

Фауна
и систематика

Эволюция
и филогения

Экология
и этология

Морфология

Методика

Новые книги

Информация
и хроника

Вестник зоологии

*Vestnik
zoologii*



Journal of
Schmalhausen
Institute of
Zoology

том
volume

32

номер
number

1-2

январь-апрель
january-april

1998

Vestnik zoologii

PUBLISHED BY
THE SCHMALHAUSEN INSTITUTE OF ZOOLOGY
NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE

(Founded in 1967)

Vestnik zoologii (Zoological Herald) is a bi-monthly journal publishing original papers in all fields of zoology (except for strictly applied): fauna and systematics, ecology, ethology, descriptive and comparative morphology, physiology, behaviour, zoological aspects of nature conservancy; the journal also includes eventual items like

Information and Chronicle, Book Reviews, Field Notes etc.

Publication languages are: Ukrainian, Russian, English, German, French.

The papers in Ukrainian and Russian are provided with a summary/abstract in one of the European languages.

Extensive contributions may be published as supplement volumes.

The journal is designed to enter "the common zoological space" i. e. it is not corporatively closed and is open to zoologists the world over.

Главный редактор Editor-in-Chief

Igor A. AKIMOV

Заместители главного редактора Associate Editors

Vladislav I. MONCHENKO, Nikolai B. NAROLSKY

Редакционная коллегия Editorial Board

Iosif I. CHERNICHKO (Melitopol, Ukraine), Alexander DOSTAL (Vienna, Austria),
Igor G. EMELYANOV (Kyiv, Ukraine), Darrel FROST (New York, USA), Mikhail F. KOVTUN (Kyiv, Ukraine),
George MELIK (Szombathely, Hungary), Mark A. NORELL (New York, USA),
Norman I. PLATNICK (New York, USA), Natalja V. RODIONOVA (Kyiv, Ukraine),
Nikolai N. SHCHERBAK (Kyiv, Ukraine), Anatoly Yu. SHCHERBUKHA (Kyiv, Ukraine),
Viktor P. SHARPILO (Kyiv, Ukraine), Heather SILYN-ROBERTS (Auckland, New Zealand),
Vadim A. TOPACHEVSKY (Kyiv, Ukraine), Marina D. ZEROVA (Kyiv, Ukraine)

Региональные редакторы Regional Editors

Elena V. KOTENKOVA (Moscow, Russia), Aleksandr I. RAILKIN (St.-Peterburg, Russia),
Arkady S. LELEJ (Vladivostok, Russia)

Редакционный совет Publishing Council

Vasiliy M. BROVDY (Kyiv, Ukraine), Vladimir G. DOLIN (Kyiv, Ukraine),
Leonid I. FRANCEVICH (Kyiv, Ukraine), Peter M. MAZHUGA (Kyiv, Ukraine),
Viktor M. SABODASH (Kyiv, Ukraine), Jaroslav I. STAROBOGATOV (St.-Peterburg, Russia),
Yuvhenaly P. ZAICEV (Odessa, Ukraine)

Научные редакторы Scientific Editors

Vadim V. KORNYYUSHIN, Stanislav N. GORB, Valery A. KORNEYEV, Alexei V. KORNIUSHIN,
Yuriy A. SEMENOV, Vasily V. TKACH, Anatoly A. TOKAR, Igor V. ZAGORODNYUK

Ответственный секретарь Responsible Secretary

Galina A. GORODYSKA

**Всю корреспонденцию следует
Высылать по адресу:**

**Manuscripts, galley proofs and other
correspondence should be addressed to:**

Украина, 252601, ГСП, Киев-30,
ул. Б. Хмельницкого, 15
Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины
Редакция журнала "Вестник зоологии"

Vestnik zoologii
Schmalhausen Institute of Zoology
Vul. B. Khmelnyts'kogo, 15
Kyiv-30, MSP, UA-252601, Ukraine

Phone: (380-44) 225-5365 Fax: (380-44) 224-1569
E-mail: vestnik@iz.freenet.kiev.ua

ISSN 0084-5604

This journal is indexed or abstracted in CAB Abstracts, Biological Abstracts, Zoological Record and Referativnyi Zhurnal

© 1998 The Schmalhausen Institute of Zoology, Kyiv

Регистрационное свидетельство КВ № 2439 от 20.02.1997

Вестник зоологии

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
ИНСТИТУТА ЗООЛОГИИ ИМ. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА
НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНЫ
ОСНОВАН В ЯНВАРЕ 1967 ГОДА ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД
КИЕВ

ТОМ 32 № 1-2
январь-апрель 1998

СОДЕРЖАНИЕ

Однотомный сборник

КОВТУН М. Ф. Идея специфичности в биологии (к вопросу методологии биологических исследований). 3–11

Эволюция и филогения

ШАРПИЛО В. П., КОРНЮШИН В. В., ЛИСИЦЫНА О. И. Об эволюционной консервативности жизненных циклов акантоцефалов и связи этого явления с широкой распространенностью у них паратонического паразитизма. 12–17

ДОВГАЛЬ И. В. Происхождение и эволюция прикрепительных органелл у инфузорий (Ciliophora). 18–29

Фауна и систематика

КИЛОЧИЦКИЙ П. Я. Новые виды микроспоридий кровососущих комаров северных областей Украины. 30–39

СПИРИДОНОВ С. Э., ИВАНОВА Е. С. Паразитические нематоды тропических мегасколецидных дождевых червей *Pheretima leucocirca* из Национального Парка Ба Ви во Вьетнаме. 40–50

КОЛОДОЧКА Л. А. Две новые трибы и основные результаты ревизии клещей-фитосейид Палеарктики (Phytoseiidae, Parasitiformes) с концепцией системы семейства. 51–63

АНДРЕЕВ А. В., МАМОНТОВА В. А. Тли рода *Brachycaudus* (Homoptera, Aphididae) в Восточной Европе. Сообщение I. 64–75

ТОПАЧЕВСКИЙ В. А., НЕСИН В. А., ТОПАЧЕВСКИЙ И. В. Биозональная микро-термиологическая схема (стратиграфическое распределение мелких млекопитающих — Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) неогена северной части Восточного Паратетиса. 76–87

