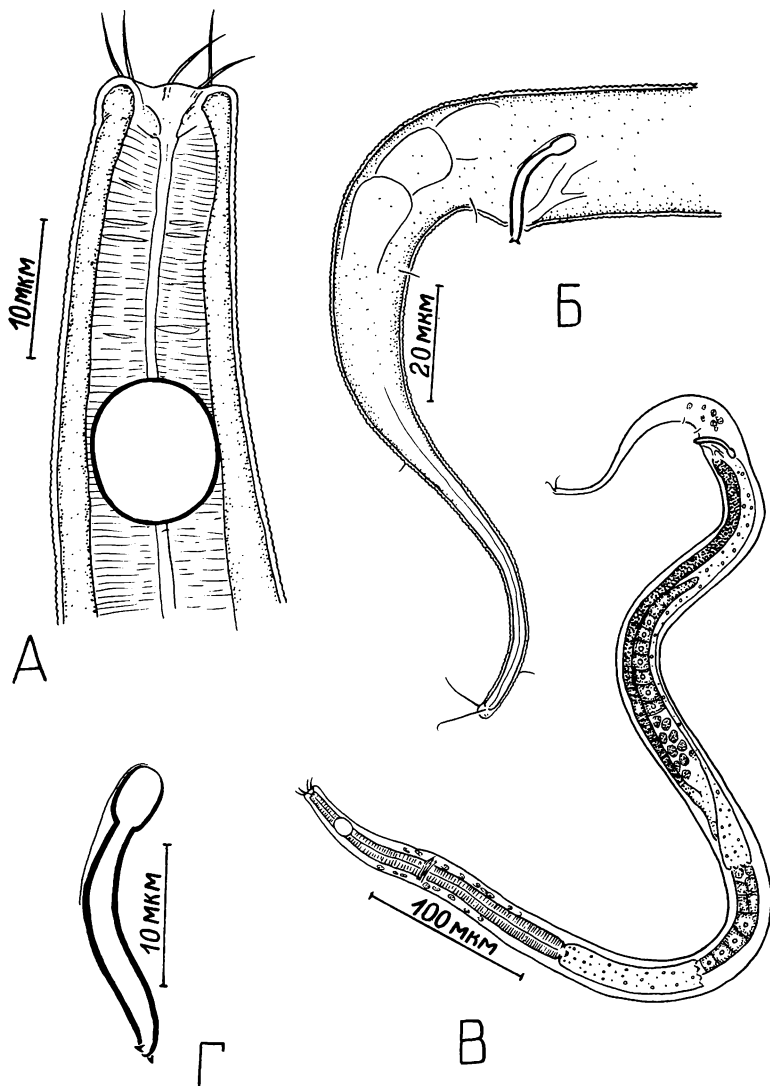


Рис. 4. *Daptonema modestum* sp. n.: самец (голотип).
 А — головной конец, Б — задний конец тела, В — общий вид, Г — спикула.

Местонахождение. Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, о. Касьян, ковшевидное углубление дна

у обрывистого берега, глубина 23—25 м, грунт — ил, 5 августа 1981 г.

Описание. Очень маленькая стройная нематода. Длина тела 726 мкм, $a=31.6$, $b=4.07$, $c=6.02$. Диаметр тела на уровне головных щетинок 9.9 мкм, нервного кольца 19.8 мкм, кардия 20.6 мкм, середины 23.0 мкм, ануса 18.5 мкм. Кутикула кольчатая, но кольчатость не везде хорошо видна. Латеральные поля в кутикуле не выражены.

Рот у голотипа несколько втянут внутрь. Вокруг рта расположены недлинные (5.0 мкм) головные щетинки, также втянутые внутрь. Число щетинок точно установить не удастся. Соматические щетинки не видны. Амфид большой, слабо продольно-овальный, довольно далеко отодвинут от переднего конца тела. Ширина амфида 9.1 мкм, что составляет примерно 63% соответствующего диаметра тела, расстояние от переднего конца тела до амфида 21.4—23.0 мкм.

Очертания стомы плохо различимы, поскольку она втянута. Очевидно, стома маленькая, типичная для даптонем. Пищевод слабо и равномерно расширяется назад. Маленький погруженный кардий.

Передний семенник слева от кишки, задний справа. Спикулы очень маленькие, короткие, но сильные, слегка дуговидно изогнутые. Дистальный кончик спикулы двузубый: один зубец субтерминальный, другой отогнут латерально. На проксимальном конце спикулы большая ложковидная головка. Никаких признаков рулька. Длина спикул 16.5—18.2 мкм. Хвост состоит из проксимальной конической и дистальной тонкой цилиндрической частей, связанных постепенным переходом. На конце хвоста 2 терминальные щетинки длиной 6.6—8.2 мкм. На конической части хвоста несколько очень тонких субвентральных щетинок. Хвостовые железы не видны. Длина хвоста в 5.3 раза превышает анальный диаметр.

Обсуждение. В пределах большого и очевидного гетерогенного рода *Deptonema* есть виды, в копулятивном аппарате которых полностью отсутствуют направляющие структуры. Ранее такие формы объединялись в подрод *Pseudotheristus* Wieser, 1956 рода *Theristus* [5], позднее подрод был повышен в ранге до самостоятельного рода [2].

В. М. Алексеев [1] предлагает восстановить подрод *Pseudotheristus* уже в составе рода *Daptonema*. Из видов подрода *Pseudotheristus* более или менее сравнимую с *Daptonema modestum* sp. n. форму спикул имеют *D. acrilabiatum* (De Coninck, Stekhoven, 1933), *D. elegans*

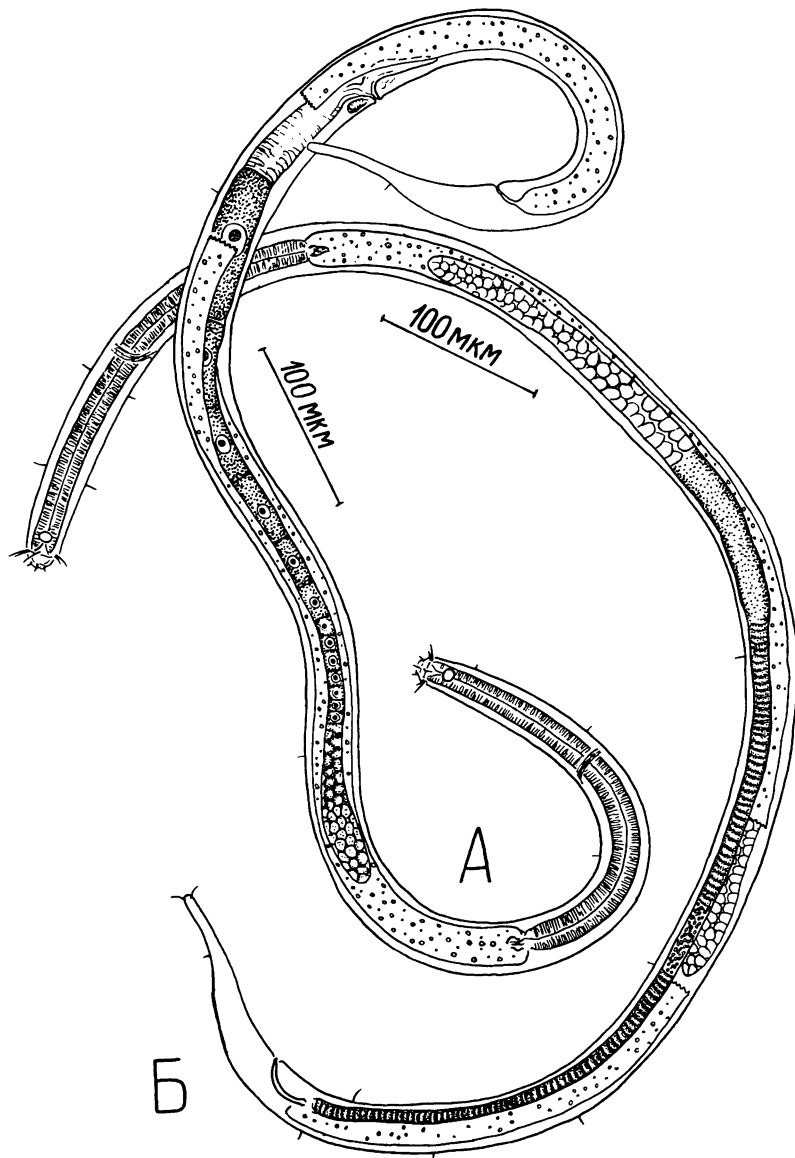


Рис. 5. *Metadesmolaimus similis* sp. n., общий вид.
А — самка (паратип), Б — самец (голотип).

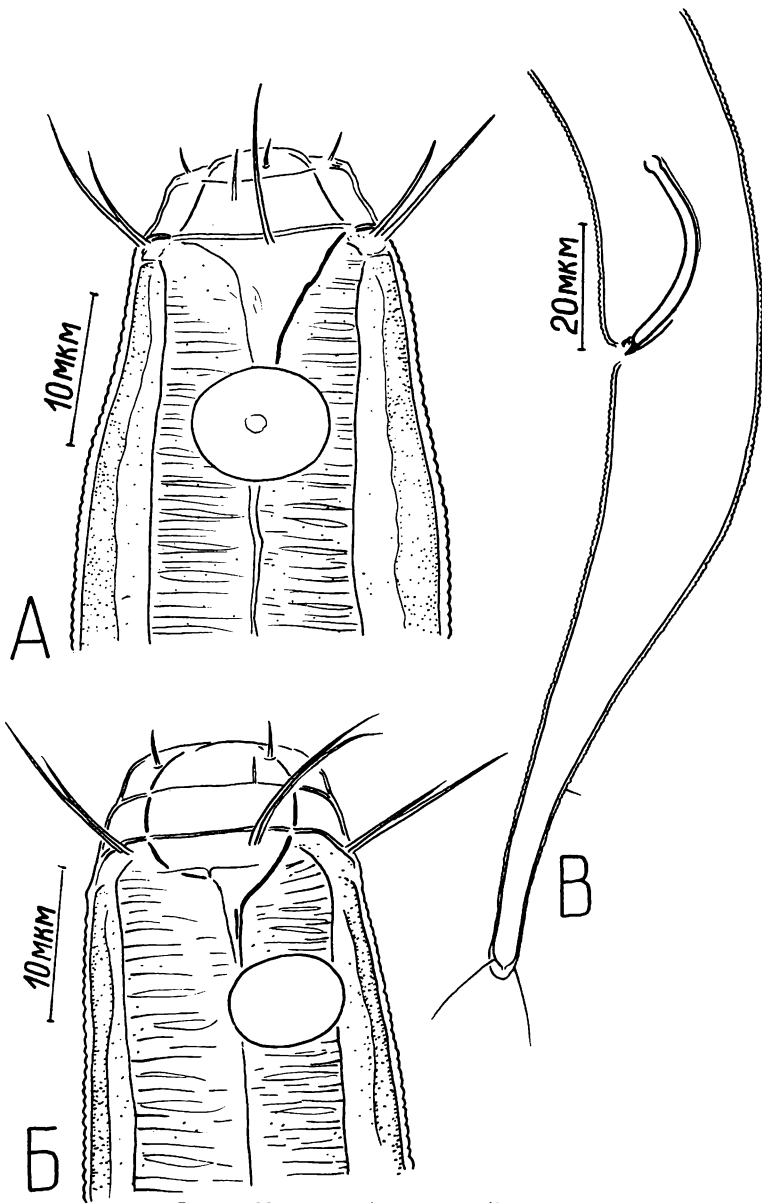


Рис. 6. *Metadesmolaimus similis* sp. n.

А — головной конец самки (паратип), Б и Б' — головной конец и задняя часть тела самца (голотип).

(Kries, 1929), *D. rusticum* (Kreis, 1929) и *D. spirum* (Gerlach, 1959). Очевидно, копулятивный аппарат нашего вида наиболее сходен с таковым. *D. acrilabiatum*, однако этот последний вид резко отличается большей длиной тела (1.27—1.78 мм) и размерами органов, а также относительно небольшими амфидами. Следующие 3 вида по размерам совпадают с *D. modestum* sp. n., а отличаются следующим: у *D. elegans* дистальный кончик спикеры двузубый, проксимальная головка не выражена; хвост очень длинный, нитевидный — его длина в 9 раз больше анального диаметра. Головные щетинки *D. rusticum* длиннее (13.0—18.2 мкм), а спикеры дистально двузубые, но с необособленными головками и более крупные (28.6 мкм). *D. spirum* по размерам головных щетинок, амфидов и спикер примерно совпадает с *D. modestum* sp. n., но спикеры *D. spirum* лишены дистальных зубчиков, а хвост необычайно длинный (индекс «с»=3.7).

Этимология. Видовой эпитет означает «скромный», «невидный».

***Metadesmolaimus similis* Tchesunov sp. n.**

Рис. 5, 6, 7, Б

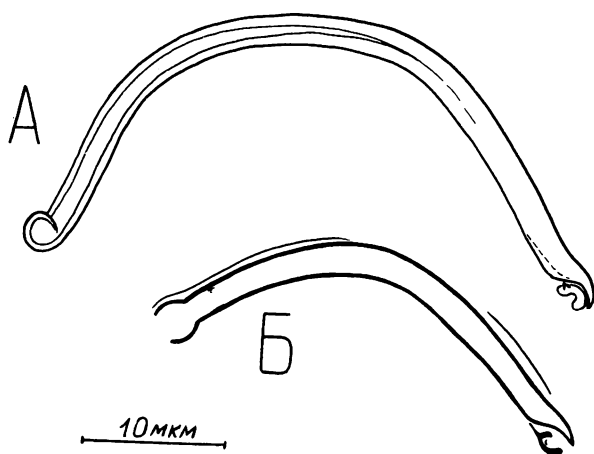


Рис. 7. Спикеры *Metadesmolaimus gaelicus*

(А — [по: 4]) и *M. similis* sp. n. (Б).

Материал. Типовые экземпляры в глицериновых препаратах: голотип (самец) и паратипы — 6 самцов и 6 самок.

Зоологический музей Московского государственного университета, Москва.

Местонахождение. Белое море, Кандалакшский залив, Карельский берег, северное побережье п-ва Киндо, Пробкина губа, глубина 10—15 м, грунт — слабо заиленный песок, 11 августа 1981 г.

Описание. Тело тонкое, удлинненное, почти цилиндрическое. Самцы: длина тела 1248—1390 мкм, $a=38.7-56.6$, $b=3.22-5.02$, $c=10.5-12.4$. Самки: длина тела 1212—1338 мкм, $a=40.5-45.6$, $b=4.12-5.05$, $c=10.4-13.2$, $V=70.0-73.6\%$. Кутикула кольчатая со слабым буроватым оттенком, латеральные поля не выражены. У самцов диаметр тела на уровне головных щетинок 14.8—16.5 мкм, нервного кольца 23.1—24.8 мкм, кардия 22.5—27.2 мкм, середины 23.2—34.6 мкм, ануса 21.0—25.0 мкм. Те же величины у самок, соответственно 13.2—16.5 мкм, 24.7—25.6 мкм, 25.6—26.4 мкм, 26.5—33.0 мкм, 22.3—28.0 мкм.

Губная область впереди от головных щетинок приподнята в виде усеченного конуса. Рот окружен 6 пленчатыми губами, у основания которых находятся короткие (2.5—3.0 мкм) губные щетинки. Головные щетинки довольно длинные. Всего их 10 или 12; у большинства экземпляров видна единственная латеральная щетинка, но у некоторых их, по-видимому, две. В латеромедианных парах более латеральная щетинка несколько короче. Длина головных щетинок у самцов до 11.5—14.5 мкм, у самок до 11.5—13.5 мкм. У некоторых экземпляров впереди и вентральное латеральной головной щетинки имеется еще одна щетинка в промежуточном положении между 1 и 2-м кругами головных сенсилл; она видна всегда менее четко, чем настоящие щетинки головного конца. Далее назад по всему телу рассеяны редкие и короткие (меньше головных) соматические щетинки. Более плотно эти щетинки размещены в преневральном отделе. Амфид позади уровня стомы слабо поперечно овальный, с четким склеротизированным ободом, без спиральной или концентрической исчерченности. У самцов ширина амфида 6.6—7.4 мкм, что составляет 34—37% диаметра тела на его уровне, расстояние от переднего конца головы до амфида 13.2—16.5 мкм. Те же величины у самок, соответственно 6.6—6.6 мкм, 32—38%, 12.4—16.5 мкм.

Ротовая полость неправильно-коническая, тонкостенная. В стоме тонкое неясное эзофагеальное кольцо, спереди от него еще два ровных или слабо волнистых стоматоидальных кольца, соответствующие двум последовательным «рас-

щеплениям кутикулы». Пищевод равномерной толщины, очень слабо расширяется спереди назад.

Женская половая трубка в передней половине слева от кишки, в задней справа от кишки или под кишкой. Матка с небольшим поствulварным мешком. Впереди и сзади от женского полового отверстия vulварные железы. Обычно в матке одно длинное яйцо размером, примерно, 100×20 мкм. Передний семенник слева от кишки, задний справа. Эякуляторных желез не видно. Спикулы короткие, дуговидные, с маленькими головками и клювовидными дистальными кончиками. Рулек не развит: есть слабое тонкое влагалище в дистальной части спикулы и неясные склеротизированные структуры у клювовидного конца. Длина спикул 27.0—32.2 мкм, что в 1.20—1.44 раза превышает анальный диаметр.

Длина хвоста у самцов в 4.0—4.8 раза превышает анальный диаметр у самок — в 3.9—5.2 раза. Хвост состоит из проксимальной конической и дистальной цилиндрической частей, очень неясно отделенных друг от друга. Хвостовые железы не видны. На слабо утолщенном кончике хвоста 1 или 2 длинные терминальные щетинки. На хвосте есть и более короткие редкие щетинки, вентральные и дорсальные.

