

Soltys A. Helminthofauna ryjoukowatych (Soricidae) Białowieskiego Parku Narodowego // *Acta parasitol polon.*— 1954.— 1, f. 16.— S. 353—388.

Vaucher C. Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe. Etude anatomique, révision taxonomique et biologique // *Rev. suisse zool.*— 1971.— 78, f. 1.— P. 1—113.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 15.01.90

Cestodes of the Genus *Triodontolepis* (Cestoda, Hymenolepididae) of the Ukraine, with Description of *T. torrentis* Cysticeroid. Tkach V. V.— *Vestn. zool.*, 1991, N 2.— An illustrated redescription of three *Triodontolepis* species from water shrews. Cysticeroid of *T. torrentis* is found for the first time. A key to all known species.

УДК 594:575.22+575.858

В. В. Анистратенко, А. А. Байдашников

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ИНВЕРСИИ ЗАВИТОСТИ РАКОВИН У МОЛЛЮСКОВ

В литературе давно и довольно часто сообщается о случаях нахождения в природе брюхоногих моллюсков с завитостью раковин, противоположной обычной для этих групп (Матекин, Иванькова, 1975; Хохуткин, Лазарева, 1975; *Boycott et al.*, 1930 и др.). Имеются сведения об обнаружении целых популяций моллюсков с инвертированной завитостью раковин (Цветков, 1938, 1941; Яблоков, Валецкий, 1971; Шилейко, 1975). Однако единого мнения в отношении систематического положения право- и левозавитых форм одного и того же вида до сих пор не выработано. Одни исследователи склонны рассматривать их как «формы» — так, Б. Н. Цветков (1941) выделил у *Bradybaena lantzi* (L n d h.) две «формы»: *B. l. dextrorsa* и *B. l. sinistrorsa* — другие придают им статус хороших видов (Александров, Сергиевский, 1979).

Представляется важным обсудить вопрос о систематическом положении инвертированных форм, а также возможную эволюционную роль явления инверсии завитости раковин моллюсков.

При изучении наземной малакофауны разных регионов одним из авторов были обнаружены противоположно завитые особи у европейского вида *Cochlodina laminata* (M o n t.) и крымского эндемика *Mentissa canalifera* (R s s m.), кстати, найденные впервые для этих двух видов. Эти обнаружения являются одними из многих примеров находок одиночных особей-инвертов в популяциях брюхоногих моллюсков, отмечаемых в литературе (Хохуткин, Лазарева, 1975; Шилейко, 1984 и др.), поскольку среди многих тысяч обычных левозавитых особей *C. laminata* и *M. canalifera* найдены лишь однажды одна правозавитая раковина первого вида и три второго. Значительно больший интерес представляет обнаружение инвертированных особей у другого крымского эндемика — *Peristoma rupestre* (К г у п.).

Этот вид имеет правозавитую раковину и распространен тоже почти по всему горному Крыму. Однако в центральной и восточной частях Бабуган-Яйлы в его популяциях обнаружено множество левозавитых особей, хотя их численность здесь немного меньше, чем обычных правозавитых. *P. rupestre* на яйле населяет только томиляры (безлесные обнажения известняковых скал), разобщенные горно-луговыми степями на выровненных и пологих участках яйлы, где этот вид не обитает. В других местах горного Крыма, в том числе на соседних яйлах (Ялтинской и Никитской), левозавитых особей этого эндемика не найдено. Следовательно, их обнаружение на Бабуган-Яйле является редким случаем,

когда можно наблюдать становление колонии инвертов в пределах материнской популяции.

Направление спиральной завитости определяется у гастропод парой аллелей одного гена (Boycott et al., 1930). Первоначальное появление особей с инвертированной завитостью обусловлено, вероятно, мутациями и происходит, во-первых, с фенотипической задержкой, т. е. потомство независимо от состояния генотипа имеет завитость, соответствующую материнской (=материнская наследственность), и, во-вторых, не зависит от состояния генотипа партнера при скрещивании с ним матери гомозиготной по мутантному аллелю — появление инвертов обязательно. Появившиеся в популяции особи с инверсией завитости оказываются репродуктивно изолированными от особей с противоположно завитой раковиной, поскольку вследствие несовмещения их половых отверстий, копуляции, при обычных этологических реакциях не происходит. Следовательно, особи с инвертированной раковиной могут дать потомство, если встречают партнера с такой же завитостью раковины. Очевидно поэтому большинство инвертов элиминируют, и случаи обнаружения большого их числа, а тем более популяций, довольно редки. Имеются, правда, указания (напр. Boycott et al., 1930) на скрещивание разноименно завитых особей *Lymnaea peregra* (Müller), однако здесь наблюдается высокая эмбриональная смертность, и большое количество конхологических уродств, т. е. то, что имеет место при экспериментальном скрещивании близких, но самостоятельных видов (Давыдов и др., 1981).