Морфология

КОРНЮШИН А. В. Значимость анатомических признаков для реконструкции филогенетических отношений видов рода *Pisidium* s. l. (Mollusca, Bivalvia) фауны Палеарктики. 88–97

АНИСТРАТЕНКО В. В. Гомеоморфия: суть явления и его значение для систематики и филогенетики (на примере брюхоногих моллюсков). 98–107

Краткие сообщения

- ВИТА И., ОВЧАРЕНКО Н. А., ДЖЕШУК У. Ультраструктура *Neoperezia chironomi* (Microspora, Thelohaniidae), найденных в личинках *Chironomus plumosus* из Польши. 108–115
- ГРИШИНА Л. Г., БАБЕНКО А. Б., ЧЕРНОВ Ю. И. Панцирные клещи (Sarcoptiformes, Oribatei) западного побережья Таймыра. 116–118
- УТЕВСКАЯ О. М. Анализ репродуктивной способности медицинской пиявки (*Hirudo medicinalis*), разводимой в лабораторных условиях. 119–122
- ПУЧКОВ А. В., ДОЛИН В. Г. Новый вид жужелицы рода *Leistus* (Coleoptera, Carabidae) из Северного Таджикистана. 123–125

Методика

- ЗАГОРОДНЮК І. В. Ключі до визначення вищих таксонів звірів фауни України і сусідніх регіонів та принципи їх побудови. 126–150

Информация и хроника

- КОТЕНКО Т. И. Стратегия сохранения биоразнообразия Крыма. Международный рабочий семинар в Гурзуфе 151–152

Заметки

- КИСЕЛЮК О. І., КОСИЛО Р. Д., ТОРОУС Б. В. Нові знахідки дикого kota (*Felis sylvestris* Schr) на Прикарпатті. 50
- НАГЛОВ В. А. *Ixodes apronophorus* Schulze, 1924 (Acarina, Ixodidae) в Харьковской области 118
- КОСТЮШИН В. А. Новые встречи “краснокнижных” видов птиц в Киевской области в 1994–1998 г. 150

РЕФЕРАТЫ ОПУБЛИКОВАННЫХ СТАТЕЙ 153–155

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ 156–158

Редактор О. В. Жук

Оператор И. А. Пучкова

Компьютерная верстка Д. П. Гуляев

Подп. в печ. 11.03.98	Усл. печ. л.	Формат 70×108/16 Тираж 350 экз.	Заказ	Бум. офс. №1 Офс. печ.
--------------------------	--------------	---------------------------------------	-------	---------------------------

ООО «Велес», 252057, Киев, ул. Э. Потье, 14

УДК 573.2

ИДЕЯ СПЕЦИФИЧНОСТИ В БИОЛОГИИ (К ВОПРОСУ МЕТОДОЛОГИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ)

М. Ф. Ковтун

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-3, ГСП, Украина

Получено 19 сентября 1997

Идея специфичности в биологии (к вопросу методологии биологических исследований). Ковтун М. Ф. — Обсуждается тезис, что для ряда биологических направлений (особенно биоморфологических) методология науки, основанная на концепциях типологизма, перестала быть продуктивной. Постулаты типологии в конечном итоге ведут к усреднению знаний об объектах, лишая их специфичности и индивидуальности. В результате в познании, видимо, выработался некий перекося в сторону усредненных знаний в ущерб знаниям конкретным, что отразилось на образе мышления и мировоззрении исследователей. Предполагается нарушить монополизм типологии введением альтернативных идей и в частности обратить внимание на идею специфичности.

Ключевые слова: типология, специфичность, индивидуальность, сущность, сущностные свойства.

The Idea of Peculiarity in Biology (on the Methodology of Biological Study). Kovtun M. F. — The statement that the scientific methodology based on the typological concepts has become unproductive in several lines of investigations, especially biomorphological, is discussed. The typology postulates eventually lead to averaging of the knowledge on subjects, making them devoid of peculiarity and individuality. As a result, there is some distortion in the knowledge toward the average information to the detriment of specific information that finally changed the scientist mentality and world view. It is suggested to disrupt the monopoly of the typology by introducing of alternative ideas and particularly by pointing out the idea of peculiarity.

Key words: typology, peculiarity, individualism, essence, essential properties.

Термин "специфичность" * и его производные весьма древние и широко распространены не только в научной, но производственной, социальной и других сферах деятельности человека. При этом представители различных сфер деятельности по-разному понимают этот термин и вкладывают в него различный смысл. Мы намереваемся вскрыть в нем еще один аспект содержания (используя его как противоядие содержанию термина "типологизм"), а также попытаться обосновать его валидность как составной части методологии биологических исследований. Первопричина обращения к данной теме заключалась в следующем. Нам[†] предложили написать главы по морфологии отдельных систем органов некоторых видов млекопитающих для монографий серии "Виды фауны СССР и сопредельных стран". Мы столкнулись с неожиданным фактом — ранее наработанные материалы оказались недостаточными для использования в монографиях этой серии из-за одного требования: показать специфичность (видоспецифичность) тех или иных структур данного конкретного вида. Так заронились первые сомнения в правильности подходов к наработке фактажа, его анализу, осмысливанию. Долгожительство ряда биологических (биоморфологических) проблем, усиливающаяся в науке тенденция к складированию фактажа, отсутствие значимых теоретических обобщений усиливали эти сомнения. Складывалось впечатление, что суть отмеченных затруднений не в недостатке фактажа, не в отсутствии воли или инертности исследователей и даже не в методах исследований. Видимо, проблема вышла за пределы компетенции методов исследования и вступила в сферу методологии, где столкнулась с труднопреодолеваемыми противоречиями скорее мировоззренческого плана, а не недостатком фактов. В этом плане интересно высказывание Г. Ю. Любарского (1994): "Из-за стремления к "практичности" и "актуальности" множество биологических исследований проводится не более чем по привычке: как то вот принято нужным собирать и опубликовывать фак-

* происходит от латинского *specialitas* — особенность, своеобразие.

[†] лаборатория эволюционной морфологии Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины.