Обсуждение. Диагностирование *M. similis* sp. n. представляет собой достаточно любопытный случай. При идентификации этой формы по картиночному ключу Платта [4] можно быстро прийти к *M. gaelicus* Platt, 1983. Действительно, беломорский *M. similis* sp. n. очень похож на *M. gaelicus* с побережья Ирландии и совпадает с ним по большинству измерений. Сличение описаний и исследование типовой серии *M. gaelicus* выявило только одно заметное различие *M. similis* sp. n. от *M. gaelicus*: спикулы второго вида длиннее, по хорде 34—40 мкм против 27—32.2 мкм, и более круто изогнуты (рис. 7, А), отчего разница в длине спикул по дуге еще более значительна. Может возникнуть сомнение в том, достаточно ли этого различия для обоснования нового вида. Конечно, пределы индивидуальной и особенно географической (и биотопической) изменчивости известны у морских нематод плохо; не исключено, например, что ирландский *M. gaelicus* и беломорский *M. similis* sp. n. представляют варианты географической клины с неизвестными еще переходными популяциями между ними. Выделяя новый вид, я не принимаю этого допущения (по принципу экономии мышления), а руководствуюсь, во-первых, тем, что между двумя сериями нет переходных форм и тем самым

они хорошо различаются, и во-вторых, желанием зафиксировать и подчеркнуть имеющееся природное разнообразие.

Этимология. Видовое название означает «похожий»: подразумевается сходство с *M. gaelicus*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев В. М. *Daptonema universum* sp. n. и замечания о статусе подрода *Pseudotheristus* (Nematoda, Xyalidae) // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 9.

2. Chitwood B. G., Murphy D. G. Observations on two marine monhysterids — their classification, cultivation and behavior // Trans. Amer. Microscop. Soc. 1964. Vol. 83, N 3.

3. Lorenzen S. The system of the Monhysteroidea (Nematodes) — a new approach // Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Ökol. und Geogr. Tiere. 1978. Bd 105, N 4.

4. Platt H. M. New species of *Metadesmolaimus* and *Stephanolaimus* (Nematoda: Chromadoria) from Northern Ireland with reviews of the genera // Zool. J. Linn. Soc. 1983. Vol. 78.

5. Wieser W. Free-living marine nematodes. III. Axonolaimoidea and Monhysteroidea // Acta univ. Lund. (N. F. 2). 1956. Vol. 52. N 13.

УДК 595.132:591.4 (262.5)

Н. Г. СЕРГЕЕВА

(Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского АН УССР)

Морфологическая изменчивость *Terschellingia longicauda* de Man, 1907 (Nematoda, Monhysterida) в Черном море

Приведены результаты анализа изменчивости популяций *Terschellingia longicauda* по 15 признакам. Популяция представлена на 33% особями с четко выраженными морфологическими отклонениями по количеству амфидов, их компоновке и локализации.

В настоящее время в условиях все возрастающего многокомпонентного антропогенного воздействия на биоту происходят крупные экологические изменения. Эффект его нега-

тивного влияния проявляется в нарушении структуры сообществ, исчезновении видов, появлении различного рода генетических мутаций.

Антропогенная нагрузка на экосистему Черного моря неизменно усиливается. Многолетние исследования хромосомного мутагенеза у массовых видов гидробионтов Черного моря [14] показали возрастание количества хромосомных мутаций организмов в тех районах, где отмечается повышенная концентрация таких мутагенов, как ксенобиотики, ртуть и ПХБ. В последние годы в Черном море в популяциях *Aurelia aurita* обнаружено резкое увеличение количества особей с симметрией, отличающейся от нормальной четырехлучевой [7].

В 1978 г. в Придунайском районе моря впервые были обнаружены аномальные особи *Nereis succinea*, у которых отсутствовала V группа парагнат. В 1982—1983 гг. такие особи встречались уже на всей акватории междуречий, причем их количество в пробах колебалось от 10 до 100% общего числа нереев [9].

В течение многолетних исследований мейобентоса Черного моря, в том числе нематод, никаких морфологических отклонений в организмах отмечено не было. Литература по тератологии свободноживущих нематод в других морях невелика, но она отражает разнообразие возможных отклонений от нормы. Большая часть зарегистрированных аномалий касается половой системы (гинандроморфизм, гермафродитизм, увеличение или уменьшение числа половых трубок, бивульварность и прочие) [1, 2, 8, 11, 12, 15, 26].

В двух работах отмечается четырехамфидность нематод. У представителя рода *Pseudochromadora* на головном конце описаны 4 больших хитинизированных круга. Два из них, латеральные, принимались за амфиды, два медиальных — за нечто иное [19]. У *Achromadora terricola* de Man присутствовали две пары полноценных спиральных амфидов, одна под другой [13]. Все перечисленные факты аномального строения нематод единичны.

В августе 1988 г. при изучении мейобентоса в районе болгарского шельфа в одной из популяций нематод нами зарегистрированы особи с четко выраженными морфологическими отклонениями. Отклонения от нормы затрагивают важную таксономическую структуру — боковой орган, или амфид.

Описываемая популяция *Terschellingia longicaudata* зарегистрирована на глубине 77 м в биотопе алевритового

ила с примесью ракуши фазелии. Верхний окисленный слой донного осадка (0.5—0.8 мм) бурого цвета, консистенции густой сметаны. Ниже (до 3 см) располагался слой серо-бурого ила, более плотного, чем пластичного. Глубже 3—5 см темно-серый ил с черными пятнами и полосами (восстановленные осадки) сменялся черным плотным илом с отчетливым запахом сероводорода. На поверхности осадка многочисленные тонкие следы и трубки червей. *T. longicauda* населяла два верхних слоя.

Фауна нематод включала 42 вида, одним из доминирующих была *T. longicauda*. В 50 г донного осадка этот вид насчитывал 45 экз. Аномальные особи составляли 33% всей популяции (табл. 1).

Таблица 1

Количество особей *T. longicauda* с двумя и большим числом амфидов, экз.

Количество амфидов	Самцы	Самки	Неполовозрелые особи	Всего, %
2	5	10	15	67
3	2	3	1	13
4	1	2	2	11
5	3	0	1	9

Аномальность заключается в количестве, компановке и локализации амфидов, отличающихся от нормы. При рассмотрении вариаций аномального строения амфидов возникла необходимость исследовать морфологическую изменчивость основных пластических признаков вида в природной популяции. У 39 экз. была изучена морфологическая изменчивость по 15 признакам, используемым при идентификации нематод. Результаты измерений статистически обработаны и представлены в виде таблиц с элементарными статистическими показателями.

Морфологическая изменчивость *T. longicauda* в пределах популяции

В целом нематоды морфологически очень изменчивы. Изучение свободноживущих водных червей показало, что особи одного вида из разных популяций по ряду признаков могут существенно различаться между собой [3, 4, 16, 20]. Наиболее вариабельны абсолютные размеры тела.

Анализ изменчивости черноморского вида проведен отдельно для самок и самцов, а также неполовозрелых особей (табл. 2—7). Не располагая большими выборками, тем не менее можно видеть, что у нормальных самцов слабо варьирует абсолютная величина амфида и отношение его диаметра к соответствующей ширине головы. Для самцов с двумя и большим количеством амфидов характерна небольшая вариабельность относительных показателей «в» и «Sp: Ап» (табл. 2, 3).

Таблица 2

Морфологическая характеристика самцов *T. longicaudata* с двумя амфидами

N	„a“	„b“	„с“	L	Am	S	Am:C	Ph	l:C	Sp	Sp:Am	Ac	Ca:Am	Ca
1	38.9	13.3	2.5	900	5.6	9.4	0.5	65.6	0.5	26.3	1.4	11.3	19.0	5.3
2	33.5	13.2	3.1	940	5.6	9.4	0.5	71.0	0.3	28.1	1.4	9.4	15.0	4.5
3	47.2	12.5	3.2	1200	5.6	11.3	0.5	92.0	0.4	—	—	—	19.5	5.5
4	29.8	11.1	4.8	1600	7.5	4.0	0.4	141.0	0.3	41.0	1.2	17.0	9.7	3.4
X	37.35	12.53	3.4	1160	6.08	8.53	0.48	92.4	0.38	31.8	1.33	12.57	15.8	3.4
σ^{n-1}	7.56	1.01	0.98	322.1	0.95	3.15	0.05	34.34	0.10	8.02	0.12	4.0	4.5	0.95
$\alpha, \%$	20.20	8.10	28.9	27.8	15.6	36.9	10.5	37.20	25.50	25.20	8.70	31.0	28.7	20.40

Примечание. Здесь и в табл. 3—7: N — промеренные особи и их показатели, «a» — отношение длины тела к максимальной ширине, «b» — отношение длины тела к длине пищевода, «с» — отношение длины тела к длине хвоста, L — абсолютная длина тела, Am — диаметр амфида, S — расстояние от переднего края головы до амфида, Am:C — отношение диаметра амфида к соответствующему диаметру головы, Ph — длина пищевода, l:C — отношение длины головных щетинок головному диаметру, Sp — длина спикул, Sp:Am — отношение длины спикул к анальному диаметру, Ac — длина рулька, Ca:Am — отношение длины хвоста к анальному диаметру, Ca — отношение нитевидной части хвоста к конической. Все абсолютные размеры даны в мкм.

Таблица 3

Морфологическая характеристика самцов *T. longicaudata* с 3—5 амфидами

N	n	„a“	„b“	„с“	L	Ph	l:C	Sp	Sp:Am	Ac	Ca:Am	Ca
1	3	2650	11.40	4.50	1100	95.60	xx	37.50	1.20	19.00	7.65	2.30
2	3	33.60	11.20	3.90	1300	112.60	xx	30.00	1.45	13.00	15.60	3.30
3	4	30.70	11.90	4.00	1400	116.30	0.2	39.00	0.95	15.00	8.40	3.10
4	5	30.70	12.30	3.65	1270	103.00	—	37.50	1.30	7.00	12.30	4.30
5	5	44.6	15.74	3.20	1500	95.6	—	39.4	1.20	17.00	14.80	6.20
6	5	41.30	13.20	3.90	1200	94.0	0.3	37.5	1.30	24.00	10.60	3.30
X		34.57	12.62	3.86	1295	102.83	—	36.82	1.23	15.90	11.56	3.75
σ^{n-1}		6.96	1.69	0.43	141.95	9.57	—	3.44	0.17	5.86	3.27	1.36
L, %		20.10	13.30	11.10	11.00	9.30	—	9.40	13.50	36.80	28.30	20.20

Здесь и в табл. 5, 7: n — число амфидов.

Таблица 4

Морфологическая характеристика самок *T. longicaudata* с двумя амфидами

N	«a»	«b»	«с»	L	Am	S	Am:C	Ph	l:C	V	Ca:An	Ca
1	18.90	7.60	3.90	800	5.60	2.00	0.40	106.00	0.30	44.50	7.30	1.20
2	20.80	9.00	4.00	700	5.60	2.00	0.70	99.40	0.50	44.50	10.10	3.30
3	24.00	7.50	3.60	950	5.60	2.00	0.50	125.60	0.30	42.10	10.80	3.70
4	38.30	11.80	4.80	1200	7.50	2.00	0.50	103.00	0.30	46.10	10.40	2.40
5	30.80	10.50	4.30	800	5.60	9.40	0.60	77.00	0.60	42.00	10.00	1.50
6	40.30	11.50	3.90	1210	5.60	4.00	0.40	105.00	0.50	xx	11.60	3.10
7	44.50	13.90	2.70	1250	5.60	11.00	0.50	90.00	0.75	49.90	22.30	4.60
8	24.20	12.60	4.60	1720	7.50	4.00	0.40	137.00	—	45.50	11.10	3.30
\bar{x}	31.34	10.55	3.98	1078.75	6.08	4.55	0.50	105.49	0.46	44.94	11.70	2.89
σ^{n-1}	9.70	2.34	0.65	335.49	0.88	3.62	0.11	18.88	0.17	2.69	4.47	1.13
L, %	31.00	22.20	16.30	31.10	14.50	79.60	21.40	17.90	37.70	6.00	38.20	39.20

Пр и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 5: V — отношение участка тела от переднего конца до вульвы к общей длине особи.

Таблица 5

Морфологическая характеристика самок *T. longicaudata* с 3—4 амфидами

N	n	„a“	„b“	„с“	L	Ph	l:C	V	Ca:An	Ca
1	3	30.50	12.20	3.50	1300	103.00	0.2	53.00	11.20	4.00
2	3	33.40	9.50	4.10	940	99.40	—	42.50	12.30	2.10
3	4	30.60	14.50	4.60	2100	142.50	—	37.70	11.00	5.10
4	3	24.00	7.50	3.60	950	125.60	0.30	42.10	10.80	3.70
5	4	24.20	12.60	4.60	1720	137.00	—	45.50	11.10	3.30
\bar{x}		28.54	11.26	4.80	1402	121.5	—	44.16	11.30	3.64
σ^{n-1}		4.22	2.76	0.53	504.10	19.50	—	6.67	0.67	1.09
L, %		14.80	24.50	12.90	36.00	16.10	—	12.80	5.90	29.90

Морфологическая характеристика неполовозрелых особей *T. longicaudata* с двумя амфидами

N	„a“	„b“	„с“	L	Am	S	Am:C	Ph	l:C	Ca:An	Ca
1	26.50	8.00	3.70	900	5.60	2.00	0.60	112.50	0.40	12.80	2.70
2	26.50	9.40	3.80	840	5.20	5.60	0.40	90.00	0.50	10.00	3.80
3	27.80	10.70	3.70	1000	7.50	2.00	0.50	97.50	0.40	8.40	2.90
4	23.10	8.20	3.30	700	7.00	2.00	0.40	90.00	0.20	9.80	2.90
5	18.70	6.10	2.20	600	5.60	2.00	0.40	97.50	0.13	11.20	3.60
6	23.90	7.20	4.10	800	5.60	2.00	0.50	112.50	xx	8.80	1.30
7	29.60	10.10	4.40	1000	5.60	5.60	0.90	99.40	xx	8.60	2.00
8	31.90	24.60	4.00	1000	5.60	7.50	0.40	41.20	0.30	10.40	2.90
9	25.30	11.00	3.90	1100	7.50	7.50	0.40	99.40	0.20	11.00	3.10
10	31.40	10.30	4.00	1100	7.50	5.60	0.60	103.00	0.40	xx	3.00
11	33.40	10.40	4.00	900	5.60	5.60	0.40	84.40	0.30	11.70	2.90
12	25.80	8.45	4.00	900	5.60	4.00	0.40	103.00	0.40	9.6	2.30
x	27.33	10.37	3.76	903.33	6.16	4.28	0.49	94.20	0.32	10.21	2.78
$\sigma n-1$	4.17	4.73	0.53	151.80	0.91	2.21	0.15	18.69	0.12	1.38	0.67
L, %	15.30	45.60	14.20	16.80	14.90	51.60	30.60	19.80	36.30	13.50	24.10

Таблица 7

Морфологическая характеристика неполовозрелых особей *T. longicaudata* с 3—5 амфидами

N	n	„a“	„b“	„с“	L	Ph	l:C	Ca:An	Ca
1	3	28.50	9.70	3.60	910	94.00	xx	14.40	5.80
2	4	30.90	9.30	4.10	870	94.00	xx	10.30	2.80
3	4	33.30	10.90	4.40	1120	103.00	xx	10.40	2.40
4	5	29.40	7.40	3.70	700	90.00	0.3	10.60	2.80
x		30.53	9.33	3.95	890	95.25	xx	11.43	3.45
$\sigma n-1$		2.10	1.45	0.37	151.20	5.50		2.00	1.58
L, %		7.00	15.60	9.40	17.0	5.80		17.40	45.70

У самок наиболее стабильно положение полового отверстия («V»). Достаточно устойчивый признак и диаметр амфидов. Постоянное местоположение вульвы у нематод

отмечает также В. Г. Гагарин [3, 4] для некоторых видов сем. *Tobrilidae* и *Monhysteridae*.

У неполовозрелых особей менее вариабельны относительные величины «Са: Ап», «с» и «а». В то же время достаточно изменчивы индексы «в» и «Ам: С». Аномальные ювенильные особи проявляют меньшую изменчивость абсолютной длины пищевода (Ph) и стабильность индексов «а», «в» и «с».

Локализация амфидов у особей *Terschellingia longicaudata* — очень изменчивый признак ($L=36.9-79.6\%$). Это может указывать на возможное расширение зоны осуществления их функции. Иными словами, наблюдается политопическая локализация функции в пределах переднего конца тела.

В. Г. Гагарин [4] признает локализацию амфидов у нематод настолько вариабельной, что высказывает сомнение в использовании этого признака для диагностики видов. На этой основе он сводит *Tobrilus abberans* (Sch., 1925) в синоним вида *T. gracilis* (Bast., 1965).

Характеристика изменчивости боковых органов

Амфиды нематод — парный полифункциональный орган. Особенность положения, размеры и симметрия ямки (fovea) амфидов являются важными видовыми признаками.