Репродуктивная изолированность инвертов, возможность давать потомство лишь при скрещивании «в себе», является, на наш взгляд, необходимым (хотя и недостаточным) условием для скачкообразного симпатрического видообразования, его первым этапом. Д. А. Александров и С. О. Сергиевский (1979) рассматривают четырехэтапную схему становления вида-инверта, которая в общем сходна со схемой неоформогенного видообразования К. М. Завадского (1968): 1) скрытое существование мутации; 2) появление фенотипически мутантных особей; 3) становление устойчивой колонии; 4) расширение ареала, образование популяций и географических рас. Появление небольшого числа инвертированных особей еще не означает появления отдельного вида, поскольку в силу различных случайностей они могут легко вымереть, не оставив потомства. По всей видимости, в большинстве случаев появления инвертов — как у *M. canalisera* — именно так и происходит из-за очень низкой вероятности встречи в популяциях партнеров для скрещиваний. Вместе с тем это не исключает возможности становления колонии противоположно завитых особей, что наблюдается в случае с *P. rupestre* на Бабуган-Яйле и является, на наш взгляд, решающим этапом в формировании вида-инверта. Однако о последнем справедливо говорить только в случае образования достаточно крупных для «самоподдержания» популяций, на что обращал внимание Я. И. Старобогатов (1985). Именно таким случаем является длительное существование право- и левозавитых форм *Bradybaena lantzi* (Яблоков, Валецкий, 1971).

Существование в природе постепенного (градуалистического) превращения одних видов в новые под влиянием мутаций, изоляции, флуктуации численности популяций и отбора, бесспорно. При таком видообразовании границу во времени между родительскими и дочерними видами провести, как правило, затруднительно, что связано именно с постепенным характером морфологической дифференциации форм. Однако еще в 20-х годах Г. Д. Карпеченко синтезировал плодovitый межродовой гибрид — рафанобрассику. Позже появились примеры видообразования скачком и у животных (напр., Воронцов, 1966). Дж. Хаксли (Huxley, 1958) предложил для таких явлений термин «внезапное видообразование». Н. Н. Воронцов (1960) отмечает наличие в природе по крайней мере двух путей видообразования: 1) градуалистический

(=постепенный) и 2) генетический (=скачкообразный), начинающийся, в противоположность первому, с возникновения репродуктивной изоляции и лишь за ней следующей фенотипической дивергенцией. В этой же работе Н. Н. Воронцов прослеживает четыре этапа становления видов скачкообразным путем и, на наш взгляд, совершенно справедливо замечает, что «...в одних случаях морфологический хиатус образуется раньше генетического, в других — много позже» (Воронцов, 1988, с. 90).

Рассмотренные в цитированных выше работах случаи «внезапного видообразования» выражаются в изменении числа хромосом и должны быть отнесены к «хромосомному видообразованию». Приведенные же нами случаи инверсии завитости следует относить, скорее не к хромосомному, а к генному, имея в виду уровень организации.

Насколько широко распространена данная форма видообразования — мы называем ее «образование зеркальных форм» — сказать точно затруднительно, но не из-за недостатка примеров среди моллюсков, а из-за отсутствия примеров образования зеркальных форм в других группах животных.

Среди гастропод имеются целые роды и семейства, характеризующиеся левозавитой раковиной (Triphoridae, Physidae, Clausiliidae и др.), хотя подавляющее большинство видов брюхоногих моллюсков имеют правозавитую раковину. Так, *Thoanteus gibber* (Кгун.) из крымского монотипического рода — единственный левозавитый вид среди евро-средиземноморских представителей сем. *Vuliminidae* (Шилейко, 1984). Несомненно, что *Th. gibber* обособился от предковой правозавитой формы (кстати, общей для видов наиболее близкого рода *Peristoma*) путем инверсии завитости раковины. Имеются примеры «сосуществования» в пределах одного рода видов с разноименно завитой раковиной: например, *Vertigo pusilla* Müll. — единственный рецентный синистральный вид рода (Шилейко, 1984), остальные виды которого имеют декстральную раковину. По мнению В. А. Присяжнюка (устное сообщение), *V. pusilla*, как и ископаемый, также левозавитый *V. praepusilla* Prisiaz., появляющиеся в ископаемых слоях внезапно, вполне могли сформироваться путем инверсии завитости от правозавитого *V. ovatula* Sandb. известного из отложений верхнего олигоцена — среднего сармата Европы (Гожик, Присяжнюк, 1978). Единственная левозавитая форма известна в ископаемом состоянии и в роде *Carichium* Müll. (Гожик, Присяжнюк, 1978), представители которого, в том числе все рецентные, имеют правозавитые раковины. Вероятнее всего здесь тоже имело место видообразование путем инверсии завитости, правда, эта форма была, по-видимому, более локальной, чем виды рода *Vertigo*, и ее дивергирующая ветвь оборвалась. Недавно описан еще один вид рода *Neritinea*, имеющий левозавитую раковину (Голиков и др., 1987). Авторы предполагают, что этот вид произошел от правозавитой формы в плейстоцене. Интересный пример вероятного формообразования путем инверсии завитости можно извлечь из анализа рис. 18 и 19 А. Гроссу (Grossu, 1981), иллюстрирующих распространение право- и левозавитых форм карпатских клаузилиид рода *Alopiä*. В Южных Карпатах распространены право- и левозавитые формы; здесь же (судя по их наибольшему видовому и подвидовому разнообразию), видимо, сформировались основные современные виды, имеющие левозавитую раковину, характерную в целом для семейства. От них произошли правозавитые формы и расселились по Западным Румынским горам, где ныне встречаются виды только с этой завитостью раковин. Подобное расселение могло происходить благодаря расширению в горах площадей скальной степи во время гляциальных эпох плейстоцена из-за аридности климата, так как виды рода *Alopiä* являются нелесными петробонтами.