ты. Но что они значат без теоретика, который только и сможет придумать, что делать с этими фактами? Однако если даже такой теоретик и появится, он будет задыхаться от нехватки фактов (в строгом смысле) среди моря "чисто эмпирических статей".

В античные времена ведущей идеей научного поиска была идея поиска сущностного в организации предметов и явлений. Содержание понятия "сущность" было объектом дискуссий среди представителей различных философских школ. Проблема сущности одна из важнейших у Аристотеля; в его трудах часто употребляется термин "специфичный". Оба термина (сущность и специфичность) довольно близки по содержанию, но "специфичность" в аристотелевском контексте является вспомогательным и привлекается для характеристики сущностного. Тем не менее, у Аристотеля звучат некоторые суждения, которые, на наш взгляд, созвучны с идеей специфичности, о которой пойдет речь в данной статье.

Цель и задачи работы. Методология научного познания, основа которой зиждется на идеях типологизма, стала прокрустовым ложем для биологической мысли. Биоморфология, которая в наибольшей мере была ориентирована на эти идеи, ощутила это острее и раньше других биологических наук. Одной из причин недостаточности познавательных потенций типологии на данном этапе развития науки, по нашему мнению, является игнорирование проблемы соотношения конкретных и абстрактных знаний (тогда как первые дают предпосылки прочувствовать проблематику научных исследований и создают фундамент для вторых; а последние, определяя место объекта или явления в структуре научных знаний, указывают направление научного поиска). Кроме этого, постулаты типологии в конечном итоге ведут к усреднению знаний об объектах, а, следовательно, и к потере ими специфичности и индивидуальности.

Исходя из этого, целью статьи является — привлечь внимание к специфичности как к идее, призванной нарушить монополию типологии в методологии биологических исследований, и расширить основы методологии введением альтернативных идей.

Терминология. Термины и понятия, обсуждаемые в статье ("тип" и его производные, специфичность, сущность, сущностные свойства, индивидуальность), имеют достаточно древнее происхождение и естественно, что их смысловая нагрузка претерпевала определенные трансформации. Поэтому необходимо определиться, какой смысл в тот или иной термин вкладывается нами.

Под типологией понимают метод группировки объектов по их сходству с некоторым выделенным в целях сравнения образцом, именуемым типом (Свинцов, 1987; Шаталкин, 1993). Нетрудно увидеть, что "образец" в данном контексте выглядит как некий обобщенный или усредненный образ (тип) объектов данной совокупности. По мнению Г. Ю. Любарского (1993), это упрощенное понимание типологии, однако именно так в настоящее время ее воспринимает большинство биологов. В таком же контексте мы воспринимаем и употребляем это понятие.

С античных времен и, в частности, у Аристотеля тип ассоциировался с некими **специфическими** характеристиками (признаками), выражавшими **сущностный** аспект объекта. А. И. Шаталкин (1993) полагает, что типология возникла в процессе дискуссий по поводу, что есть сущность, какие признаки считать сущностными; а также как непосредственное приложение аристотелевского учения к систематизации организмов".

Критерием сущности у Аристотеля является устойчивость и внутренняя упорядоченность предметов. Антитеза сущностного — случайное. Источник устойчивости формы виделся в **специфической** связи элементов, образующих объект; посредством выяснения **специфической** связи и **специфических** признаков прокладывается путь к познанию сущности объекта. Судьбу термина "сущность" в историческом плане отчасти анализирует А. Шаталкин, 1993.

Нам представляется, что понятие "сущность" и "специфичность" (уже у Аристотеля) зачастую несут сходную смысловую нагрузку. Кроме того, и сущность, и специфичность опираются на признаки, отражающие устойчивость и внутреннюю упорядоченность объектов. Однако, если в аристотелевском контексте выражением сущности могут быть целостные системы признаков, выражающие устойчивость объектов, то выражением специфичности может быть и один (существенный) признак или свойство, например, способность антител агглютинировать антигены только одного вида, жесткая приуроченность паразита только к одному виду хозяев и др. Поэтому мы употребляем эти термины параллельно, полагая что "сущностные" признаки или свойства отражают или усиливают специфичность объекта. Термин "специфичность" к настоящему времени обрел больший научный вес и более конкретную смысловую нагрузку, тогда как термин "сущность" утратил и то и другое (скорее всего в результате отхода от аристотелевского понимания сущности и, как полагает А. И. Шаталкин, натурфилософского его содержания). Например, когда мы слышим "специфическая (неспецифическая) реакция", "специфический раздражитель", "специфический ответ" и т.д., то практически понимаем, о чем идет речь. Тогда как выражение "сущностные свойства" всегда оставляет желание поставить уточняющие вопросы, при этом ответы на них вряд ли могут быть однозначными. Поэтому мы употребляем термин "специфичность", как основной, определяющий проблему, а "сущность" — как дополнительный, усиливающий или подчеркивающий специфичность объекта и хранящий отголоски истории. Термин "сущность", как философская категория, широко употребляется в философской литературе.

Термин "индивидуальность" — неповторимая особенность какого-либо явления, отдельного организма, существа; противоположность общего, типичного (Советский энциклопедический словарь, 1984), мы употребляем в том же значении, в котором он употребляется у А. Г. Кнорре (1968) и др.

Дискуссия. Мы отдаем должное типологии, на протяжении столетий она была двигателем науки. Для некоторых биологических наук (например, палеонтологии) она остается вполне конструктивной и плодотворной. Для морфологии, которая была как основной питательной средой типологизма, так и основным потребителем идей, типологические идеи и стиль мышления перестали быть продуктивными.

Экскурс в историю биологии позволяет заметить, что неудовлетворенность познавательными возможностями типологических концепций существовала и ранее. Так, еще И. Сент-Илер (изд. 1862), воспринимая типологию в целом, не удовлетворен рядом типологических постулатов. В частности, он считал, что идея постоянства типа должна дополняться идеей его изменчивости; что каждая особь имеет свой тип, по которому она развивается от яйца до взрослого состояния; вид он характеризовал как сумму типов индивидуумов. Полагаем, что в этих высказываниях просматривается идея индивидуальности.