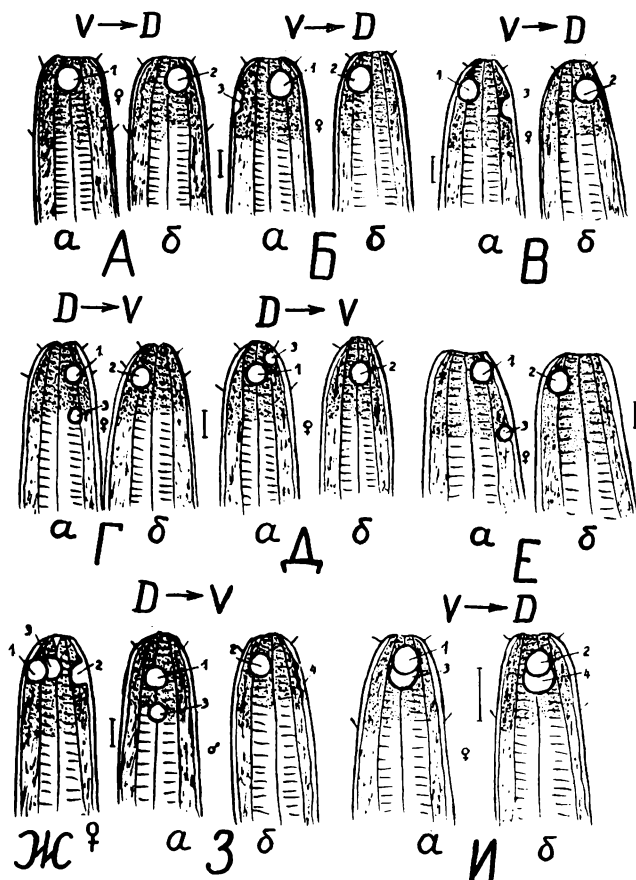
У нематод рода *Terschellingia* амфиды, лежащие обычно на латеральной линии, по форме представляют круг с более или менее тонкими стенками.

Для *T. longicaudata* характерно латеральное положение амфидов у переднего края головы. Диаметр их, равный 6—7 мкм, составляет 33—35% соответствующего диаметра головы. Перечисленные характеристики амфидов входят в ряд основных признаков вида.

Для анализа отмеченных аномалий в топографии и количественном наборе амфидов мы используем фенетический подход.

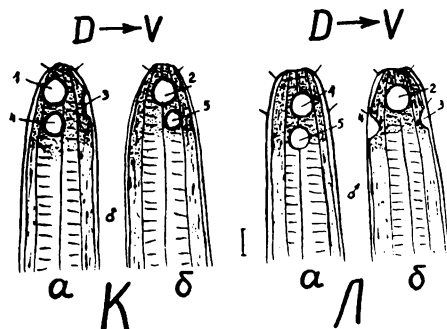
Среди количественных признаков фенотипами признаем варианты набора амфидов 2, 3, 4 и 5.

Другая группа фенотипов определяется политопографией амфидов, заключающейся в различном их положении относительно оси симметрии и нормальной паре амфидов. Выделенные фенотипы показаны на рисунке.



Морфологическая изменчивость в количестве и локализации амфидов.

А — L_2 — особь с нормальным парным боковым органом (1, 2); Б — L_2+V_1 — особь с одним вентральным «дополнительным» амфидом (3), лежащим ниже нормальной пары амфидов (L_2); В — L_2+D_1 — особь с одним дорзальным «дополнительным» амфидом (3), лежащим ниже L_2 ; Г — L_2+I_1 — особь с одним L_2 ; Д — L_2+SI^1 — особь с одним сублатеральным «дополнительным» амфидом (3), лежащим выше L_2 ; Е — I_2+SI^1 — особь с одним сублатеральным «дополнительным» амфидом (3), лежащим ниже L_2 ; Ж — L_2+V_1 — особь с одним вентральным «дополнительным» амфидом (3), лежащим на одном уровне с L_2 ; З — $L_2+I_2+V_1$ — особь с двумя «дополнительными» амфидами, одним латеральным (3) и одним вентральным (4), лежащим ниже L_2 ; И — L_2+I_2 — особь с двумя «дополнительными» амфидами (3, 4), лежащим вплотную к L_2 ; К — $L_2+I_2+V_1$ — особь с тремя «дополнительными» амфидами, двумя латеральными (4, 5) и одним вентральным (3), лежащим ниже L_2 ; Л — $L_2+V_1+D_1+I_1$ — особь с тремя «дополнительными» амфидами, вентральным (3), дорзальным (4) и латеральным (5), лежащим ниже L_2 ; а, б — изображение одного и того же экземпляра при разном фокусном расстоянии. Масштаб равен 10 мкм.



Символически варианты фенов можно выразить следующим образом. А — L_2 , Б — $L_2 + V^1$, $L_2 + D_1$, $L_2 + I_1$, $L_2 + Sl^1$, $L_2 + Sl_1$, $L_2 + V_1$, В — $L_2 + V_1 + I_1$, $L_2 + l_2$, Г — $L_2 + V_1 + l_2$, $L_2 + D_1 + V_1 + I_1$. L_2 — фен нормального парного бокового органа (см. рисунок, А); V_1 — фен, вентрального «дополнительного» амфида, лежащего ниже L_2 (см. рисунок, Б); D_1 — фен дорзального «дополнительного» амфида, лежащего ниже L_2 (см. рисунок, В); I_1 — фен латерального «дополнительного» амфида, лежащего ниже L_2 (см. рисунок, Г); Sl^1 — фен сублатерального «дополнительного» амфида, лежащего выше L_2 (см. рисунок, Д); Sl_1 — фен сублатерального «дополнительного» амфида, лежащего ниже L_2 (см. рисунок, Е); l_2 — фен «дополнительной» латеральной пары на уровне L_2 (см. рисунок, Ж); V_1 — фен «дополнительного» вентрального амфида, лежащего на одном уровне с L_2 (см. рисунок, З).

Таким образом, количество амфидов изменяется от 2 до 5. При этом диаметр может не отличаться от нормы. Одна пара амфидов имеет характерные для вида размеры и локализацию (L_2). Все остальные («дополнительные») имеют или близкий к норме, или меньший диаметр. От переднего края головы «дополнительные» амфиды отстоят на 4—50 мкм. Ориентация амфидов в пределах головного конца различна. Даже у одной и той же особи они могут располагаться латерально, сублатерально, дорзально, вентрально, субвентрально.

Упаковка амфидов также различна. Три одинаковых амфида могут находиться на одной горизонтальной линии или один из них может быть более или менее удален от нормальной пары амфидов.

Отдельные фены встречены единично, однако все вари-

анты отклонений составляют 50% от числа нормальных особей. В то же время они свидетельствуют о том, насколько разнообразными могут быть фенотипы только по одному характерному признаку. Можно предположить, что морфологических аномалий, встречающихся у нематод, значительно больше, но исследователи, вероятно, не замечают отклонений в менее значимых структурах.

Нематодология практически лишена палеонтологического материала и располагает недостаточными сведениями по эмбриологии. Поэтому трудно предположить исходное количество амфидов, свойственное предкам современных нематод. Но в процессе эволюции органы с характерной для них функцией сконцентрированы в 2 амфида, локализованные латерально в переднем конце тела. Спонтанно возникшие отклонения свидетельствуют о пластичности вида и, возможно, о появлении модификаций.

Обнаруженные фены, по-видимому, способны определять адаптивные различия особей популяции. Широкие исследования в области фенетики позволили прийти к общему заключению, что особи — обладатели разных фенов всегда обнаруживают те или иные адаптивные различия [17]. Они могут быть перспективными или неперспективными для видообразования.

О. И. Белогуров, Л. С. Белогурова [2] считают, что многие аномалии в половой системе (редукция одной из женских половых трубок, гетероспикулярность и др.) являются эволюционно перспективными при видообразовании. Другие отклонения, в частности четырехамфидность, расцениваются эволюционно бесперспективными.

Амфидам нематод приписываются многочисленные функции. Одни исследователи считают их прежде всего хеморецепторами [22, 24, 25], другие полагают, что им свойственна также механо- [21, 23] и фоторецепция [18]. В. В. Гальцова [5, 6] склоняется к многофункциональности амфидов, несущих одну главную и несколько второстепенных функций. Существует предположение, что по мере усиления чувствительной функции амфидов увеличивается размер фовеи, где располагаются нервные окончания. Вероятно, в описанном нами случае повышение функции может происходить еще и путем возрастания числа элементов этого органа, так как увеличение его размеров имеет свои пределы.

Известно, что главное выражение роста числа органов — интенсификация их функций. Возможно, что обеспечение эффективности работы бокового органа *T. longicaudata* идет по пути полимеризации.

С другой стороны, современные организмы неизбежно удерживают некоторое количество предковых состояний тех или иных структур. Поэтому можно допустить, что многоамфидность исходна для предков современных нематод. В процессе же эволюции произошло преобразование гомологичных и гомодинамичных структур путем олигомеризации. В результате концентрация функции вызвала ограничение зоны ее осуществления в виде парного органа в переднем конце тела.

Примером концентрации функции служит топографическое слияние II и III корон сенсорных органов чувств, разделенных у филогенетически древних нематод в одну. В. В. Малахов [10] полагает, что нематодам исходно свойственны три круга головных тангорцепторов, но в процессе эволюции происходит концентрация чувствительных органов в два круга. Расположение головных рецепторов у молодых личинок *Pontonema vulgere* в три круга рассматривается как рекапитуляция предкового состояния.

Можно также предположить, что наличие локальной зоны экстремальных условий в среде обитания обусловило у более пластичного вида выработку более широкой нормы реакции данного органа по пути полиамфидности. Тогда полиамфидность можно рассматривать как показатель интенсификации функции этого органа в ответ на изменяющиеся условия среды обитания. Если интенсивность воздействия окружающей среды, вызвавшей подобные мутации, будет достаточно большой и длительной, то в процессе естественного отбора генотипический состав популяции может пойти по пути полимеризации.

Дальнейшие исследования должны представить информацию о передаче новых признаков по наследству, распространению описанных мутаций. Выяснение этих вопросов позволит согласиться или нет с тем, что данные полиморфы эволюционно перспективны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Белогуров О. И. Организация, эволюция, систематика онхольмин (Nematoda: Eopelida: Oncholaimina) и некоторые общие вопросы морфологии нематод: Автореф. дис.... докт. биол. наук. Владивосток, 1982.
2. Белогуров О. И., Белогурова Л. С. О морфологических аномалиях (уродствах) у нематод и их возможном эволюционном значении//Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. II.
3. 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—213. Деп. в ВИНТИ 26.09.88. № 7151—В 88.

4. Гагарин В. Г. Морфологическая изменчивость свободноживущих нематод сем. Tobrilidae (Nematoda; Euphlida)//Экология и морфология водных беспозвоночных/ИБВВ АН СССР. Борок, 1988. С. 214—225. Деп. в ВИНТИ 27.09.88. № 7151—В 88.

5. Гальцова В. В. О тенденциях в эволюции амфидов и их энантиоморфия у свободноживущих нематод//Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 6.

6. Гальцова В. В. Мейобентос в морских экосистемах (на примере свободноживущих нематод): Автореф. дис... докт. биол. наук. Л., 1988.

7. Зайцев Ю. П., Полищук Л. И. Вспышка численности медузы *Aurelia aurita* (L.) в Черном море//Экология моря. 1984. Вып. 17.

8. Захидов М. Т. Случаи аномалий у свободноживущих нематод из Куршского залива//Зоол. журн. 1973. Т. 52, вып. 10.

9. Лосовская Г. В. Многолетние изменения состава и распространения многощетинковых червей северо-западной части Черного моря//Гидробиол. журн. 1988. Т. 24, вып. 4.

10. Малахов В. В. История развития и жизненный цикл свободноживущей морской нематоды *Pontonema vulgare* (Bastian, 1865): Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1976.

11. Цалолыхин С. Я. Новая сапробионтная нематода *Panagrellus silusoides*//Вестн. Ленингр. ун-та. 1965. Т. 21, вып. 4.

12. Цалолыхин С. Я. Случай бивульварного гермафродитизма у *Tobrilus bekmanae* (Nematoda, Euphlida)//Зоол. журн. 1975. Т. 55, вып. 7.

13. Цалолыхин С. Я. Четырехамфидная нематода//Свободноживущие почвенные, энтомофильные и фитонематоды. Л., 1977.

14. Цыцугина В. Г., Горбенко В. П., Жерко Н. В., Светашева С. К. Естественный хромосомный мутагенез у контуробионтов открытых вод Черного моря в современных условиях//III Всес. конф. по морской биологии (Севастополь, 1988 г.): Тез. докл. Киев, 1988. Ч. 2.

15. Чесунов А. В. Свободноживущие нематоды Красноводского залива Каспийского моря//Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 9.

16. Чесунов А. В., Краснова Е. Д. К морфологии, изменчивости и синонимии свободноживущей нематоды *Chromadoropsis vivipara* (*Chromadoria*, *Desmodorida*, *Spirinidae*) из Белого моря//Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 3.

17. Яблоков А. В. Некоторые проблемы изучения изменчивости животных//Журн. общ. биол. 1966. Т. 27, № 2.

18. Burr A. H., Burr S. The amphid of nematode *Oncholaimus vesicarius*: ultrastructural evidence for a dual function as chemoreceptor and photoreceptor//J. Ultrastr. Res. 1975. Vol. 51, N1.

19. Daday E. Mikroskopische Süßwassertiere aus Deutsch-Neuguinea//Termesz. Füzetek. 1901. Vol. 24.

20. Geraert E. Morphometric relation in nematodes//Nematologica. 1968. Vol. 14. N 1.

21. Inglis W. G. The Structure of the Nematode cuticle//Proc. Zool. Soc. L. 1964. Vol. 143.

22. Nicholas W. L. The biology of free-living nematodes. Oxford, 1984.

23. Riemann F. Gattung *Trefusia* De Man 1893 (Euphlida, Oxystominidae). Beitrag zum natürlichen System freilebender Nematoden//Veröf. Inst. Meeresforsch. 1966. Vol. 10.

24. R i e m a n n F. Corpus gelatinum und ciliäre Strukturen als lichtmikroskopisch sichtbare Bauelemente des Seitenorgans freilebender Nematoden//Z. Morphol. Tiere. 1972. Vol. 72.

25. S t r a s s e n O. L. Anthraconema, eine neue Gattung freilebender Nematoden//Zool. Jahrb., suppl. 1904. Vol. 7.

26. T i m m R. W. An abnormality of Oncholaimus marinus (Nematoda: Oncholaiminae)//Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1954. Vol. 21.

УДК 595.132

В. М. АЛЕКСЕЕВ, С. Г. БЕСТАЛАННАЯ

(Дальневосточный государственный университет)

Водные нематоды рода *Tripyla* из Приморья и вопросы филогении *Trpylidae* (Nematoda, Enoplida)

Описано *Tripyla crassa* sp. n. и переописано 5 известных видов. Дополнены некоторые диагнозы признаками, не отмеченными ранее. Дан анализ филогенетических отношений *Trpylidae* и *Tobriliidae*; показано их независимое происхождение.

Обработана коллекция из 130 экз. нематод рода *Tripyla*, собранных в 1985—1987 гг. в оз. Ханка, в устьевой зоне р. Рязановки и роднике Осоковый (бухта Бойсмана, зал. Петра Великого), в верховьях и среднем течении р. Фроловки (южные отроги Сихотэ-Алиня). Нематод фиксировали 4%-ным раствором формалина; морфологию нематод изучали на временных (водных, глицериновых) и постоянных (глицерин-желатиновых) препаратах.

Диагностировано 6 видов. У трипил выявлены неописанные соматические щетинки, у самцов показано наличие эндокупола, обнаружена своеобразная спиккулярная капсула и др.

***Tripyla affinis* de Man, 1880 (рис. 1).**

Материал. 3 самца, 28 самок, 11 личинок (оз. Ханка, р. Рязановка, родник Осоковый, р. Фроловка).

$a=28-36$ (25—28)¹, $b=4.3-4.7$ (4.8—5.7), $c=6-7.9$

¹ Для общих признаков перед скобками значения самцов, в скобках — самок.

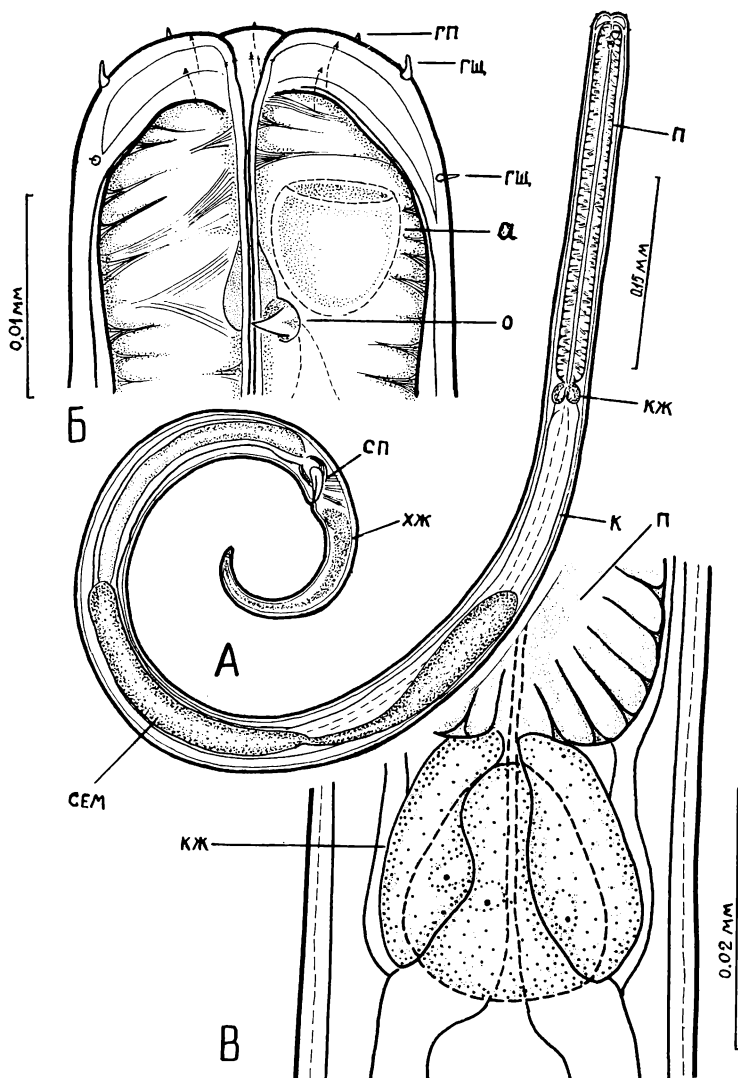


Рис. 1. *Tripyla affinis* de Man, 1880.