Вполне определенную эволюционную роль образование зеркальных форм (как скачкообразное формирование репродуктивной изоляции)

может иметь лишь у животных, обладающих наружным жестким скелетом с отчетливой асимметрией. В отношении гастропод значение инверсий завитости достаточно ясно. Что касается других групп животных, то привести достоверные примеры образования зеркальных форм пока затруднительно.

При просмотре обширного материала по фораминиферам рода *Discorbis* легко убедиться, что при наличии как право- так и левозавитых раковин, у этих животных четкого преобладания одной из зеркальных форм нет.

Подобляющее большинство вымерших и все рецентные головоногие моллюски обладают симметричной раковиной. Однако среди триасовых (род *Cochloceras*) и меловых (роды *Turrilites*, *Ostlingoceras* и др.) аммонидей имеется ряд форм с улитковидной раковиной, сходной по облику с типичными гастроподами. А поскольку среди них имелись (Clarkson, 1987) право- и левозавитые (например, *Ostlingoceras*), следует допустить возможность образования зеркальных форм и у *Serphalopoda*.

Изложенное позволяет сделать вывод, что видообразование на основе зеркальных форм присуще, видимо, только единственному типу животных — моллюскам.

- Александров Д. А., Сергиевский С. О. Об одном варианте симпатрического видообразования у брюхоногих моллюсков // Моллюски. Основные результаты их изучения.— Л.: Наука, 1979.— Сб. 6.— С. 153—154.
- Воронцов Н. Н. Виды хомяков Палеарктики (*Muroidea* — *Cricetinae*) in statu nascendi // Докл. АН СССР.— 1960.— 136, № 6.— С. 1448—1451.
- Воронцов Н. Н. Эволюция кариотида // Руководство по цитологии.— М.; Л., 1966.— Т. 2.— С. 359—389.
- Воронцов Н. Н. Постепенное или внезапное видообразование: «или—или» или «и—и»? // Дарвинизм: история и современность.— Л.: Наука, 1988.— С. 87—103.
- Гожик П. Ф., Присяжнюк В. А. Пресноводные и наземные моллюски миоцена Правобережной Украины.— Киев: Наук. думка, 1978.— 176 с.
- Голиков А. Н., Горячев В. Н., Кантор Ю. И. Новый синистральный вид рода *Neptunea* (*Gastropoda*, *Buccinidae*) в Охотском море // Зоол. журн.— 1987.— 66, № 5.— С. 765—770.
- Давыдов А. Ф., Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И. Экспериментальное скрещивание двух форм *Lymnaea stagnalis* и вопросы систематики подрода *Lymnaea* s. str. (*Gastropoda*, *Pulmonata*) // Там же.— 1981.— 60, № 9.— С. 1325—1338.
- Завадский К. М. Вид и видообразование.— Л., 1968.— 404 с.
- Матеев П. В., Иванькова А. Ф. Структура некоторых полиморфных видов *Bradybaena* из Тянь-Шаня // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе.— Л.: Наука, 1975.— Сб. 5.— С. 31—32.
- Старобогатов Я. И. Проблема видообразования // Итоги науки и техники, общая геология.— 1985.— 20.— 96 с.
- Хохуткин И. М., Лазарева А. И. Полиморфизм популяций некоторых кавказских наземных моллюсков // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе.— Л., Наука, 1975.— Сб. 5.— С. 32—34.
- Цветков Б. Н. Правые и левые формы моллюска *Fruticicola lantzi* Lndh. и их географическое распространение // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол.— 1938.— 47, вып. 5/6.— С. 414—419.
- Цветков Б. Н. Изменяемость *Fruticicola lantzi* (*Mollusca*, *Pulmonata*) // Сб. тр. Зоол. муз. Моск. ун-та.— 1941.— Т. 6.— С. 287—302.
- Шилейко А. А. Явление синистральности у брюхоногих моллюсков и его роль в процессе видообразования // Фауна и ее охрана в республиках Закавказья.— Ереван, 1975.— С. 171—173.
- Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда *Pupillina* фауны СССР (*Gastropoda*, *Pulmonata*; *Geophila*).— Л.: Наука, 1984.— 399 с. (Фауна СССР. Моллюски; Т. 3. Вып. 2. Нов. сер. № 130).
- Яблоков А. В., Валецкий А. В. Об изменении ареала левозакрученных форм *Eulota lantzi* в Закавказье Алатау за последние десятилетия // Зоол. журн.— 1971.— 50, вып. 3.— С. 436—438.
- Boycott A. E., Diver C., Garstang S. L., Turner F. M. The inheritance of sinistrality in *Lymnaea peregra* (*Mollusca*, *Pulmonata*) // Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B.— 1930.— 219.— P. 51—131.
- Clarkson E. N. K. Invertebrate palaeontology and evolution.— London: Allen; Unwin, 1987.— 2-nd Edition.— 382 p.