Попытки противопоставить типологии концепцию индивидуальности неоднократно повторялись. Одним из основоположников учения индивидуальности был Е. Геккель (Haeckel, 1886). Он предложил и термин "бионтология" — наука про индивидуальность. Идеи индивидуальности развивались и в текущем столетии (Югай, 1962, 1968; Кнорре, 1968; Берри, 1977; Левонтин, 1981; Любичев, 1982). Х. Котт (1950) сформулировал тезис альтернативный типологии: "каждый случай необходимо рассматривать в его специфике".

Типология (типологический стиль мышления) подвергалась критике неоднократно, в том числе и такими известными биологами как Дж. Симпсон, 1961 (цит. по И. И. Канаев, 1966), Э. Майр (1968), В. А. Красилов (1989). Она имеет и не менее авторитетных сторонников (Мейен, 1978; Любарский, 1991, 1993;

Шаталкин, 1993), которые считают, что критика обусловлена незнанием истоков типологизма.

Безусловно, и содержание понятия "типология", и цели и задачи типологизма в историческом аспекте претерпевали трансформацию и воспринимаются далеко неоднозначно.

Первое анализирует Г. А. Любарский (1993). "В простейшем случае типологией называют группировку объектов на основе их подобия некоторому образцовому предмету, который именуется типом" (Свинцов, 1987). "...Возможно и более широкое понимание, при котором цель типологии определяется как любое упорядочение данной совокупности объектов..." "... Типология изучает разнообразие объектов (Мейен, 1978; Чебанов, 1984), оказываясь универсальной основой для любых операций по систематизации, а значит и основой науки, как таковой. Общая типология в силу своего предмета — разнообразия — является общим методом науки..." "Исторический подход ... зависит от типологии: (ибо) филогенетические схемы строятся не "с нуля", а на основе упорядоченности организмов, устанавливаемой типологическими методами (Мейен, 1978)." Наиболее же "чистый образец" типологического метода сформулирован И. В. Гете (1957), который пришел к пониманию архетипа как упорядоченной совокупности форм, связанных законом метаморфоза". Однако практически параллельно с правильным представлением типологии происходило и ее "искажение". В результате тип стали трактовать, как некий образец, как единственную конкретную форму, лежащую в основе типологических классификаций (Майр, 1971; Свинцов, 1987; Красилов, 1989) (цитировано по Г. Ю. Любарскому, 1993). Несмотря на искажения, убеждаемся, что типология является и всеобщим методом науки, и ее основой (т. е. методологией — М. К.).

Что же касается целей типологии, то изначально они были всеобъемлющими, включая познание всего сущего. В итоге это познание свелось к упорядочению (систематизации) многообразия объектов окружающего мира путем сведения его в типы (группы) различных масштабов. Бесспорно, это важнейший итог познания, который привел не только к накоплению огромного научного фактажа, его систематизации и ряду глобальных теоретических обобщений, но и расширил горизонты познания, создавая предпосылки для постановки качественно иной проблематики: не констатация многообразия объектов и явлений природы и их взаимосвязи, а познание природы этой взаимосвязи, причинно-следственных отношений между объектами и явлениями Природы; изучить так называемые сущностные свойства или особенности этих объектов и явлений; ответить на вопросы "для чего?" и "почему?", "в силу каких причин или обстоятельств?". Кажется логичным, что, если перед Познанием (наукой) возникают качественно новые цели и задачи, то разрешить их, находясь во власти прежних постулатов, законов, теорий (т. е. соответствующего мировоззрения, мышления, методологии, затруднительно).

Исходя из этого, можно думать, что типологизм (как методология науки, но не как метод) в значительной мере исчерпал себя. Это надо признать хотя бы как рабочую гипотезу для поиска причин топтания на месте или хождения по кругу в разрешении ряда биологических проблем, в том числе и "нового синтеза" теории эволюции.

Когда говорят, что цель типологии — изучение разнообразия (Мейн, 1978; Любарский, 1993), то создается впечатление, что речь идет об иной "типологии", а то и вовсе не о ней. Типология скорее "ведет борьбу" с разнообразием путем сведения его в различные типы. Т. е. можно согласиться лишь с тем, что разнообразие есть в определенной мере лишь полем деятельности типологии. Изучение же разнообразия — это уже иные методы, иные подходы, иные понятия. Кроме того, не возникает убеждения, что высказываемые авторами идеи с

неизбежностью вытекают из понятийного поля типологической доктрины. С этим можно соглашаться, можно и не соглашаться, но кажется очевидным, что абсолютизация познавательной модели на основе типологизма (и только) вряд ли может способствовать прогрессу познания.

В результате обсуждаемого выше напрашивается далеко не оригинальный вывод: нужно выйти за сферу влияния господствующей и ныне типологической по сути методологии науки, или хотя бы нарушить монополию типологизма в ней.

Одним из возможных направлений движения по этому пути может быть ориентация на познание специфичности биологических объектов и явлений. ("А чем же, если не этим, занимались биологи на протяжении сотен лет?" — будет задан вопрос автору). Для этого, видимо, необходимо представить специфичность как качество, которое когда-то зарождалось, развивалось под воздействием различных факторов, изменялось количественно (не выходя за рамки данного качества), способно размыться, исчезать, приобретать иное качество. Важно не ограничивать "специфичность" как понятие об особенном, своеобразном (т. е. для поверхностной характеристики объекта или явления), а распространить ее и на стиль мышления, учитывать при формулировке задач исследования.

В чем видится различие подходов к исследованию на основе типологической модели и идеи специфичности?

В соответствии с принципами типологии биологический объект познается путем анализа черт сходств и различий его и других объектов. То есть для такого познания необходим определенный фон или некое множество объектов. Отсюда — полученное знание в большей или меньшей мере будет абстрактным и опосредованным. Однако этот путь незаменим при идентификации объектов (т. е. для выяснения, к какому классу объектов относится данный, его место в иерархической системе и др.).

С позиций идеи специфичности исследователь, вооруженный знаниями, добытыми первым путем (т. е. на основе типологизма), познает конкретный объект исследования как таковой, как заверченный (на данный временной период) продукт творения природы (эволюции).