А — общий вид самца, Б — головной конец, В — область кардия; гп — головные папиллы, гщ — головные щетинки, а — амфид, о — онх, п — пищевод, кж — кардинальные железы, к — кишечник, сп — спикула, хж — хвостовые железы, сем — семенник.

(5.3—6.7), $V=52-57\%$. Длина тела 1.1—1.3 (1.2—1.8) мм, его диаметр у головных щетинок 18—20 (18—22)², в средней части 34—40 (48—58), клоаки 29—37, ануса (33—41). Эндокупол имеется. Головные щетинки первого круга 4 (5), второго 2—3 (3). Расстояние от головного конца до отверстия амфида 8, онха 13—15, нервного кольца 85—90, вульвы 660—674. Отверстие амфида 7. Длина пищевода 235—290 (222—312), его диаметр у онха 15—17, кардия 21—22. Длина задней кишки 31—33. Семенники парные, длина переднего 115, заднего 119. Длина спикул по хорде 45, рулька 14—18. Головка спикул окружена капсулой. Супплементы папилловидные, в количестве 7—10. Длина переднего яичника 72—78, заднего 65—70, передней половой трубки 137—155, задней 175—200. Общая протяженность половых трубок составляет $1/4$ часть длины тела. Вагина 25—28. Синхронных яиц 2, индекс яиц 2.3—2.4. Длина хвоста 168—190 (287—320), отношение длины хвоста к анальному диаметру тела — хв/ан 5—6 (6—7).

Tripyla crassa Alekseev et Bestalannaja sp. n. (рис. 2).

М а т е р и а л. Голотип — самка, препарат НП-2629 (2) (р. Фроловка станция 10, глубина 1.5 м; заиленный песок с галькой; 27.06.1985) хранится на кафедре зоологии Дальневосточного университета (Владивосток). Паратипы — 5 самок из той же пробы.

$a=16.4$ (16.6—20.4)¹, $b=4.6$ (4.9—5.2), $c=6.5$ (6.5—6.7), $V=63$ (52—56)%. Длина тела 2 (2.1—2.2) мм, его диаметр на уровне головных щетинок 31 (29—40), вульвы 90 (91—104), ануса 76 (68—74). Головные щетинки очень короткие. Имеются редкие, тонкие соматические щетинки. На вентральной стороне тела ряд мелких пор: 7 (6—7) в области пищевода, 4 (3) на участке кардий-вульва, 4 (4) на участке вульва-анус. Расстояние от головного конца до амфида 14 (13), второго круга головных щетинок 26 (25), вульвы 1.26 (1.14—1.22) мм. Длина пищевода 430 (423—447), кардия 26 (25), задней кишки 55 (54—60). Половая система амфидельфная, яичники обращенные. Вершина переднего яичника направлена вентрально, заднего — дорсально. Яичники антидромные, разных размеров: 220, 230 (198—240), длина половых трубок 630, 647 (625—650). Общая их протяженность составляет 63—66% от длины тела. Глубина вагины 35 (30—34), составляет $1/3$ часть диаметра тела. Губы вульвы не вы-

² Размеры, где не указаны, даны в микрометрах.

¹ Число перед скобками относится к голотипу.

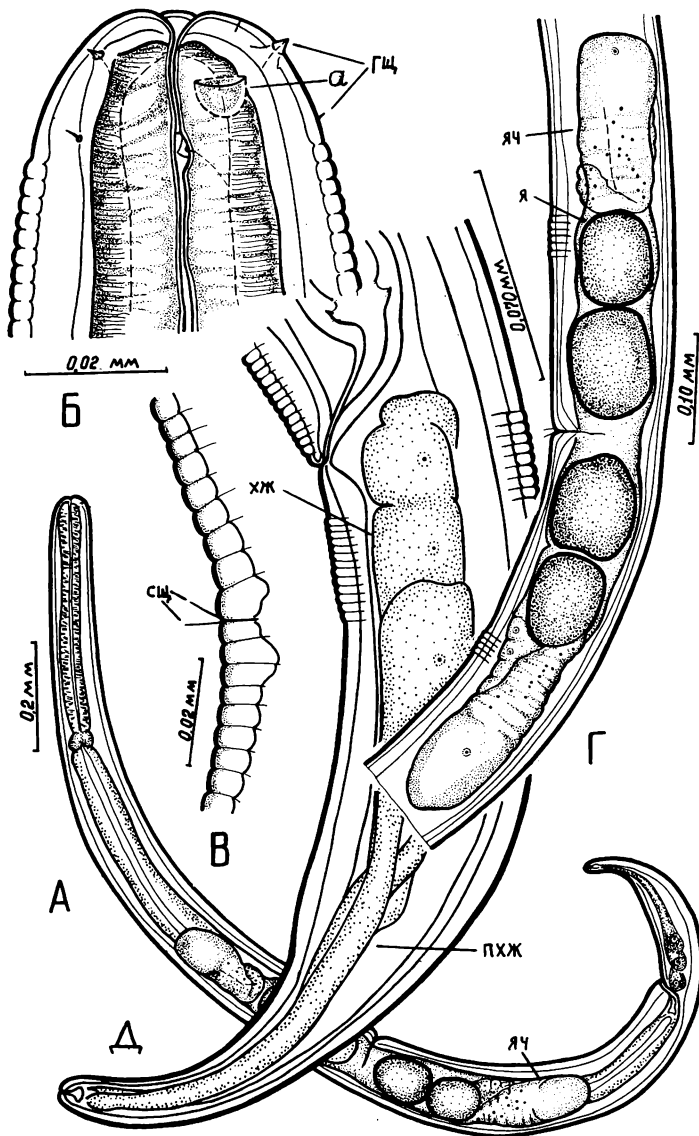


Рис. 2. *Tripyla crassa* sp. nov.

А — общий вид самки, Б — головной конец, В — вульварная область, Г — генитальный отдел.
Д — хвост; я — яйцо, яч — яичник, сш — соматические щетинки, пхж — протоки хвостовых
желез. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ступают над поверхностью тела, несут очень тонкие щетинки. Яйца округлой формы $85-106 \times 69-93$, индекс яиц 1.2—1.3. Синхронных яиц 4: 2—2. Длина хвоста 307 (311—338). хв/ан 4 (3.8—4.1).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. От всех известных видов описанная форма отличается наибольшим относительным диаметром тела ($a=16-20$, у других видов значение индекса больше 20, чаще около 30), иной формой яиц — округлой, а не вытянутой (индекс яйца 1.2—1.3; у других видов он больше 2, часто 3—3.5), другим количеством синхронных яиц (4 против 2 или, реже, 3), меньшим значением отношения хв/ан (3.8—4.1, у других видов оно больше 5).

***Tripyla glomerans* Bastian, 1865** (рис. 3, 4).

Материал. 8 самцов, 25 самок, 9 личинок (оз. Ханка, родник Осоковый, р. Фроловка). $a=17-28$ (17—24), $b=4.7-5.8$ (4.6—6), $c=4.1-7$ (5—6.2), $V=50-54\%$. Длина тела 1.9—2.9 (2—2.7) мм, диаметр тела на уровне щетинок первого круга 30—40, второго 42—51, середины тела 90—110, ануса 51—84. Соматические щетинки 10—25, очень тонкие, расположены в основном вентрально. Головные щетинки тупоконические, их длина 3—4, задние тоньше передних. Отверстие амфида равно $1/5$ диаметра тела, глубина полости кармана 10. Дорсальный онх 1. Расстояние от головного конца до амфидов 17—19, онха 25—28. Пищевод 430—470 (540—542), его диаметр на уровне онха 30—32, кардия 40—42. Семенники парные, одинаковые 170—200. Спермии овальной формы, 15—17 длины. Спиккулы клиновидные, изогнуты вентрально, длина 72—81. Головки спиккул окружены мышечной капсулой, в которой мышечные пучки расположены вдоль и поперек продольной оси спиккул. Рулек подобен лотку с загнутым вниз дистальным концом. Длина рулька 16—20. В клоаку открываются 2 мелкие и одна довольно крупная железа, тело которой расположено дорсально на 240 от клоаки. Супплементы альвеолярные, поровидного типа, расположены на всем участке от клоаки до переднего конца тела. Число их сильно варьирует: от 7 до 24, чаще 13—15. Женская половая система амфидельфная, яичники обращенные, вершины их направлены вентрально. Передний яичник 330—348, задний 300—320; передняя половая трубка 522—542, задняя 452—474. Длина обеих трубок составляет половину длины тела. Яйца $104-112 \times 46-54$, индекс яиц 2.1—2.2. Синхронных яиц 2. Хвост удлинено-конический. У некоторых экземпляров на кончике хвоста хорошо заметно расщепление кутикулы, образующее

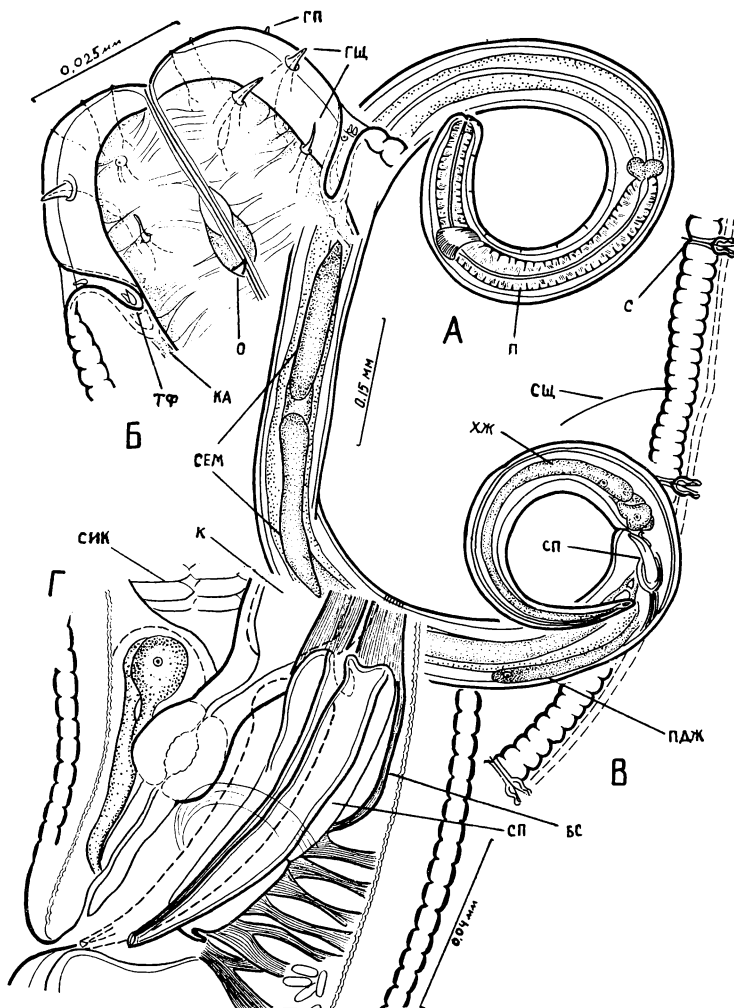


Рис. 3. *Tripyla glomerans* Bastian, 1865.

А — общий вид самца, Б — головной конец, В — фрагмент супплементарной системы, Г — клоакальная область; ка — канал, с — сенсилла, сик — семяизвергательный канал, бс — бурса спикеры. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2

внутреннее кутикулярное кольцо-ретентор, как это характерно для других эноплид [1]. Хвостовые железы заканчиваются ампулами. Длина хвоста 420—478 (344—450); хв/ан 4—6 (4—6.7).

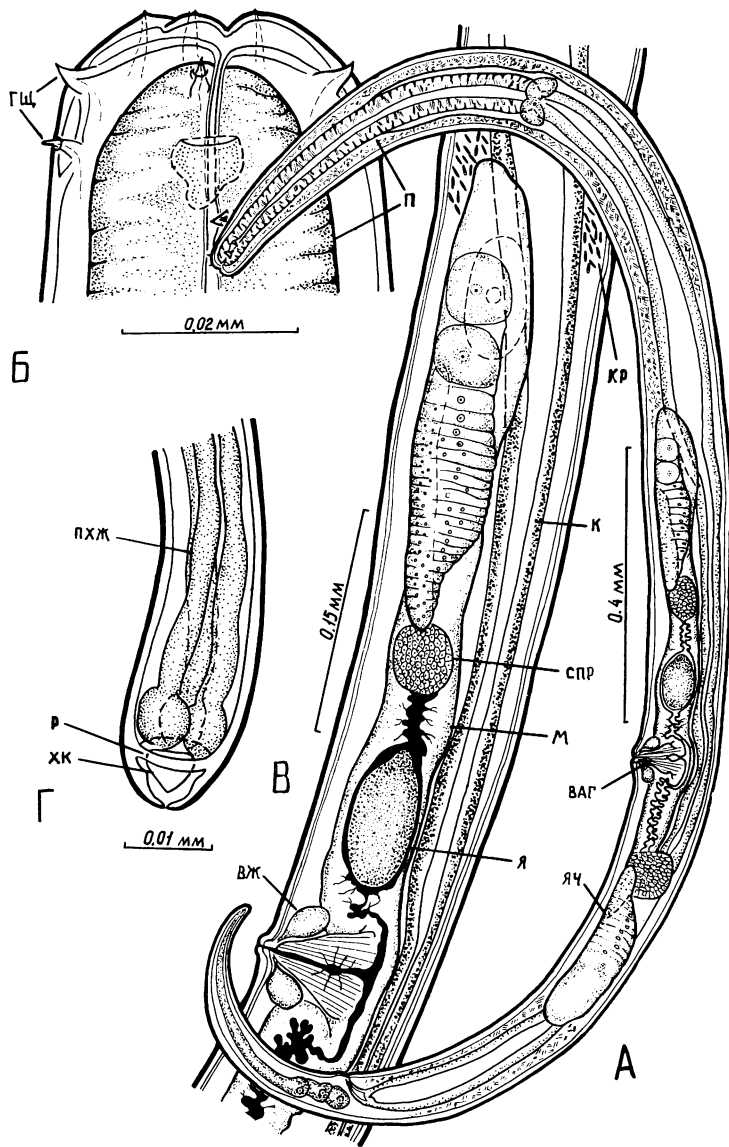


Рис. 4. *Tripyla glomerans* Bastian, 1865.

А — общий вид самки, Б — головной конец, В — участок половой системы (передняя трубка),
Г — конец хвоста; кр — кристаллы, спр — сперматека, м — матка, вж — вульварные железы,
ваг — вагина, хк — хвостовой конец.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3

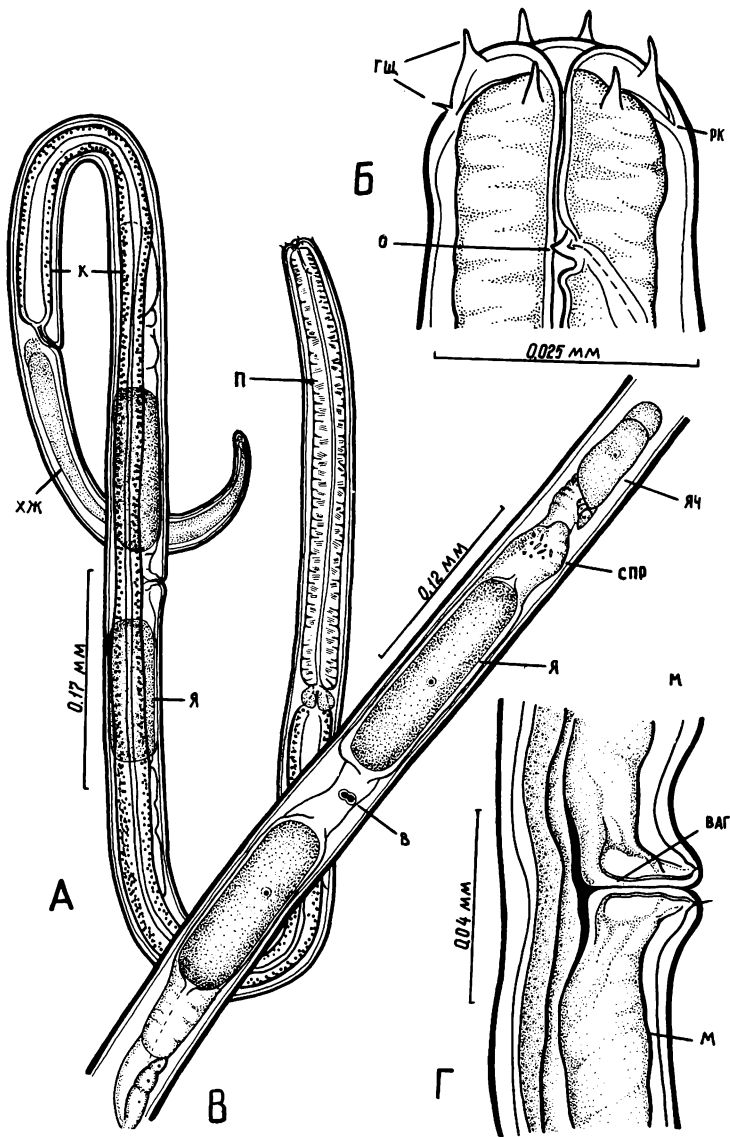


Рис. 5. *Tripyla filicaudata* de Man, 1880.

А — общий вид самки, Б — головной конец, В — половая система, Г — область вульвы; в — вульва, рк — расщепление кутикулы.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—4.