Grossu A. V. Gastropoda Romaniae. Ordo Stylommatophora. 3. Suprafamilie Clausiliacea și Achatinacea.— București : Univ. București, 1981.— 269 p.

Huxley J. S. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades // Uppsala Univ. Arsskrift.— 1958.— 6. 21—23.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 30.05.89

Evolutionary Significance of the Coiling Inversion in Mollusks. Anistratenko V. V., Baidashnikov A. A.— *Vestn. zool.*, 1991. N 2.— Cases of opposite coiling in Gastropoda — from single specimens to colonies — are considered. They reflect different stages of speciation, not always successful. The problem of systematic position and evolutionary role of inveterated forms is discussed. "Mirror" form based speciation is probably a unique attribute of mollusks with their clearly asymmetric external skeleton.

УДК 595.734

Н. Ю. Ключе

ПОДЕНКИ РОДА *BRACHYCERCUS* (ЕРНЕМЕРОПТЕРА, САЕНИДАЕ) ФАУНЫ СССР

Род *Brachycercus* Curtis, 1834

Cercobrachys Soldan, 1986: 336, syn. n.

Род *Cercobrachys* (типовой вид *C. etowah* Soldan, 1986 из Флориды) был выделен из *Brachycercus* на основании следующих признаков: у личинки педицеллюс в 1,1—1,3 раза длиннее скапуса (у *Brachycercus* — в 1,5—2 раза), голова без явственных постеролатеральных долей (у *Brachycercus* они есть), бедра с длинными волосками (у *Brachycercus* — с короткими), шипы VI сегмента брюшка изогнуты медиально (у *Brachycercus* не изогнуты). Однако из приведенных в работе Т. Солдана рисунков неясно, чем отличается, например, антенна *Brachycercus tuberculatus* и "*Cercobrachys*" *petersorum* (Soldan, 1986: Fig. 13, 20). Также неясно, что автор называет постеролатеральными долями головы: если у *B. floridicola* и *B. nasutis* за глазами изображены выпуклости (там же, Fig. 1, 4), то у *B. nitidus* их нет (там же, Fig. 2). Неясно, какой длины волоски на бедрах считаются короткими (у типового вида рода *Brachycercus* они значительно длиннее ширины бедра). Шипы VI сегмента брюшка изогнуты медиально не только у видов, относимых Т. Солданом к *Cercobrachys*, но и у видов, относимых им к *Brachycercus*: "*B. pallidus*" (см. *B. europeus* sp. n.) и др. В определительной таблице родов в той же работе указаны другие признаки для отделения *Cercobrachys* от *Brachycercus* (Soldan, 1986: 290): выступающий край мезостернума с волосками и то, что шипы VI сегмента антеролатеральные. На самом деле волоски на выступающем крае мезостернума имеются и у типового вида рода *Brachycercus*, а антеролатеральных шипов вообще не бывает, по крайней мере, у палеарктических видов; шипы "*Cercobrachys*" *minutus* изображены в работе Т. Солдана неверно (Soldan, 1986: Fig. 161; ср. с рис. 2, 1, 2). Так что не указано ни одного признака, позволяющего различить *Cercobrachys* и *Brachycercus* по какой бы то ни было стадии развития.

На территории СССР нами обнаружено 5 видов рода *Brachycercus*.

Brachycercus harrisella Curtis, 1834 (рис. 1, 1—3, 3, 5, 4, 1, 4, 5, 12)

B. pennata Stephens, 1836; *B. pallidus* Tshernova, 1928: 114, Казлаускас, 1965: 201 (imago, non nympha); *B. magnus* Tshernova, 1952: 284, syn. n.