Необходимость познания сущего "как такового" настойчиво звучит у Аристотеля. Приведем лишь одну цитату: "... так как мы ищем начала и высшие причины, то ясно, что они должны быть началами и причинами чего-то самосущего. Если же те, кто искал элементы вещей, искал и эти начала, то и искомые ими элементы должны быть элементами не сущего как чего-то привходящего, а сущего как такового. А потому и нам необходимо постичь первые причины сущего как такового" (Аристотель, 1976; с. 119).

Из представлений Аристотеля об индивиде (как сочетании устойчивых, сущностных свойств), о познании сущего как такового следует, что "для понимания природы объектов важно знать не столько то, в чем они сходны и чем различаются, но более, почему они такие, в силу каких причин реализуется данный спектр сочетаний признаков" (Шаталкин, 1993). Именно в этом мы видим выражение тех подходов к познанию, которые мы вкладываем в содержание идеи специфичности.

Сравнительный аспект исследования не отрицается, но сравнению подвергаются данные, полученные путем исследования объектов "как таковых". При этом вопросы, в чем сходны объекты и чем различаются (типологический аспект), уходят на задний план; главным становятся: почему объект или явление такими есть?, в силу каких причин реализуются именно данное сочетание признаков, в данной форме, в данном порядке? Знания, добытые таким путем, должны быть более конкретными. Само собою разумеется, что в чем сходны

объекты и чем различаются исследователь уже знает, а также, что у него имеются достаточные наработки по объектам "как таковым".

Мы не отождествляем понятия и идеи индивидуальности и специфичности. Очевидно, идея индивидуальности может привести к очередной крайности в биологии.

Специфичность в нашем представлении видится как набор качественных (преимущественно) критериев или признаков, способных дать сущностную характеристику и типов, и индивидуумов, и предметов (объектов, явлений) любого иного класса. При этом она также претендует быть и научным методом (его основа — создание критериев, вычленение и познание особенного, сущностного в объекте, явлении, виде, популяции ...), и как составная часть методологии научного знания, которая расширяет основы методологии, привнося альтернативные идеи и принципы.

Главными характеристиками индивидуальности являются: нераздельность, неповторяемость, субстанционная непрерывность; несмотря на зависимость от среды, некоторая противопоставленность ей; материальная наследственность во времени, или наличие "биографии" (Кнопере, 1968).

В понятиях специфичности нераздельность не является абсолютным условием, однако при делении специфичность может размываться, усиливаться, так или иначе изменяться; уникальность и неповторность усиливают специфичность, при этом специфичность может проявляться (работать) на уровне клеток, органов, организмов, видов ... Наследственность во времени обязательна, однако, если для индивидуальности главное значение имеет "биография", то для специфичности — и биография (или онтогенез), и история объекта (явления), или филогенез.

Обратимся к гносеологии и философии, которым не чужд интерес к специфическим (сущностным) свойствам предметов и явлений.

Сложность заключается в том, что каждая наука по-своему видит, трактует и изучает специфичные свойства одного и того же предмета или явления — ведь каждая наука имеет свои (специфические) цели и задачи, объект и методы исследования. (Кстати, Аристотель настаивал на том, что сущность как таковую должна изучать одна наука, видимо, он имел в виду философию).

Например, математика может рассматривать тело как математическую точку, т.е. как объект, лишенный качественных свойств, не имеющий измерений, но имеющий точные координаты. Специфика в данном случае и заключается в наличии координат. Для физики — это та же математическая точка, но обладающая качественно специфическим свойством — она имеет массу. Для философии специфичность того же тела (точки) заключается, прежде всего, в его материальности и в существовании вне и независимо от сознания (Петров, 1988).

Для биологии существенным (специфическим) свойством тела является то, что это "живое" тело. Однако нет единого критерия или определения, чтобы охарактеризовать специфичность "живого", ибо оно существует в огромнейшем разнообразии форм и широчайшем временном и пространственном диапазонах. Поэтому специфика живого характеризуется комплексом признаков или критериев: рост, размножение, метаболизм, раздражимость..., чуть ли не каждый из которых изучается отдельными науками.

Конечно "масса" — это всеобщее свойство всех материальных частиц и образований. Поэтому специфичность этого свойства весьма относительна, во всяком случае с точки зрения биолога. Скажем, для атомов масса — существенное, основополагающее свойство (признак), по которому можно охарактеризовать данный элемент. Что же дает масса для дерева или другого живого организма? В лучшем случае позволяет представить одну из множества характери-

стик, но даже видовая принадлежность дерева не определена. То есть масса в биологии — критерий второстепенный.

Точность координат в пространстве для биологических объектов вряд ли может иметь сущностное значение; но во времени выглядит очень заманчиво, если бы только существовали методы ретроспективного определения этих координат.

Специфичность с точки зрения философии на биологических объектах также не работает, поскольку все они материальны и существуют вне и независимо от сознания.

Таким образом, приходится еще раз констатировать, что биология (биологическая материя), несмотря на теснейшую связь с неорганической природой, обрела нечто новое (специфичное), что не исчерпывается физико-химическими закономерностями.

В данном контексте выражение "живое" аналогично "массе" — в физике, наличию точных координат — в математике, материальности — в философии. Но если масса в физике, координаты в математике и т. д. являются одновременно и общими и специфическими свойствами, то живое в биологии — это лишь общее свойство биологических объектов, не отражающее ни их многообразие, ни их специфичность.

Что же такое "специфичность", нужно ли придавать ей какое-либо значение, не мнимая ли это проблема (идея)?

Формально специфичность должна характеризоваться теми свойствами, которые позволяют отличить один объект (явление) от другого. И вместе с этим, диагностические признаки, позволяя различать виды, очень мало характеризуют их специфичность. Чем крупнее таксон по рангу (типы, классы отряды), тем легче характеризовать их специфичность, и очень сложно это сделать на уровне видов, исключая узкоспециализированные формы.

С другой стороны, если мы можем различать множество биологических объектов (видов), то только потому, что в каждом из них заложена определенная специфичность.