***Tripyla filicaudata* de Man, 1880 (рис. 5)**

М а т е р и а л. 1 самец, 10 самок, 11 личинок (р. Фролов-ка). $a=53$ (35—45), $b=5.2$ (5—5.6), $c=5.3$ (5.4—6), $V=45-52\%$. Длина тела 1.7 (1.6—1.9) мм, его диаметр возле передних головных щетинок 20, середины тела 33, клоаки 30. Кутикула кольчатая, ширина колец 1, толщина кутикулы 1.5—2. Головные щетинки переднего круга конические, направлены вперед, образуя венчик, задние щетинки тонкие, их длина соответственно 5, 3. Отверстие амфида 8, глубина кармана 5. Высота онха 1, расстояние до него от края головного конца 19—20. Длина пищевода 328 (294—346), его диаметр у онха 20, кардия 25. Семенники парные, одинаковой длины. Длина спермиев 12—15. Спиккулы широкие, длина по хорде 38, по дуге 42. Они в 44 раза короче тела. Спиккулярная капсула есть. Яичники равной длины, их вершины загнуты вентрально. Передняя половая трубка 330—342, задняя 286—334, общая их длина составляет 1/4 часть длины тела. Между яичниками и матками лежат округлой формы семяприемники диаметром 20—25. Яйца $119-127 \times 30-41$, индекс яйца 3.6. Синхронных яиц 2. Губы вульвы заметно выступают над контуром тела, на них имеются щетинки. Длина хвоста 322 (257—318); хв/ан 10.8 (9—12).

***Tripyla filipjevi* (Filipjev, 1929) (рис. 6, 7).**

М а т е р и а л. 8 самцов, 6 самок, 15 личинок (родник Осовый). $a=24-28$ (22—29), $b=5-7.2$ (6—7.4), $c=5-6$ (6—7), $V=51-59\%$. Длина тела 1.9—2.5 (1.6—1.9) мм, его диаметр у щетинок первого круга 26—28 (27—30), середины тела (вульвы) 75—89 (70—74), клоаки (ануса) 52—69 (47—52). Соматические щетинки имеются. Губные папиллы хорошо заметны, головные щетинки первого круга конические, 2—2.5, задние более тонкие 2, 3. Различимы поры кожных желез, они лучше заметны у нематод, выдержанных в воде без пищи 10 сут. Они расположены в таком соотношении: 5 вентральных и 1—2 дорсальных в передней трети тела, 1—2 вентральных в средней части и по 3—5 вентральных и дорсальных пор в каудальном отделе тела. Расстояние от конца головы до онха 25. Пищевод 273—395 (244—303), его диаметр у онха 20 (23—25), кардия 36 (30—36). Длина задней кишки 36—38. Спиккулы широкие в основании, охвачены мышечной капсулой. Спиккулы слегка изогнуты, длина 45—47, ширина 14—16. Рулек 14—20. Супплементы альвеолярного и папиллярного типа, в количестве 21—26, 5—6 из них расположены на участке длины пищевода. Женские половые трубки лежат вентро-латерально. Длина яичников 202—210, 220—240. Общая длина трубок 890—1045 или

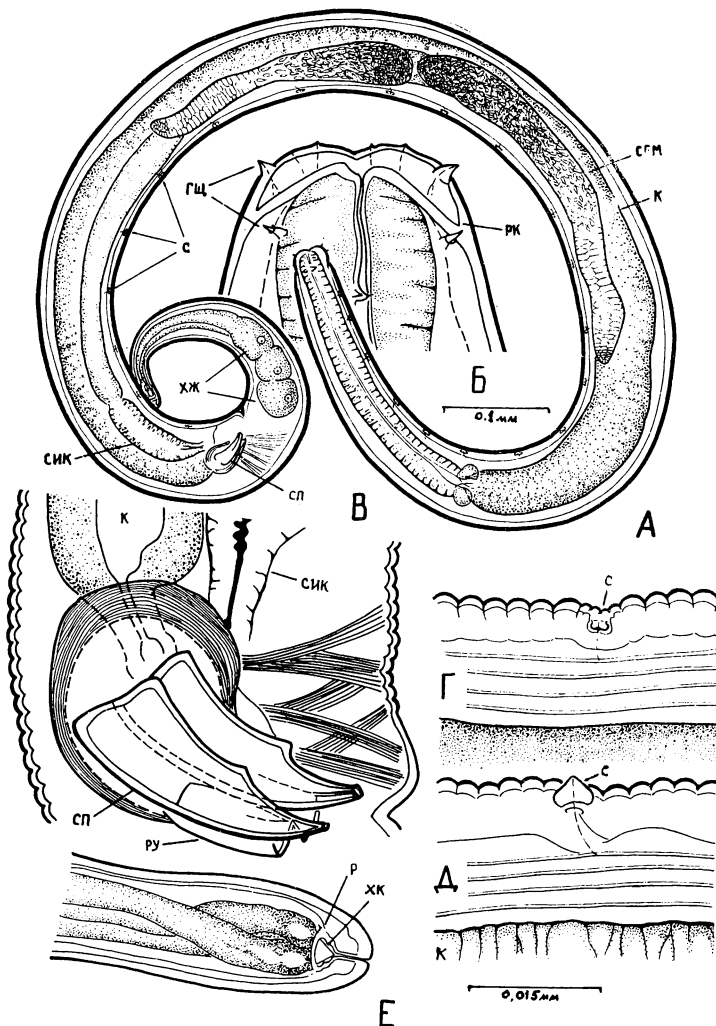


Рис. 6. *Tripyla filipjevi* (Filipjev, 1929).

А — общий вид самца, Б — головной конец, В — клоакальная область, Г, Д — участки тела с разными супплементами, Е — конец хвоста; ру — рулек.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—5

47—55% длины тела. Сперматеки мешковидные. Яйца 89—98×45—50, индекс яйца 2. Синхронных яиц 2. Глубина

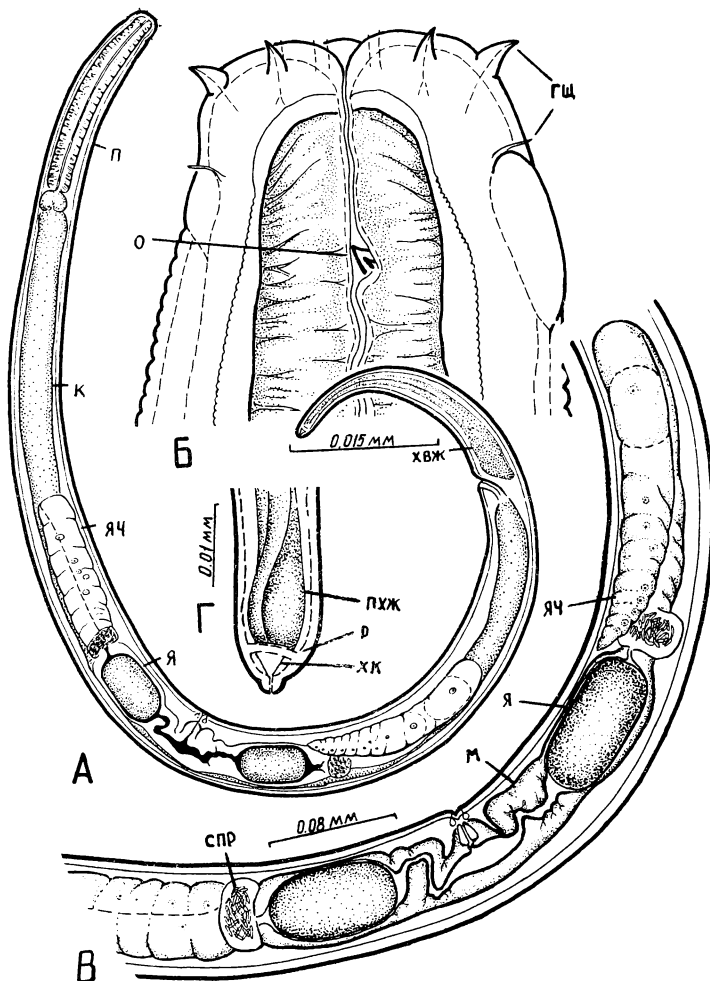


Рис. 7. *Tripyla filipjevi* (Filipjev, 1929).

А — общий вид самки, Б — головной конец, В — половая система, Г — конец хвоста.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—6.

вагины 23. Длина хвоста 276—382 (248—320); хв/ан 4.7—6.4 (5—7).

***Tripyla setifera* Bütschli, 1873.**

М а т е р и а л. 1 самец (р. Фроловка). $a=34$, $b=4.4$, $c=$

—6.2. Длина тела 1.5 мм, диаметр у головных щетинок 26, в середине тела 45, у клоаки 41. Ширина колец кутикулы: 1.5—2, толщина кутикулы 1.6—2. Длина головных щетинок 7, 4. Расстояние до онха 26. Длина пищевода 349. Спермии удлинненно-булавовидные 10—12. Спикулы 39, рулек 12. Суггилменты альвеолярные; их число 16. Хвост 246; хв/ан 6.

Некоторые вопросы филогении Tripylidae

Распространенное мнение, что трипилиды и тобрилиды составляют единую филогенетическую линию, основано главным образом на сходстве в строении фарингеального отдела, формы амфидов, наличии онхов у этих нематод. Невольно такому представлению способствовало также и то традиционное, еще со времен Бастиана, положение этих двух таксонов рядом в систематических и фаунистических списках любого пресноводного сообщества нематод. Предполагается, что данные группы дивергивали в результате экологической дифференцировки их общего предка: трипилиды перешли в толщу грунта и почву, тобрилиды заселили поверхностный слой грунта пресных водоемов. Следствием адаптации трипилид была редукция и преобразование головных щетинок, олигомеризация губ с 6 до 3 и возникновение кольчатой кутикулы, более отвечающей роющему образу жизни. У тобрилид сохранилась гладкая кутикула, усилились сенсорные органы головного конца, необходимые для активной хищной жизни в рыхлой среде. Эта гипотеза, как видно, учитывает особенности организации данных нематод, ставшие как бы реализацией их морфологических эволюционных тенденций. Не отрицая, но и не преувеличивая значение объединительных признаков, отметим и альтернативные признаки, позволяющие судить о степени различия между данными группами нематод, что не менее важно для понимания их исторического взаимоотношения.

1. Трехлучевая симметрия губ у трипилид, шестилучевая — к тобрилид. Оценивая филогенетическое значение признаков мы придерживаемся такой точки зрения о последовательности формирования апикального конца головного отдела нематод: первичного отсутствия губ — 3 губы вокруг ротового отверстия — 6 губ [2]. Трехгубый рот трипилид примитивен, поскольку он отражает исходную трехлучевую симметрию фаринкса нематод вообще. Не случайно подобная организация апикального конца характерна примитивным трефузидам, а также, как считает А. В. Чесунов [5], трипилоидам. Трудно согласиться с обратным утверждением, что трехгубость трипилид — это вторичное приоб-

ретенение, как специализация к жизни в плотном субстрате. У педобионтных мононхид, дорилаймид, квадзианематид и др. шестигубость не утрачена.

2. Стома у трипилид практически отсутствует, субвентральные стоматорабионы тонкие, слегка утолщен дорсальный. Такое состояние стомы, несомненно, первичное. Оно характерно низшим эноплидам: *Leptosomatidae*, *Trefusiidae*, *Oxystominidae*, *Anticomidae*. Резко противоположна стома тобрилид — она разнообразной формы и сложна по строению.

3. Фарингеальные онхи имеются у нематод обеих групп. Однако эти структуры нельзя считать полностью гомологичными. У трипилид — один онх (исключение *Paratripyla* — 2 онха), расположен на дорсальном секторе пищевода, у тобрилид всегда 2 онха, которые лежат на соответствующих субвентральных секторах. Поэтому онх трипилид связан протоком с дорсальной пищеводной железой, а у тобрилид лишь один из онхов несет проток из пары субвентральных желез. Поскольку секрет желез в физиологическом смысле различен, то и функциональное значение онхов также разное. Это еще раз указывает на неполное сходство данных структур. Фарингеальные онхи встречаются не только у эноплид, но и в других отрядах нематод, поэтому филогенетическое значение их не ясно.

4. Головные щетинки трипилид расположены двумя четко разделенными кругами, щетинки преимущественно папилловидные. Подобная топография и тип щетинок у высших эноплид характерны только личинками, тогда как у взрослых нематод они слиты почти в один круг, дифференцированы и нередко сегментированы. Это свойственно и тобрилидам. У их личинок четко выражено двухплоскостное положение головных щетинок — у *Neotobrilus* (= *Tobrilus*) *longus* [7] и у *Eutobrilus grandipapillatus* (наши данные). Очевидно здесь рекапитулирует предковый признак. Кроме трипилид дефинитивный характер расположения головных щетинок в 2 круга характерен оксистоминидам, трефузидам.

5. Супплементарные органы трипилид весьма простого строения — это небольшая, часто погруженная папилла со щетинкой «трипилоидный тип» [4] (рис. 3, 6). В строении и положении супплементов трипилид есть некоторое сходство с таковыми трефузиид. Как и всякие первичные полимерные органы, они не имеют строгой локализации и фиксированного количества. Даже в пределах одного вида их количество может варьировать (например, у *T. glomerans*

от 7 до 24; у *T. filpjevi* [по: 4] от 17 до 26). Суммлементарная система тобрилид, наоборот, отличается совершенством эволюционного формирования — сложность строения, разнообразие форм, стабильное положение, малое количество.

6. Совокупительный аппарат трипил своеобразен и его нельзя идентифицировать с таковым тобрилид. Особенностью является наличие мышечной капсулы, одевающей проксимальную часть спикул, выполняющей функцию мышц протракторов и ретракторов. Детально подобный аппарат и механизм его работы изучил Сиддиги [9] у нематод *Trichodorus*. Движение спикул вероятно, совершается за счет создаваемого в капсуле тургора и сокращения самих мышц. По данным Римана [8], аналогичное образование описано в разных таксонах: *Triplonchium*, *Diphtherophora*, *Trichodorus* (*Dorylaimida*), *Onchulus*, *Stenonchulus*, *Kinonchulus* (*Enoplida*). Риман придает большое значение этому аппарату в решении вопроса о происхождении нематод. Трипил и онхулид по этому признаку он отводит от примитивных нематод. Добавим, что архаичность данного комплекса могла сохраниться в рамках соответствующей общей примитивной организации животных. Вопрос, как могло такое уникальное образование возникнуть у нематод в двух отрядах? Ответ зависит от установления степени гомологии элементов или всей системы совокупительного аппарата нематод этих таксонов.

7. Кутикула трипилид толстая и кольчатая с двух сторон. Для низших и высших эноплид это нехарактерно. А. Ю. Рысс [3] и С. Я. Цалолихин [4] считают кольчатую кутикулу трипилид вторичным признаком, связывая такой характер покровов с адаптацией нематод к роющему образу жизни. Мы присоединяемся к версии о вторичном характере кольчатости кутикулы, но не связываем это приобретение только с адаптацией. В противном случае трудно объяснить, почему облигатные почвенные формы имеют гладкую кутикулу. Кроме того, считаем трипилид первично водными нематодами, а не почвенными. Доказательством этому служат хорошо развитые железы и эвакуативная часть спиннереты. Кольчатость кутикулы трипилид, вероятно, признак широкого адаптивного значения, выгодный для жизни и в воде, и в толще любого твердого субстрата. Двухсторонняя кольчатость толстой кутикулы это важное приобретение. Она создает большую гибкость нематоде, необходимую для активного движения и защиты при опасности (свертываются в плотную турбоспираль).

8. Согласно Лоренцену [6], трипилиды и тобрилиды различаются между собой по строению и расположению особых субкутикулярных структур-метанем. У трипилид это дорсо- и вентролатеральные ортометанемы, свойственные, кроме некоторых других эноплид, также и оксистоминадам. У тобрилид отмечены только дорсолатеральные локсометанемы II типа. Филогенетическое значение данных структур пока не ясно, но они показывают на особенность тонкого строения нематод этих групп.

Таким образом, изложенное свидетельствует о том, что трипилиды и тобрилиды — это 2 таксона, объединяющие разные по морфологии и происхождению группы нематод. Насыщенность трипилид первичными признаками говорит о их большой древности по сравнению с тобрилидами.

Некоторые черты примитивной организации, отмеченные у трипилид, как показано выше, встречаются также у трефузиид, оксистоминад, а также у онхулид и даже трипилоидид. Конечно, это не дает оснований к механическому слиянию данных групп в один гетерогенный по составу таксон. Сейчас важнее, пожалуй, понять последовательность происхождения крупных групп. Наши данные показывают, что тобрилиды и трипилиды произошли в разное историческое время. Очевидно, трипилиды, трефузииды, может и оксистоминады имели общего предка. Но они отделились от общего ствола раньше, чем тобрилиды. Поэтому последние имеют меньше признаков, и эволюция их протекала на основе другой морфологической организации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Белогуров О. И., Листова Н. П. Морфология спиннереты и рассуждения о ее происхождении у нематод отряда Euphlida//Журн. общ. биол. 1977. Т. 38, № 4.
2. Малахов В. В. Нематоды: строение, развитие, система и филогения. М., 1986.
3. Рысс А. Ю. Эволюционные тенденции подотряда Tobrilina//Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981.
4. Цалолыхин С. Я. Нематоды семейств Tobrilidae и Tripylidae мировой фауны. Л., 1983.
5. Чесунов А. В. Свободноживущие нематоды рода Tripyloides de Man, 1886 (Euphlida, Tripyloididae) из Каспийского моря//Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 1.
6. Lorenzen S. Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden//Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. 1981. Suppl. 7.
7. Riemann F. Tobrilus longus in der Elbe. Neubeschreibung,

Synonymie, Ontogenie der Kopfborstenkreise und ihre Bedeutung für das Nematodensystem//Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. 1966. Bd 63.

8. Riemann F. Causal Aspects of Nematode Evolution; Relations between Structure, Function, Habitat and Evolution//Mikrofauna Meeresboden. 1977. Vol. 61.