По нашему мнению, под специфичностью можно понимать те особенности в организации биологических объектов (органов, организмов, надорганизменных образований), которые дают возможность представителям данного вида (объектам данного уровня или класса) занимать именно данную экологическую нишу (место в системе); наиболее эффективно взаимодействовать со специфическими факторами данной конкретной среды; выполнять свою специфическую функцию в данной среде и более общих системах (вплоть до биосферы), поддерживать и сохранять свой статус (свои специфические свойства) путем адаптивных перестроек соответствующих структур; поддерживать и воспроизводить специфическую (собственную) структуру или организацию.

Наиболее затруднительным, однако первостепенным в познании специфического, является разработка критериев для его характеристики. Очевидно, что критерии эти будут различными для характеристики объектов различного уровня.

Скажем, для характеристики специфичности индивидуума скорее всего подойдут критерии, связанные со структурой нуклеотидной цепи; с энергетикой: особенности метаболизма, выработка и расходование энергии, что напрямую будет взаимосвязано с поведенческими реакциями. Начиная с популяционного уровня, важнейшим критерием, видимо, будет его роль (функция) в биоценозе. Критерии, отражающие особенности организации (конструкции или строения) более или менее срабатывают по мере увеличения ранга таксона или у высокоспециализированных форм.

Если же брать клеточный, органный уровни, то важнейшими критериями, видимо, будут: функция, механизмы управления функцией, метаболизм, вырабатываемый продукт (т. е. — особенности синтеза).

Из этого следует, что разработка критериев и внедрение идеи специфичности в исследования будут стимулировать обретение высокой общебиологической эрудиции исследователей.

Идея специфичности рождалась скорее всего без прямой связи с методологией познания, а как побочный (или сопутствующий) продукт идеи упорядочения. Ей предшествовало появление самого термина "специфичный", без которого затруднялось обсуждение "многообразного".

Ранее говорилось, что типология тяготеет в определенной мере к усреднению или абстрагированию знаний. Абстрагирование хоть и является важнейшим приемом познания, однако одного этого приема (как и одного любого другого), видимо, не достаточно для познания сущностных свойств объектов и явлений, а тем более взаимосвязи их на различных иерархических уровнях. Любая познавательная модель требует как абстрактных, так и конкретных знаний. Без пополнения конкретикой абстрактное, усиливаясь, обретает тенденцию к потере связи с объектом познания; без абстрагирования конкретные знания становятся "фактажом" и обретают тенденцию к складированию.

Восприятие идеи специфичности и внедрение ее в методологию исследований биологических объектов практически не требует каких-то абсолютно новых методов исследования, но, видимо требует смены стиля мышления, мировоззрения, психологического настроя.

В данной статье не преследовалась цель дать практические рекомендации для перехода к новой познавательной модели, а лишь поставить вопрос и вызвать дискуссию на эту тему. Для этой же дискуссии мы предлагаем некоторые концептуальные (опять же, с нашей точки зрения) положения идеи специфичности.

Специфичность свойственна всем уровням организации живого; редукция, как и чрезмерная интеграция ведут к размыванию специфичности.

Исследование предметов и явлений наиболее продуктивно в рамках (границах), где специфичность не размывается. Эти границы у различных объектов (явлений) различные, и исследователь (специалист в данной области) должен сам определить их относительно данного конкретного объекта исследования. Например, в биоморфологии наиболее благоприятными объектами для подобных исследований являются узкоспециализированные органы, системы органов, организмы.

Все биологические образования или системы (доорганизменные, организменные, надорганизменные) должны рассматриваться, наряду с прочими аспектами, в историческом плане — в онто- и филогенезе.

Типологический аспект анализа живого не отрицается, а расценивается как один из многих аспектов такого анализа.

Изменчивость рассматривается как количественные вариации в пределах системы одного качества и может расцениваться как проявление специфичности.

Разнообразие существует в условиях множества предметов или явлений данного класса и их существования во времени. Однако множество (совокупность) всегда тяготеет к абстракции, вместе с этим каждый член множества — индивидуум, охарактеризовать который возможно лишь через его специфичность. Только при этом условии разнообразие становится реальностью, а не абстракцией.

Идея специфичности учитывает и то, что истина неоднозначна (поскольку неоднозначен и объект познания) и должна определенным образом трансфор-

мироваться, переходя из одной познавательной модели в другую. Трансформация, но не запрещение или отрицание других познавательных моделей.

Специфичность организма заключается в способности поддерживать и воспроизводить специфическую (собственную) структуру. Специфичность таксона — побочный результат адаптационного процесса, т. е. процесса поддержания способности к воспроизведению структур организмами в соответствии со средой обитания. Отсюда, специфичность организма первична (как следствие адаптационного процесса), а специфичность таксона вторична (как побочный результат адаптации организмов).

Работа выполнена при содействии Государственного фонда фундаментальных исследований Украины.

Аристотель. Сочинения в 4-х т. — М.: Мысль, 1976. — Т. 1. Метафизика. — 550 с.

Берри Р. Д. Изменчивость у млекопитающих. Основные концепции и проблемы // Усп. совр. териологии. — М.: Наука, 1977. — С. 5–25.

Гете И. В. Избранные сочинения по естествознанию. — Л.: Изд-во АН СССР, 1957. — 550 с.

Канаев И. И. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. — М.; Л.: Наука, 1966. — 210 с.

Кнорре А. Г. Уровни органической индивидуальности в связи с эволюцией целостности // Проблема целостности в современной биологии. — М.: Наука, 1968. — С. 140–171.

Котт Х. Приспособительная окраска животных. — М.: Мир, 1950. — 180 с.

Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. — М.: Наука, 1989. — 262 с.

Любарский Г. Ю. Изменение представлений о типологическом универсуме в западноевропейской науке // Журн. общ. биологии. — 1991. — 52, № 3. — С. 319–333.

Любарский Г. Ю. Метод общей типологии в биологических исследованиях // Журн. общ. биологии. — 1993. — 54, № 4. — С. 408–429.

Любарский Г. Ю. Рецензия на книгу Р. Штайнера "Очерк теории познания Гетевского мировоззрения" // Журн. общ. биологии. — 1994. — 55, № 6. — С. 761–764.