9. Siddiqi M. R. Systematic of the genus *Trichodorus* Cobb, 1913 (Nematoda: Dorylaimida) with descriptions of three new species//Nematologica. 1973. Vol. 19.

УДК 595.132

Т. А. ПЛАТОНОВА

(Зоологический институт АН СССР)

Анализ видового состава рода *Ascolaimus* (Ditlevsen, 1919)

Обсуждается видовой состав рода *Ascolaimus*. Предлагается диагноз вида *Ascolaimus elongatus* (Bütschli, 1874) и иллюстрированное описание нового вида *Ascolaimus tchesunovi* sp. n. из Черного моря.

В семействе Axonolaimidae существует род *Ascolaimus* (Ditlevsen, 1919). В разные годы было описано несколько принадлежащих к нему видов, но все они были сведены в синонимы, и род *Ascolaimus* оказался монотипическим.

Впервые род был описан под названием *Bathylaimus* [4]. Однако в связи с тем, что это название оказалось преокупированным, автор [4] в том же году дал ему новое название — *Ascolaimus*. Типом рода был принят вид *Ascolaimus filiformis* (Ditlevsen).

Стекховен и Де Конинк [9] провели ревизию этого рода, в результате которой признали *Monhystera elongata* Bütschli, 1874, идентичным дитлевсеновскому виду по следующим признакам: наличию у обоих видов парных половых трубок, сходству в строении и форме стомы, наличию четырех головных сенсилл вместо шести, характерных для монхистерид, строению спиккулярного аппарата самцов, форме хвоста и общей форме тела. На основании этого *Ascolaimus filiformis* (Ditlevsen, 1919) сведен ими в синонимику к *Ascolaimus elongatus* (Bütschli, 1874).

© Т. А. Платонова

Все указанные ими признаки следует отнести к числу родовых. Поэтому вид, который описал Бючли [3], действительно следует отнести к роду *Ascolaimus*. При внимательном изучении морфологии этих видов между ними можно увидеть различия. Так, у *Ascolaimus filiformis* более узкое тело и более короткий хвост ($a=134$, $c=33$), тогда как у *Ascolaimus elongatus* эти величины соответственно 82 и 13. У дитлевсеновского вида амфид занимает $1/2$ соответствующего диаметра, у Бючли он вдвое меньше — лишь $1/4$ соответствующего диаметра. У *Ascolaimus filiformis* имеются крупные, заостренные губные сенсиллы; для *Ascolaimus elongatus* они не указаны. Дитлевсен [4] описал свой вид лишь по самкам, поэтому о спиккулярном аппарате самца ничего не известно. Таким образом, объединять эти два вида не следует.

Стекховен и Де Конинк [9] синонимами *Ascolaimus elongatus* считают также *Anticoma longisetosa* Kreis, 1924, *Axonolaimus tenuis* Schulz, 1932, *Ascolaimus serpentulus* de Man, 1922 (хотя для последнего вида автор не приводит описание и рисунки и, следовательно, это название оказалось *poten nudum*). По всей вероятности, отнесение двух первых видов к роду *Ascolaimus* справедливо, так как вид, описанный Крайсом [7], нельзя отнести к роду *Anticoma* по отсутствию у него продольного ряда цервикальных щетинок, столь характерного для *Anticoma*, строению стомы и формы хвоста. Вид, описанный Шульцем [8], следует перенести из рода *Axonolaimus* в род *Ascolaimus* по форме амфид, строению спиккулярного аппарата и форме хвоста. Однако их нельзя считать синонимами *Ascolaimus elongatus* и объединять друг с другом. Они различаются размерами и пропорциями стомы (у *Ascolaimus longisetosus* длина стомы 17 мкм, она в 3 раза превышает максимальную ширину; у *Ascolaimus tenuis* длина стомы 8.6 мкм, она превышает ширину лишь в 2 раза; ширина амфиды первого — $1/3$ соответствующего диаметра, второго — $1/4$ соответствующего диаметра). Виды имеют также различную форму спикул (у *Ascolaimus tenuis*, как у большинства видов этого рода, головка спикул заострена, на дистальном конце имеется крючок, тогда как у *Ascolaimus longisetosus* головка округлая, на дистальном конце крючка нет). Кроме того, оба вида отличаются от других (где этот признак был учтен) низким положением поры ренетты: у большинства пора лежит на расстоянии 3—4 головных диаметров от переднего конца, у этих форм она находится в области нервного коль-

ца. Это говорит о том, что объединять эти виды и считать их синонимами *Ascolaimus elongatus* нельзя. Нет полной уверенности в том, что виды, описанные Крайсом [7] и Шульцем [8], следует отнести к роду *Ascolaimus*: наши сомнения базируются на положении поры ренетты, форме спикул у *Ascolaimus longisetosus* и указании Крайса [7] на то, что его вид имеет 6 головных щетинок (хотя на рисунке их указано 4). Но если допустить, что эти два вида можно отнести к роду *Ascolaimus*, то уж никак нельзя признать, что это один и тот же вид.

В 1921 г. описывается как новый вид *Ascolaimus elongatus* Skwarra, 1921. Автор [10] отмечает его сходство с *Monhy-steria elongata* Bütschli, 1874. Обе формы встретились в Балтийском море, правда, Скваarra [10] нашла свой вид в опресненном участке. Может быть с этим и связаны небольшие различия между ними: форма, найденная Сквааррой [10], несколько мельче и имеет относительно более длинные головные сенсиллы. Однако самцов в ее материале не было, что затрудняет их сравнение. Весьма вероятно, что формы, обнаруженные Бючли [3] и Сквааррой [10], принадлежат к одному виду.

В Средиземном море был найден вид *Ascolaimus mediterraneus* Brunetti, 1949. Описание его практически не приводится: указаны только длина тела и значение индексов, а вместо необходимых рисунков дано изображение хвоста самки с очередным расположением каудальных желез. Брунетти [2] отмечает, что найденный им вид во всем сходен с *Ascolaimus elongatus* и единственным отличием оказывается вышеуказанное расположение каудальных желез. На основании того, что и у других видов *Ascolaimus* было обнаружено подобное же расположение этих желез, Герлах [5] признал этот вид синонимом *Ascolaimus elongatus*. В той же работе он дает описание средиземноморского вида по своим материалам. Герлах [5] считает, что найденная им форма и вид, описанный Брунетти [2] это все один и тот же вид *Ascolaimus elongatus*. Достоверно разобраться в этом вопросе мешает плохое описание Брунетти [2]. Но все же можно предположить, что в Средиземном море было встречено два вида. Длина тела нематоды, которую описал Брунетти [2] — 3200 мкм, «с»=24. У вида, обнаруженного Герлахом [5], эти цифры соответственно равны 1900—2100 мкм и с=16. Для окончательного решения вопроса неизвестным оказывается строение спиккулярного аппарата: Брунетти [2] описал свой вид только по самкам. У формы, описанной Герла-

хом [5], обнаружен половой диморфизм, который проявляется в различных размерах и положении амфид у самца и самки. Невозможность сравнивать самцов этих форм оставляет вопрос о их видовой принадлежности до конца не разрешенным. Однако трудно предположить, что нематоды с размерами тела 1900 и 3200 мкм относятся к одному виду.

Герлах [5] описывал *Ascolaimus elongatus* с побережья Шпицбергена, Бресслау и Стекховен [1] — из Северного моря. Эти два вида отличаются длиной тела и длиной головных сенсилл (у шпицбергенской формы $L=3300$ мкм, головные сенсиллы = 2 головным диаметрам, у североморской формы $D=4000-5000$ мкм, головные сенсиллы = 1 головному диаметру). Бресслау и Стекховен [1] дают очень краткое описание своей формы. Для нас остаются неизвестными форма хвоста, положение поры ренетты и размеры спикул.

Вид *Ascolaimus elongatus* упоминается в литературе еще в 46 работах. Из них 33 раза он был обнаружен в Северном море, датских проливах, Балтийском и Норвежском морях, 9 раз в Средиземном море и Бискайском заливе, 4 раза у Атлантического побережья США [6]. Трудно предположить, что такое распространение имеет один вид. Герлах и Рима [6] привели полный список описаний и упоминаний рода *Ascolaimus*, все виды его сведены в синонимику к *Ascolaimus elongatus*. Ознакомившись со списком находжений *Ascolaimus*, трудно поверить, что это монотипический род. При попытке глубже изучить ранее описывавшиеся формы, мы все время наталкиваемся на чрезмерную краткость описаний, неполноту приведенных данных, а в большинстве случаев авторы вообще не утруждали себя достаточно полными и грамотными морфологическими характеристиками видов, и все встретившиеся формы рода *Ascolaimus*, механически относили к виду *Ascolaimus elongatus*, что и сделало этот род монотипическим.

Я считаю, что впредь, до получения каких-либо новых данных, вид *Ascolaimus elongatus* следует ограничить следующими признаками: длина тела около 3000—4000 мкм, $a=70-80$, $b=15-18$, $c=13-20$, длина головных сенсилл от 1.5 до 2 головных диаметров, губные сенсиллы не развиты, кутикула имеет тонкую нежную кольчатость, амфиды лежат у нижнего края заднего конуса стомы, они округлых очертаний (свернутая в один оборот спираль), ширина их от $1/3$ до $1/2$ соответствующего диаметра, пора ренетты лежит на расстоянии 3—4 головных диаметров от переднего конца тела, хвост широкий, толстый, конической формы,

спикулы имеют на проксимальном конце заостренную головку, на дистальном — вентрально загнутый крючок.

Для того, чтобы или подтвердить или синонимизировать виды, входящие в состав рода *Ascolaimus*, необходимы новые дополнительные данные. Совершенно недопустимо сводить в синонимы все ранее описанные виды этого рода, руководствуясь неточными и неполными описаниями.

В коллекции Зоологического института АН СССР оказались 2 экз. нематод, которые следует отнести к новому виду рода *Ascolaimus* — *Ascolaimus tchesunovi* sp. n. Голотип этого вида хранится в коллекции Зоологического института под № 5469. Приводим описание этого вида.

***Ascolaimus tchesunovi* sp. n.** (см. рисунок).

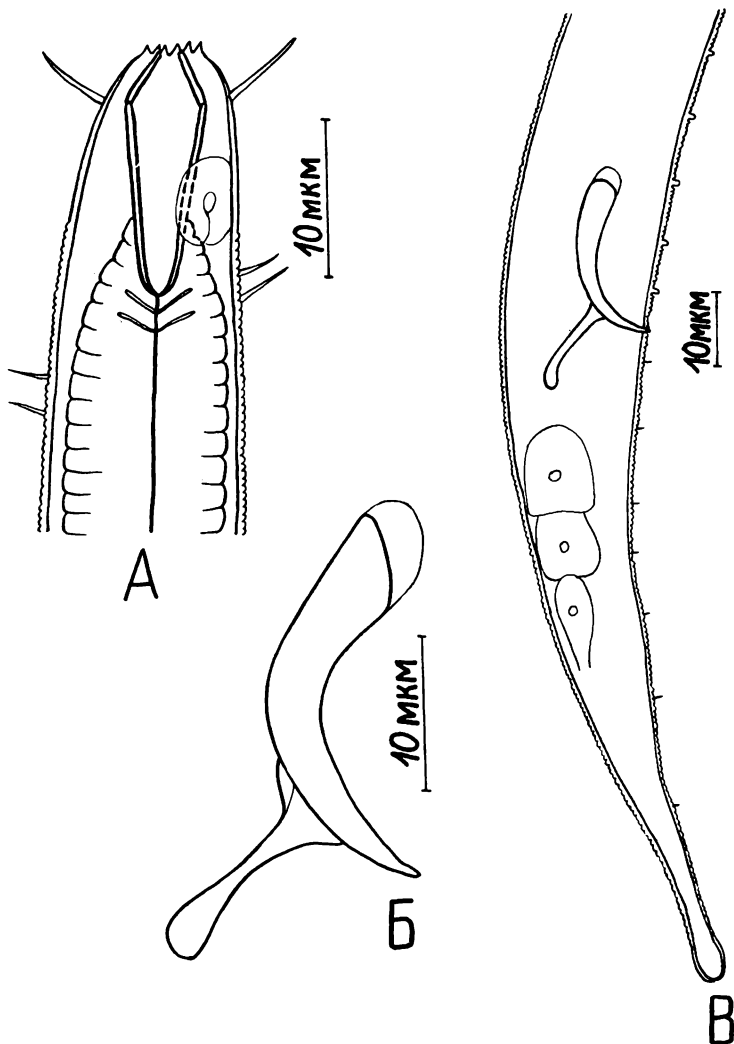
Голотип ○ $L=940$ мкм, $a=39$, $b=7.0$, $c=12.0$.

Паратип ○ $L=1092$ мкм, $a=47$, $b=7.9$, $c=12.4$.

Тело одинаковой ширины от середины до ануса, к переднему концу сужается в 4 раза. Покрывающая его кутикула тонкая, с нежной, слабо заметной кольчатостью. Губы несут отчетливые заостренные сенсиллы. 4 головные сенсиллы имеют длину 4—5 мкм, что составляет 1/2 соответствующего диаметра. Длина цервикальных щетинок 3 мкм. На хвосте имеется 5 пар совсем крошечных щетинок — менее 1 мкм. Преанально располагается 6 пар очень маленьких папилл. Стома, как у всех видов этого рода имеет форму двух конусов, сложенных основаниями. Длина верхнего конуса 3—4 мкм, нижнего — 10—11 мкм. Ширина в самой широкой части стомы 5—6 мкм. Пищевод постепенно расширяется от стомы к его основанию, длина его 133—138 мкм. Амфиды находятся на расстоянии 7—8 мкм от переднего конца, диаметр их 5 мкм, что соответствует 1/2 соответствующего диаметра. Пора ренетты лежит на расстоянии 29—37 мкм от переднего конца, что соответствует 5—6 головным диаметрам. Ширина тела у головного конца — 5—6 мкм, у основания пищевода и у ануса 21 мкм, в середине тела — 24 мкм.

Этот вид имеет характерную форму хвоста: в отличие от большинства видов этого рода, имеющих широкий конический хвост, у описываемого вида хвост цилиндро-конический с заметным утолщением на конце. Коническая его часть в 3.5 раза превышает по длине цилиндрическую. Общая длина хвоста 78—89 мкм.

Особенное строение имеют и спикулы этого вида. Они имеют серповидную форму, длина их по дуге 24 мкм. Отчетливо отделенной головки нет — от проксимального к дистальному концу происходит плавное сужение тела спикул, ди-



Ascolaimus tchesunovi sp. n. (голотип)

А — головной конец, Б — спикулы, В — хвост самца.

стальной конец застрен. Этим спикулы описываемого вида отличаются от спикул других видов, имеющих заостренный проксимальный конец и крючок на дистальном конце. Рулек нашего вида имеет длинный отросток характерной формы — он заметно сужен в середине, а на конце имеет округлое

булавовидное расширение. Длина отростка рулька 10—13 мкм.

Дифференциальный диагноз. Характерные признаки вида *Ascolaimus tchesunovi*: мелкие размеры, форма спиккулярного аппарата, наличие преанальных папилл и каудальных щетинок, расположение поры ренетты на расстоянии 6 головных диаметров от переднего конца тела.

Место нахождения. Черное море, Крым, близ пос. Инкерман, опресненный участок у Черной речки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bresslau E., Schuurmans-Stekhoven J. H. Marine freilebende Nematoden aus der Nordsee. Bruxelles, 1940.
2. Brunetti B. Contributio alla conoscenza dei Nematodi del M. Tirreno. II. Alcune specie appartenenti alle famiglie: Enoplidae, Cyatholaimidae, Chromadoridae, Axonolaimidae//Monitore zool. ital. 1949. Vol. 57.
3. Bütschli O. Zur Kenntniss der freilebenden Nematoden, insbesondere der des Kieler Hafens//Abh. senkenb. naturforsch. Ges. 1874. Bd 9.
4. Ditlevsen H. Marine freeliving Nematodes from Danish waters //Vid. Medd. Dansk. naturh. Foren. 1919. Vol. 70.
5. Gerlach S. A. Die Nematodenbesiedlung des Sandstrandes und des Küstengrundwassers an der italienischen Küste. I. Systematischer Teil.//Arch. zool. ital. 1953. Bd 37.
6. Gerlach S. A., Riemann F. The Bremerhaven Checklist of Aquatic Nematodes A catalogue of Nematode Adenophorea excluding the Dorylaimida//Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhave, 1973. Suppl. 4, H. 1.
7. Kreis H. A. Zur Kenntnis der freilebenden marinen Nematoden//Schriften für Süßwasser und Meereskunde. 1924. H. 6.
8. Schulz E. Beiträge zur Kenntnis mariner Nematoden aus der Kieler Bucht//Zool. Jahrb. (Syst.). 1932. Bd 62.
9. Schuurmans-Stekhoven J. H., De Coninck L. Zur Synonymie von *Ascolaimus elongatus* (Bütschli)//Zool. Anz. 1932. Bd 99.
10. Skwarra E. Diagnosen neuer freilebender Nematoden Ostpreussens//Zool. Anz. 1921. Bd 53.

УДК 595.132

В. Г. ГАГАРИН

(Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
АН СССР)

К системе и филогении свободноживущих нематод (Nematoda)

Приводится перечень высших таксонов нематод до ранга семейства. Более подробно, до родового ранга, анализируется отр. *Agaeolaimida*. Рассмотрены филогенетические отношения внутри класса нематод.

© В. Г. Гагарин

Вопрос о системе и основных направлениях эволюции круглых червей становится все более актуальным. В последние два десятилетия опубликован ряд работ, посвященных данной проблеме [1—3, 5—7, 10, '1]. Это связано как с расширением фаунистических рабст, так и с интенсификацией и углублением исследований по морфологии, гистологии и эмбриологии червей.

В настоящей статье автор приводит свое представление о системе свободноживущих нематод и филогенетических отношениях внутри данной группы. За основу взята система свободноживущих нематод по Лоренцену [9], но сделаны значительные изменения.

Класс нематод подразделяется на 3 подкласса: *Torquentea*, *Penetrea* и *Secernentea* [по: 3]. Подклассы подразделяются на надотряды (окончание названия таксона — *ia*), отряды (окончание названия таксона — *ida*), подотряды (окончание названия таксона — *ina*).

Ниже приведен перечень подчиненных таксонов в классе нематод. Таксоны паразитических нематод даны до ранга отряда, свободноживущих червей — до ранга семейства, а система отр. *Araeolaimida* проанализирована до родового ранга.

Класс *Nematoda* Rudolphi, 1808

Подкласс *Torquentea* Andrassy, 1974

Надотряд *Monhysteria* Filipjev, 1929

Отряд *Monhysterida* Filipjev, 1929

Надсемейство *Monhysteroidea* de Man, 1876

Семейства *Monhysteridae* de Man 1876

Xyalidae Chitwood, 1951

Sphaerolaimidae Filipjev, 1918

Надсемейство *Siphonolaimoidea* Filipjev, 1918

Семейства: *Siphonolaimidae* Filipjev, 1918

Linhomoeidae Filipjev, 1922

Отряд *Desmoscolecida* Sch. Stekhoven, 1950

Семейства *Desmoscolecidae* Schepotieff, 1907

Meyliidae de Coninck, 1965

Отряд *Araeolaimida* de Coninck et Sch. Stekhoven, 1933

Надсемейство *Leptolaimoidea* Örley, 1882

Семейство *Leptolaimidae* Örley, 1882

Подсемейство *Leptolaiminae* Örley, 1882

Роды *Leptolaimus* de Man, 1876, *Antomicron* Cobb, 1920, *Alaimella* Cobb, 1920, *Anomonema* Hopper, 1963, *Carib-plectus* Andrassy, 1973, *Cricolaimus* Southern, 1914, *Cynura* Cobb, 1920, *Domorganus* Goodey, 1947,

- Leptolaimoides Vitiello, 1971, Pakira Yeates, 1967, Paraplectonema Strand, 1934, Plectolaimus Inglis, 1966.
- Подсемейство Anonchinae Andrassy, 1973
- Роды Anonchus Cobb, 1913, Hacconus Andrassy, 1973, Assia Gerlach, 1957
- Подсемейство Halaphanolaiminae de Coninck et Sch. Stekhoven, 1933
- Роды Halaphanolaimus Southern, 1914, Aphanolaimus de Man, 1880, Paraphanolaimus Micoletzky, 1923, Stefanolaimus Ditlevsen, 1919
- Семейство Camacolaimidae Micoletzky, 1924
- Роды Camacolaimus de Man, 1889, Anguinoides Chitwood, 1936. Camacolaimoides de Coninck et Stekhoven, 1933, Dagda Southern, 1914, Diodontolaimus Southern, 1914, Deontolaimus de Man, 1880, Ionema Cobb, 1920, Nekrellia Coob, 1920, Onchium Cobb, 1920, Procamacolaimus Gerlach, 1954
- Семейство Rhadinematidae Lorenzen, 1981
- Род Rhadinema Cobb, 1920
- Семейство Tarvaidae Lorenzen, 1981
- Род Tarvaia Allgen, 1934
- Семейство Aegialolaimidae Lorenzen, 1981
- Роды Aegialolaimus de Man, 1907, Cyartonema Cobb, 1920, Diplopeltoides Gerlach, 1962, Paraterschellingia Kreis in Stekhoven, 1935
- Семейство Rhabdolaimidae Chitwood, 1951
- Роды Rhabdolaimus de Man, 1880, Rogerus Hoeppli et Chu, 1934, Siryngolaimus de Man, 1888
- Семейство Haliplectidae Chitwood, 1951
- Роды Haliplectus Cobb, 1913, Setoplectus Vitiello, 1971
- Семейство Peresianidae Vitiello et de Coninck, 1968
- Род Manunema Gerlach, 1957
- Надсемейство Plectoidea Orley, 1880
- Семейство Plectidae Orley, 1880
- Подсемейство Plectinae Orley, 1880
- Роды Plectus Bastian, 1865, Anaplectus de Coninck et Stekhoven, 1933, Ceratoplectus Andrassy, 1984, Chiloplectus Andrassy, 1984, Perioplectus Sanwal in Gerlach et Riemann, 1973
- Подсемейство Wilsonematinae Chitwood, 1951
- Роды Wilsonema Cobb, 1913, Anthonema Cobb, 1906, Ereptonema Anderson, 1966, Picholaimus Cobb, 1920, Tylocephalus Crossman, 1933, Wilsereptus Chawla,

- Khan et Saha, 1975, *Wilsotylus* Chawla, Khan et Prasad, 1970
- Семейство Teratocephalidae Andrassy, 1958
- Подсемейство Teratocephalinae Andrassy, 1958
- Род Teratocephalus de Man, 1876
- Подсемейство Metateratocephalinae Eroshenko, 1973
- Род Euteratocephalus Andrassy, 1958
- Семейство Chronogasteridae Gagarin, 1975
- Род Chronogaster Cobb, 1913
- Надсемейство Axonolaimoidea Filipjev, 1918
- Семейство Axonolaimidae Filipjev, 1918
- Роды Axonolaimus de Man, 1889, Apodontium Cobb, 1920, Ascolaimus Ditlevsen, 1919, Margonema Cobb, 1920, Odontophora Bütschli, 1874, Odontophoroides Boucher et Helleuet, 1977, Parascolaimus Wieser, 1959, Parodontophora Timm, 1963, Pseudolella Cobb, 1920, Synodontium Cobb, 1920
- Семейство Diplopeltidae Filipjev, 1918
- Подсемейство Diplopeltinae Filipjev, 1918
- Роды Diplopeltis Cobb in Stiles et Hassal, 1905, Araeolaimus de Man, 1828, Campylaimus Cobb, 1920, Diplopeltula Gerlach, 1950, Metaraeolaimoides de Coninck, 1936, Pararaeolaimus Timm, 1961, Pseudaraeolaimus Chitwood, 1951, Southerniella Allgen, 1932, Striatodora Timm, 1961
- Подсемейство Cylindrolaiminae Micoletzky, 1922
- Род Cylindrolaimus de Man, 1880
- Семейство Comesomatidae Filipjev, 1918
- Подсемейство Comesomatinae Filipjev, 1918
- Роды Comesoma Bastian, 1865, Metacomesoma Wieser, 1954, Paracomesoma Hope et Murphy, 1972
- Подсемейство Dorylaimopsinae de Coninck, 1965
- Роды Dorylaimopsis Ditlevsen, 1918, Hopperia Vitiello, 1969, Metasabatieria Timm, 1961, Paramesonchium Hopper, 1967, Vasostoma Wieser, 1954
- Подсемейство Sabatieriinae Filipjev, 1934
- Роды Sabatieria de Rouville, 1903, Cervonema Wieser, 1954, Laimella Cobb, 1920, Pierricka Vitiello, 1970, Scholpaniella Sergeeva, 1973
- Надотряд Chromadoria de Coninck, 1965
- Отряд Chromadorida Chitwood, 1933
- Подотряд Chromadorina Chitwood et Chitwood, 1937
- Семейства Chromadoridae Filipjev, 1917
- Ethmolaimidae Filipjev et Sch. Stekhoven, 1941

- Neotonchidae Wieser et Hopper, 1966
- Achromadoridae Gerlach et Riemann, 1973
- Cyatholaimidae Filipjev, 1918
- Selachinematidae Cobb, 1915
- Подотряд Desmodorina de Coninck, 1965
- Надсемейство Desmodoroidea Filipjev, 1922
- Семейства Desmodoridae FILIPJEV, 1922
 - Ceranonematidae Cobb in Cobb, 1933
- Надсемейство Microlaimoidea Micoletzky, 1922
- Семейства Microlaimidae Micoletzky, 1922
 - Aponchiidae Gerlach, 1963
 - Monoposthiidae Filipjev, 1934
- Подотряд Draconematina de Coninck, 1965
- Семейства Draconematidae Filipjev, 1918
 - Epsilonematidae Steiner, 1927
- Подкласс Penetrantea Andrassy, 1974
- Надотряд Enoplia Pearse, 1942
- Отряд Enoplida Filipjev, 1929
- Подотряд Enoplina Chitwood et Chitwood, 1937
- Семейства Enoplidae Dujardin, 1845
 - Thoracostomopsidae Filipjev, 1927
 - Anoplostomatidae Gerlach et Riemann, 1974
 - Phanodermatidae Filipjev, 1927
 - Anticomidae Filipjev, 1927
 - Leptosomatidae Filipjev, 1916
- Подотряд Oncholaimina de Coninck, 1965
- Семейства Oncholaimidae Filipjev, 1916
 - Enchelidiidae Filipjev, 1916
- Подотряд Tripyloidina de Coninck, 1965
- Семейства Tripyloidae Filipjev, 1918
 - Tridontolaimidae de Coninck, 1965
 - Rhabdodemaniidae Filipjev, 1934
 - Pandolaimidae Lorenzen, 1981
 - Ironidae de Man, 1876
 - Tobrilidae Filipjev, 1918
 - Tripylidae de Man, 1876
- Подотряд Trefusiina Lorenzen, 1981
- Семейства Trefusiidae Gerlach, 1966
 - Oxystominidae Chitwood, 1935
 - Lauratonematidae Gerlach, 1953
 - Xenellidae de Coninck, 1965
 - Alaimidae Micoletzky, 1922
 - Bastianidae de Coninck, 1935
 - Cryptonchidae Chitwood, 1937

Prismatolaimidae Micoletzky, 1922
 Aulolaimidae Jairajpuri et Hooper, 1968
 Отряд Mononchida Jairajpuri, 1969
 Семейства Mononchidae Filipjev, 1934
 Mylonchulidae Jairajpuri, 1969
 Anatonchidae Jairajpuri, 1969
 Отряд Dorylaimida Pearse, 1942
 Подотряд Batyodontina Coomans et Loof, 1970
 Семейства Batyodontidae Clark, 1961
 Mononchulidae de Coninck, 1965
 Подотряд Diphtherophorina Coomans et Loof, 1970
 Семейства Diphtherophoridae Thorne, 1935
 Trichodoridae Thorne, 1935
 Подотряд Dorylaimina Pearse, 1942
 Отряд Trichocephalida Skrjabin et Schulz, 1937
 Отряд Dioctophymatida Yamaquti, 1961
 Подкласс Secernentea Linstow, 1905
 Надотряд Rhabditia Pearse, 1942
 Отряд Rhabditida Chitwood, 1933
 Отряд Oxyurida Weinland, 1858
 Отряд Strongylida Diesing, 1851
 Надотряд Diplogasteria Maggenti, 1982
 Отряд Diplogasterida Micoletzky, 1922
 Отряд Drilonematida Maggenti, 1979
 Отряд Ascaridida Skrjabin et Schulz, 1940
 Отряд Spirurida Chitwood, 1933
 Отряд Tylenchida Thorne, 1949

Ниже приводится морфологическая характеристика принятых крупных таксонов.

Надотр. Monhysteria. Кутикула гладкая или кольчатая, без склеротических, редко с латеральной дифференцировкой. Головные тангорецепторы расположены в 2 или 3 круга, иногда к ним присоединяются пучки соматических щетинок. Отверстия амфидов разнообразные: круглые, в форме простой спирали, петлевидные или иногда гигантские, спиральные. Стома неразвита или небольшая, цилиндрическая (рис. 1). Пищевод цилиндрический или с базальным бульбусом. Половые трубки самок парные или непарные. Спиккулы парные; рулек, как правило, имеется. Преанальные супплементы имеются или отсутствуют.

Основные морфологические признаки, на основании которых нематоды объединены в надотряд — слаборазвитая, как правило, невооруженная стома и гладкая или кольчатая кутикула без ареоляций и склеротических.

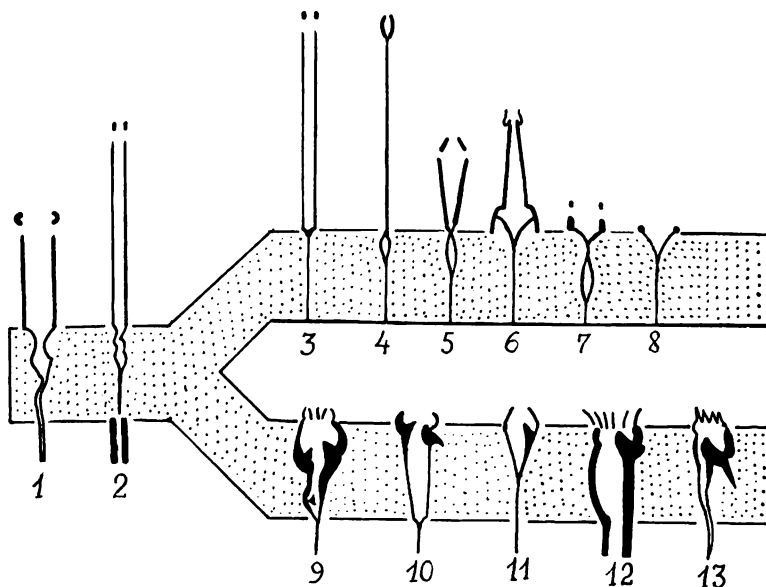


Рис. 1. Типы ротовой полости в подклассе Turquentea.
 Rody: — Anaplectus, 2 — Haliplectus, 3 — Leptolaimus, 4 — Araeolaimus,
 5 — Axonolaimus, 6 — Siphonolaimus, 7 — Metalinhomoeus, 8 — Theristus,
 9 — Microlaimus, 10 — Ethmolaimus, 11 — Spirina, 12 — Metachromadora,
 13 — Allgeniella [no: 4].

Морские свободноживущие формы, имеются пресноводные и почвенные виды, несколько видов — комменсалы беспозвоночных.

Отр. Monhysterida. Кутикула гладкая или кольчатая. Головные тангорецепторы расположены в 2 или 3 круга, последние два круга часто в виде щетинок, которые сближены. На голове нередко пучки соматических щетинок. Отверстия амфидов круглые. Пищевод цилиндрический, очень редко несет базальный бульбус. Половые трубки самок парные или непарные, но всегда прямые, без загибов. Спикулы парные, рулек имеется. Преанальные супплекменты отсутствуют.

Морские свободноживущие формы, реже в пресной воде и почве, несколько видов — комменсалы беспозвоночных.

Ревизия монхистерид проведена Лоренцем [9]. За основу принято его таксономическое деление данного отряда, но с большими изменениями. Надсем. Desmoscolecoida возведено в ранг отряда [по: 3, 5]. В отряд не включена большая группа нематод надсем. Axonolaimoidea. Она переносит-

ся в отр. *Araeolaimida*, о чем более подробно будет сказано ниже.

Отр. *Desmoscolecida*. Хорошо морфологически обособленная группа нематод. Тело укороченное, вздутое. Кутикула кольчатая, иногда инкрустирована гранулами. Кольца кутикулы часто крупные. Головные тангорецепторы расположены в 3 круга, причем первые два представлены папиллами, а третий — 4 длинными щетинками, которые сидят на цоколях. Отверстия амфидов круглые. Кроме обычных соматических щетинок на теле имеются особые прикрепительные щетинки, сидящие на цоколях. Стома маленькая или практически отсутствует. Пищевод цилиндрический, со слабо развитой мускулатурой. Половые трубки самок парные, прямые. Спиккулы парные, рулек имеется. Преанальные слепые элементы отсутствуют.

Громадное большинство видов обитает в море, единичные формы в пресной воде и почве.

Принимается полностью систематическое деление данной группы по Лоренцену [9].

Отр. *Araeolaimida*. Кутикула кольчатая, без склероций, но иногда с точечной ареоляцией (род *Euteratocephalus*, некоторые *Comesomatidae*). Головные тангорецепторы расположены в 3 круга, причем первые два, как правило, представлены папиллами, а третий — 4 щетинками. Если во втором круге щетинки, то они всегда более короткие, чем таковые третьего круга. Отверстия амфидов круглые, спиральные, петлевидные. Стома плохо развита, часто цилиндрическая, вынесена далеко вперед. Пищевод цилиндрический или с базальным бульбусом, который может иметь дробильный аппарат. Пищевод, в большинстве случаев, снабжен «трубчатым образованием» (рис. 2). Половые трубки самок парные, прямые или с загибом. Спиккулы парные, рулек имеется или отсутствует.

Свободноживущие морские, реже пресноводные и почвенные формы.

Основные диагностические признаки: кутикула кольчатая, без склероций; первые два круга головных тангорецепторов, как правило, представлены папиллами, а третий — 4 щетинками; стома плохо развита, часто цилиндрическая, вынесена вперед; в пищеводе имеется «трубчатое образование».

Отряд подразделен на 3 надсем.: *Leptolaimoidea*, *Plectoidea* и *Axopolaimoidea*. Лоренцен [9] на основании того, что самки последнего надсемейства имеют прямые, без загибов яйцники, перевел эту группу в отр. *Monhysterida*.

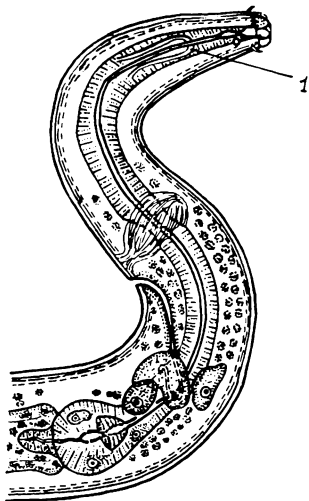


Рис. 2. Передний конец
Plectus parietinus

1 — трубчатое образование.