Левонтин Р. К. Адаптация // Эволюция. — М.: Мир, 1981. — С. 241–264.

Любичев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. — М.: Наука, 1982. — 279 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 592 с.

Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. — 1978. — 39, № 4. — С. 495–508.

Петров Ю. А. Теория познания. — М.: Мысль, 1988. — 144 с.

Свинцов В. И. Логика. — М.: Выс. шк., 1987. — 286 с.

Сент-Илер И. Общая биология / Пер. А. П. Богданова. — М., 1862. — Т. 2. — 254 с.

Советский энциклопедический словарь. — 3-изд. — М.: Сов. энциклопедия, 1984. — 599 с.

Шаталкин А. И. Аристотель и систематика. К вопросу об основаниях типологии // Журн. общ. биологии. — 1993. — 54, № 2. — С. 243–252.

Шаталкин А. И. Типологический подход в систематике // Журн. общ. биологии. — 1994. — 55, № 6. — С. 661–672.

Югай Г. А. Проблемы целостности организма. — М.: Мысль, 1962. — 164 с.

Югай Г. А. Субстанциональный принцип организации живой системы // Проблема целостности в современной биологии. — М.: Наука, 1968. — С. 7–46.

Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. — Berlin, 1886. — Bd. 1. — 574 S.

УДК 576.895.133

ОБ ЭВОЛЮЦИОННОЙ КОНСЕРВАТИВНОСТИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ АКАНТОЦЕФАЛОВ И СВЯЗИ ЭТОГО ЯВЛЕНИЯ С ШИРОКОЙ РАСПРОСТРАНЕННОСТЬЮ У НИХ ПАРАТЕНИЧЕСКОГО ПАЗАРИТИЗМА

В. П. Шарпило, В. В. Корнюшин, О. И. Лисицына

Институт зоологии НАН Украины, ул.Б.Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина

Получено 24 сентября 1997

Об эволюционной консервативности жизненных циклов акантоцефалов и связи этого явления с широкой распространенностью у них паратенического паразитизма. Шарпило В. П., Корнюшин В. В., Лисицына О. И. — Наличие у акантоцефалов, по сравнению с другими метаксенными группами гельминтов, только диксенных жизненных циклов и слишком узкий таксономический состав облигатных промежуточных хозяев, ограниченный только членистоногими, рассматриваются как эволюционный консерватизм циклов. Исходя из особенностей их формирования (членистоногие — первичные хозяева, развитие личинки в них до ювенильного состояния), считается, что глубокая специализация к членистоногим и ювенилизация личинки исключили возможность приобретения акантоцефалами после освоения ими позвоночных в качестве окончательных хозяев еще одного, второго, промежуточного хозяина. Именно это воспрепятствовало возможной и, обычно, эволюционно перспективной трансформации жизненных циклов у акантоцефалов, которые навсегда остались диксенными. Осуществить же широкую гостальную экспансию среди водных и наземных позвоночных — окончательных хозяев акантоцефалам удалось не за счет разнообразия структуры жизненных циклов, а в основном благодаря паратеническому паразитизму и паратеническим хозяевам.

Ключевые слова: акантоцефалы, консервативность жизненных циклов, паратенический паразитизм.

Evolutionary conservatism of the Life cycles of Acanthocephalans and its Connection with the Wide Distribution of Paratenic Parasitism. Sharpilo V. P., Kornushin V. V., Lisitsina O. I. — Complex of such features as presence of only one intermediate host in life cycles of all acanthocephalans and restricted list of obligatory intermediate hosts which includes the arthropods only (mainly crustaceans, which are considered to be primary hosts of acanthocephalans in the process of evolution) is considered as an evidence of evolutionary conservatism of life cycles. The authors suggest that such peculiarities as deep specialisation of acanthocephalans to the arthropods and the juvenilisation of larva have excluded appearance of the second intermediate hosts after acquisition of the vertebrate definitive hosts. This prevented possible evolutionary perspective changes in the acanthocephalans life cycles. Wide hostal radiation of acanthocephalans among various aquatic and terrestrial vertebrates has become possible due to the paratenic parasitism and acquisition of paratenic hosts instead of development of various life cycles and intermediate hosts. Paratenic parasitism and acquisition of paratenic hosts is considered as an alternative way (contrary to development of numerous life cycle patterns and various intermediate hosts) which enabled wide hostal radiation of acanthocephalans among different aquatic and terrestrial vertebrates.

Key words: Acanthocephalans, conservatism of the life cycles, paratenic parasitism.

В жизненных циклах акантоцефалов наряду с окончательным хозяином — позвоночным — участвует, как известно, лишь один облигатный промежуточный хозяин — беспозвоночное. Такие, диксенные, циклы свойственны всем без исключения систематическим группам этих паразитов вне зависимости от того, в водной или наземной среде проходит их развитие, а также от состава и экологических особенностей окончательных хозяев. При этом в круг промежуточных хозяев входят исключительно членистоногие, в основном ракообразные и,

значительно реже — насекомые (Schmidt, 1985). По сравнению с другими классами гельминтов, которые пошли по пути метаксении, в структуре жизненных циклов акантоцефалов явно просматриваются черты эволюционного консерватизма. Это выражается в однотипности структуры жизненных циклов, неизменно носящих диксенный характер, и ограниченном таксономическом составе облигатных промежуточных хозяев. Для сравнения отметим, что у трематод, например, жизненные циклы по своей структуре более разнообразны: обычно диксенные и триксенные, значительно реже — тетраксенные, и, как исключение — моноксенные. Жизненные циклы у цестод и нематод — паразитов позвоночных — не менее разнообразны: у цестод они чаще диксенные, реже триксенные, у нескольких видов наряду с диксенными известны и моноксенные циклы; у нематод — моноксенные, диксенные и триксенные, причем здесь все типы циклов достаточно обычны (Шульц, Гвоздев, 1970; Bohzkov, Odening, 1979; Bozkov, 1986). Состав облигатных промежуточных хозяев у каждого из этих классов также несравненно шире, чем у акантоцефалов, и может включать наряду с беспозвоночными (моллюски, олигохеты, полихеты, пиявки, членистоногие, в том числе ракообразные, насекомые, клещи и др.) и позвоночных (чаще рыбы, амфибии, млекопитающие).