Нам кажется это не совсем правильным, так как черви из других крупных таксонов имеют, хотя и редко, прямые, без загибов яйцники. Это виды родов *Rhabdolaimus* (*Rhabdolaimidae*, *Araeolaimida*), *Manunema* (*Peresianidae*, *Araeolaimida*), *Aponchium*, *Calomicrolaimus*, *Microlaimus* (*Desmodorina*, *Chromadorida*), *Cytolaimium exile* (*Enoplida*). Не принимаются также некоторые семейства, которые выделил Лоренцен [9]. Так, нет никаких морфологических критериев для выделения видов рода *Domorganus* в самостоятельное сем. *Ohridiidae*. Не принимается сем. *Tubolaimoididae* Lorenzen, 1981, а род *Tubolaimoides* Gerlach, 1963, переносится в сем. *Linhomoeidae* (по Gerlach et Riemann, 1973). Не принимается сем. *Paramicrolaimidae* Lorenzen, 1981, а единственный входящий в него род *Paramicrolaimus* Wieser, 1954 переводится в сем. *Desmodoridae* [по: 8]. Семейства *Aulolaimidae* Jairajpuri et Hooper, 1968 и *Bastianidae* de Coninck, 1935 переводятся в отр. *Enoplida*. Сем. *Prismatolaimidae* Micoletzky, 1922 переносится также в отр. *Enoplida* и принимается трактовка его по Герлаху и Риеманну [5], т. е. подразделяются на 3 подсемейства: *Prismatolaiminae* Micoletzky, 1922, *Odontolaiminae* Gerlach, Riemann, 1974 и *Onchulinae* Andrassy, 1963.

Надсем. *Leptolaimoidea*. Кутикула кольчатая, без ареоляций. Пишевод в большинстве случаев цилиндрический, реже не-

сет базальный бульбус (но без дробильного аппарата). Половые трубки самок парные, с загибом.

Надсем. Axonolaimoidea. Кутикула кольчатая, иногда ареолирована точками. Стома слабо развита, в передней части может иметь 3 (Comesomatidae) или 6 (Axonolaimidae) зубовидных структур. Пищевод цилиндрический, без базального бульбуса. Половые трубки самок прямые, без загибов.

Надсем. Plectoidea. Кутикула кольчатая, иногда ареолирована точками. Стома цилиндрическая, не вооружена зубами и онхами. Пищевод несет хорошо выраженный бульбус с дробильным аппаратом. Половые трубки самок парные с загибом.

Надотр. Chromadoria. Кутикула отчетливо кольчатая, обычно со склероциями в виде точек и бляшек, иногда приобретает вид чешуек или черепицы. Головные тангорецепторы в 3, реже в 2 круга, последний, а иногда и предпоследний представлены щетинками. Отверстия амфидов щелевидные, спиральные, круглые, реже в форме петель. Ротовая полость охвачена тканью пищевода и вооружена, как правило, онхами или зубами, вестибулум с кутикулярными утолщениями (ребрами) (рис. 1). Пищевод, в большинстве случаев, с явственным базальным бульбусом. Половые трубки самок, за редким исключением, парные, с загибом, реже непарные. Спикулы парные, иногда редуцированы, замещены рульком (Monoposthiidae). Преанальные супплементы имеются или отсутствуют.

Свободноживущие морские формы, реже обитают в пресной воде и почве.

Один отр. Chromadorida объединяет 3 подотряда.

Подотр. Chromadorina. Кутикула кольчатая, орнаментирована склероциями в виде точек или бляшек и, как правило, с латеральной дифференцировкой. Отверстия амфидов щелевидные или спиральные. Ротовая полость небольшая, вооружена зубами или онхами.

Таксономическое деление подотряда принимается полностью по Лоренцену [9] в его трактовке надсем. Chromadoidea Filipjev, 1917.

Подотр. Desmodorina. Кутикула кольчатая, часто приобретает вид чешуек или черепиц. На головном конце кутикула гладкая, резко отличается от таковой на теле, в связи с чем на переднем конце образуется своего рода головной панцирь. Отверстия амфидов круглые, спиральные, реже петлевидные. Стома слабо развита, как правило, без онхов и зубов. Пищевод с явным базальным бульбусом.

За основу таксономического деления подотряда принимается трактовка его Андраши [3], но с учетом некоторых таксономических разработок Лоренцена [9].

Подотр. *Draconematina*. Морфологически абберантная группа червей. Тело при фиксации изогнуто в форме Σ , S, Z. В заднем отделе или в середине тела имеются своеобразные холодильные щетинки. У некоторых видов такие же щетинки расположены на головном конце тела. Часто передний конец тела вздут. Отверстия амфидов имеют двойной контур, в форме крючка или в одну спираль. Пищевод мускулистый, как правило, имеет базальный бульбус.

Таксономическое деление подотряда полностью принимается по Андраши [3].

Отр. *Ecnoplida*. Кутикула, в большинстве случаев, гладкая. Головные тангоресепторы в 2 или 3 круга. Если головные тангоресепторы неравной длины, то 6 щетинок второго круга длиннее 4 щетинок третьего круга. Отверстия амфидов карманообразные, реже спиральные. Пищевод мускулистый, цилиндрический. Ротовая полость разнообразна по форме, часто вооружена зубами, челюстями, онхами. Половые трубки самок парные, реже непарные. Спиккулы сарные, рулек имеется, реже редуцирован. Супплементы имеются или отсутствуют.

Свободноживущие морские, пресноводные, редко — почвенные формы.

Подотр. *Ecnoplina*. Кутикула визуально гладкая. На переднем конце тела кутикула расслаивается, причем внутренний слой ее формирует так называемую головную капсулу. Метанемы имеются. Ротовая полость слабо или хорошо развита, вооружена часто подвижными зубами или своеобразными «челюстями». Самцы, как правило, несут 1 трубчатый преанальный супплемент.

Таксономическое деление подотряда принято по Лоренцену [9], в его трактовке надсем. *Ecnoploidea* Dujardin, 1845, но с изменениями. В подотряд включено сем. *Leptosomatidae* Filipjev, 1916.

Подотр. *Oncholaimina*. Кутикула визуально гладкая. Стома обширная, бочковидная, вооружена дорзальным и одним или более субвентральными зубами. Ткани пищевода охватывают только задний конец стомы. Самки часто имеют так называемую «систему де Мана». Преанальные супплементы папилловидные или шишковидные.

Таксономическое деление подотряда принимается полностью по Лоренцену [9], в его трактовке *Oncholaimacea* и *Oncholaimoidea* Filipjev, 1916.

Подотр. Tripylodina. Губ три или шесть. Кутикула гладкая или кольчатая. Кутикула на головном конце не расслаивается и не формирует головной капсулы. Ренетта часто имеется, проток ее открывается ниже конца пищевода. Каудальные железы лежат в области хвоста.

Таксономическое деление подотряда принимается по Лоренцену [9], но с небольшим дополнением. Вводится сем. *Igonidae* de Man, 1876.

Подотр. Trefusiina. Морфологически очень разнокачественный таксон. Кутикула гладкая или кольчатая. Метанемы отсутствуют. Как правило, два круга головных тангорецепторов, причем нередко они сильно отстоят друг от друга. У большинства обследованных видов ренетта не найдена. Если каудальные железы имеются, то лежат всегда в области хвоста.

Таксономическое деление приводится по Лоренцену [9] в его трактовке отр. *Trefusiida*, но с большим дополнением. В таксон вводятся следующие семейства: *Oxystominidae* Chitwood, 1935, *Alaimidae* Micoletzky, 1922, *Bastianidae* de Coninck, 1935, *Cryptonchidae* Chitwood, 1937, *Prismatolaimidae* Micoletzky, 1922 (вместо *Onchulidae* в трактовке Лоренцена), *Aulolaimidae* Jairajpuri et Hooper, 1968. Отряды *Mononchida*, *Dorylaimida* и подкласс *Secernenta* не анализируются, а принимаются как таковые по Лоренцену [9] и Инглизу [7].

Нематоды являются очень древними беспозвоночными животными. Сформировались они как самостоятельная группа первичнополостных червей еще до кембрия [10]. Так как палеонтологического материала в наличии не имеется, кроме единичных находок нематод в янтаре, восстановить последовательность морфологических преобразований червей в процессе филогенеза практически невозможно, только гипотетически, путем сравнения морфологии, гистологии и эмбриологии ныне существующих форм.

Наиболее близки к анцестральным червям *Torquentea*, а внутри них морфологически более просто устроены нематоды сем. *Monchysteridae* [1, 3]. Прimitивными признаками являются тонкая, мелкокольчатая кутикула, лишенная всякой ареоляции, круглые отверстия амфидов, три круга головных тангорецепторов, стома не развита, практически отсутствует, пищевод цилиндрический, без базального бульбуса, ренетта одноклеточная, мешковидная, половые трубки самок и самцов непарные, прямые, преанальные суппле-

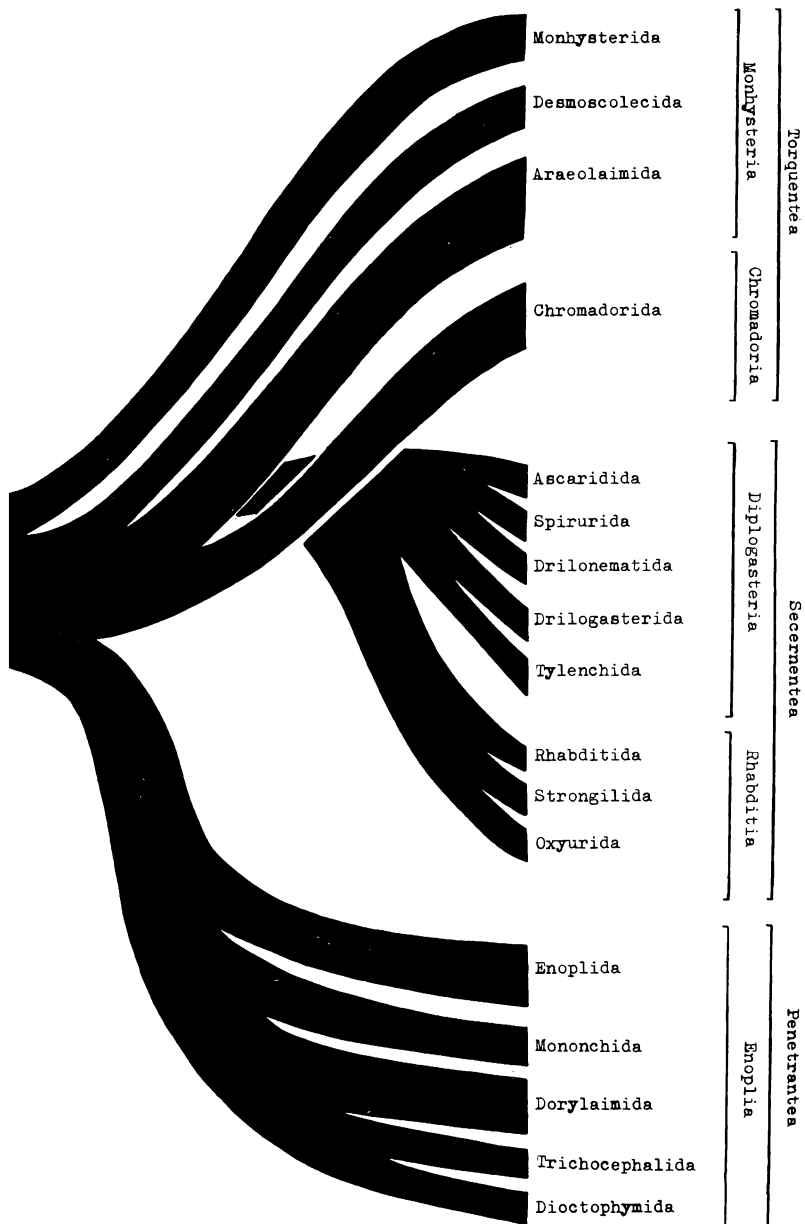


Рис. 3. Филогенетическое древо нематод
(оригинал).

менты отсутствуют. Морфологически очень близки к монхистеридам виды семейств Leptolaimidae и Rhabdolaimidae (отряд Aгаеолаймиды). Вобщем, ареолаймиды показывают морфологическое сходство со всеми существующими в настоящее время крупными таксонами. По всей вероятности, в прошлом анцестральные Агаеолаймиды были той центральной группой нематод, от которой пошла радиальная эволюция (рис. 3). Это подтверждают и палеонтологические находки. Нематоды из янтаря наиболее близки к нематодам из современного сем. Leptolaimidae (Агаеолаймиды).

Примитивные, низшие Enoplida, а ими считаются черви, входящие в подотр. Trefusiina, показывают морфологическое сходство также с лептолаймидами. Виды родов Bastiana, Prismatolaimus, Alaimus, Cryptonchus занимают промежуточное положение между отрядами Enoplida и Агаеолаймиды и отнесены к первому с большой натяжкой [3, 9].

Черви из отр. Chromadorida более всех других нематод сходны с ареолаймидами. Высокоорганизованные хроматориды (подотр. Chromadorina) выводятся из ареолаймид через надсемейство Microlaimoidea [8].

У десмосколецид (отр. Desmoscolecida) прослеживается связь с отр. Агаеолаймиды через род Peresiana (надсемейство Leptolaimoidea) [4].

Общепринята в настоящее время гипотеза, по которой предками настоящих Secernentea являются анцестральные Plectoidea. В дальнейшем эволюция сецернентов пошла по двум направлениям: сапробиос, зоопаразитизм — линия Rhabditia и хищничество, зоо- и фитопаразитизм — линия Diplogasteria (рис. 3) [1, 10, 11].

ЛИТЕРАТУРА

1. М а л а х о в В. В. Нематоды. Строение, развитие, система и филогения. М., 1986.
2. A d a m s o n M. L. Phylogenetic analysis of the higher classification of the Nematoda//Can. J. Zool. 1987. Vol. 65.
3. A n d r a s s y J. Evolution as a basis of the systematization of Nematodes. Budapest, 1976.
4. G e r l a c h S. Die Gattung Haliplectus (Chromadorida, Leptolaimidae), zugleich ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie der Nematoden//Zool. Anz. 1963. Bd. 171.
5. G e r l a c h S., R i e m a n n F. The Bremenhaven checklist of aquatic nematodes. A catalogue of Nematoda Adenophorea excluding the Dorylaimida//Voröf. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, 1973, 1974. Bd 4.

6. Hope W. D., Murphy D. G. A taxonomic hierarchy and checklist of the genera and higher taxa of marine Nematodes//Smithson. Contr. Zool. 1972. Vol. 137.
7. Inglis W. G. An outline classification of the phylum Nematoda//Austral. J. Zool. 1983. Vol. 31.
8. Jensen P. Revision of Microlaimidae, erection of Molgolaimidae fam. n. and remarks on the systematic position of Paramicrolaimus (Nematoda, Desmodorida)//Zool. Scr. 1978. Vol. 7.
9. Lorenzen S. Entwurf eines phylogenetischen systems der freileben Nematoden//Veröff. Inst. Meerestorsch. Bremerhaven, 1981. Bd 7.
10. Maggenti A. R. Nemic relationships and the origins of plant parasitic Nematodes//Plant parasitic nematodes. N. Y.; L., 1971.
11. Maggenti A. R. Nematode higher classification as influenced by species and family concepts//Concepts in nematode systematics. L.; N. Y., 1983.

СОДЕРЖАНИЕ

Коргина Е. М. Пищевое поведение и питание <i>Bothromesostoma essenii</i> и <i>Mesostoma lingua</i> (Turbellaria)	Стр. 3
Маркевич Г. И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Конструктивная технология и кинематика склеритных систем	8
Цалолихин С. Я. Заметки о пресноводных гастротрихах (<i>Gastrot-richa</i>) северо-запада СССР	41
Гагарин В. Г. Фауна свободноживущих нематод водоемов полу-острова Таймыр и замечания о видовых комплексах не-матод в пресных водоемах	44
Кузьмин Л. Л. К фауне нематод обрастаний Северо-Двинской водной системы	50
Цалолихин С. Я. К фауне пресноводных мононхид (<i>Nematoda</i> , <i>Mononchida</i>) Голарктики	54
Гальцова В. В., Павлюк О. Н. Трофическая структура таксоцены свободноживущих морских нематод и стратегия их питания	59
Гальцова В. В. Видовая структура и организация таксоцены нематод литорали Кандалакшского залива Белого моря	67
Маркевич Г. И. Филогения коловраток и эволюция их таксоно-мической системы	74
Смолянок О. И., Белогуров О. И. Морфология и систематическое положение двух видов пелагонематид (<i>Nematoda</i> : <i>Pelago-nematidae</i>) из дальневосточных морей	94
Чесунов А. В. Новые таксоны свободноживущих нематод семей-ства <i>Xyalidae</i> Chitwood, 1951, (<i>Nematoda</i> , <i>Chromadoria</i> , <i>Monhysterida</i>) из Белого моря	101
Сегреева Н. Г. Морфологическая изменчивость <i>Terschellingia longicaudata</i> de Man, 1907 (<i>Nematoda</i> , <i>Monhysterida</i>) в Черном море	117
Алексеев В. М., Бесталанная С. Г. Водные нематоды рода <i>Tripyla</i> из Приморья и вопросы филогении <i>Tripylidae</i> (<i>Nematoda</i> , <i>Enoplida</i>)	129
Платонова Т. А. Анализ видового состава рода <i>Ascolaimus</i> (Ditlevsen, 1919)	144
Гагарин В. Г. К системе и филогении свободноживущих не-матод (<i>Nematoda</i>)	150

Сдано в набор 25.05.90. Подписано в печать 11.02.91. АК 07658.
Формат 84×108¹/₃₂. Печать офсетная. Усл. печ. л. 9,24. Уч.-изд.
л. 9,71. Тираж 600 экз. Заказ 728.

Типография № 2 Министерства печати и массовой информации
РСФСР, 152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 10.