Такое разнообразие жизненных циклов — результат их эволюционных преобразований: с одной стороны, усложнения в результате последовательного вовлечения в структуру циклов одного, двух, а иногда и трех облигатных промежуточных хозяев, с другой — вторичного упрощения в результате выпадения некоторых из них. Закономерностям этого процесса посвящена обобщающая работа Д. К. Божкова (1976). Возникновение разнообразной структуры жизненных циклов у трематод, цестод и нематод сыграло важную роль в эволюции этих групп паразитов и в освоении ими широкого круга окончательных хозяев, повышении надежности и устойчивости паразитарных систем. Это, хотя и не единственная, но, несомненно, важная адаптация, сыгравшая решающую роль в гостальной экспансии данных групп паразитов.

Казалось бы, строгая диксенность жизненных циклов акантоцефалов при узком таксономическом составе промежуточных хозяев должна была бы отразиться на круге их окончательных хозяев. Однако и по таксономическому, и по экологическому разнообразию этих хозяев акантоцефалы мало чем отличаются от других классов гельминтов. Таковыми для акантоцефалов также служат различные группы рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих; хозяином акантоцефалов иногда может быть и человек.

При анализе причин этого возникает несколько вопросов: 1. Почему в процессе долгой эволюции акантоцефалы, в отличие от других метаксенных групп гельминтов, "остановились" на использовании лишь одного промежуточного хозяина? 2. Почему круг этих хозяев остался узким, ограниченным лишь членистоногими? 3. Что позволило акантоцефалам освоить, тем не менее, в качестве окончательных хозяев разнообразные таксономические и экологические группы позвоночных, в том числе и трофически не связанных с промежуточными хозяевами?

Несмотря на несомненный научный интерес, эти вопросы в их взаимосвязи, насколько нам известно, не рассматривались. Ответы, с нашей точки зрения, следует искать в особенностях становления жизненных циклов акантоцефалов. Исходя из существующих представлений (Golvan, 1958; Morris, Crompton, 1982a,b; Nickol, 1985; Schmidt, 1985 и др.), этот процесс становления выглядит следующим образом.

Акантоцефалы — очень древняя группа паразитических организмов, корни которой уходят в Кембрийский период. Предполагается, что их первыми хозяевами были членистоногие, вероятнее всего ракообразные, доминирующие в

кембрийских морях. При этом первоначально паразитизм был присущ только личинкам, в то время как взрослые формы оставались свободноживущими обитателями бентоса — некрофагами или хищниками. Эта точка зрения сейчас, по-видимому, общепризнана.

Жизненные циклы проакантоцефалов с паразитической личинкой и взрослой свободноживущей формой оставались таковыми, вероятно, достаточно долго в геологическом времени. При этом развитие личинки в хозяине-ракообразном достигало очень высокого морфологического уровня, что характерно и для современных акантоцефалов. По существу, мы уже имеем дело не с личинкой, а с молодым организмом, у которого развиты все системы органов, включая половую систему. Не случайно еще Ван Клив (Van Cleave, 1937) рассматривал эту стадию как ювенильную форму. Следует отметить, что ювенилизация личинки прослеживается и у некоторых трематод, цестод и нематод, однако здесь это явление, и это следует подчеркнуть, чаще связано с развитием во втором или третьем промежуточном хозяине (Судариков, 1964; Дубинина, 1966; Гинецинская, 1968; Anderson, 1988 и др.). Развитие личинки до ювенильной стадии в одном (и единственном) промежуточном хозяине существенно отличает акантоцефалов от большинства других метаксенных гельминтов.

Моноксенные жизненные циклы проакантоцефалов с участием ракообразных оставались, вероятно, таковыми до появления позвоночных, которые стали осваиваться ими в качестве хозяев. Этот процесс, судя по всему, осуществился достаточно быстро. Этому могло способствовать широкое использование первыми позвоночными ракообразных как пищевых объектов, открывшее доступ молодым формам проакантоцефалов в организм этих животных — потенциальных хозяев, но еще большую роль сыграл, несомненно, высокий уровень ювенилизации паразитической личинки. Известно, что личинки гельминтов, закончившие морфогенез и далеко продвинувшиеся морфологически, обычно легче оседают и приживаются в разнообразных хозяевах, в которых они могут созреть (Дубинина, 1966).

Включение позвоночных в жизненный цикл явилось, несомненно, решающим этапом в эволюции акантоцефалов. Связав свою судьбу с хозяевами-позвоночными, в которых они стали достигать зрелости, акантоцефалы не только в еще большей степени вышли из-под непосредственного влияния жестких условий внешней среды, но и значительно расширили свои эволюционные возможности. Формы проакантоцефалов со свободноживущей зрелой стадией в конце концов под давлением отбора исчезли. В результате жизненные циклы акантоцефалов приобрели диксенный характер. При этом позвоночные взяли на себя роль окончательных хозяев, а ракообразные с давно развивающейся в них ювенильной стадией, оказались в роли промежуточных хозяев. В этом также специфика акантоцефалов, поскольку у других групп гельминтов в большинстве случаев становление промежуточного хозяина происходило, когда у них уже был хозяин, в котором паразиты достигали зрелости. Исключение составляют лишь трематоды, у которых становление промежуточного хозяина (моллюска) в чем-то сходно с таковым у акантоцефалов. Диксенные жизненные циклы, установившиеся у акантоцефалов после освоения ими позвоночных в качестве окончательных хозяев, сохранились в неизменном виде, и сейчас свойственны, как отмечалось, всем современным группам этих паразитов.

Исторически первыми среди позвоночных окончательными хозяевами акантоцефалов стали, несомненно, рыбообразные и рыбы. С рыбами, в основном морскими, и сейчас, по нашим оценкам, связано в большей или меньшей степени около 2/3 известных родов этих паразитов (Yamaguti, 1963; Amin, 1985). Тесные пищевые связи большинства рыб с ракообразными обеспечивали надежность паразитарных систем акантоцефалов и их широкое распространение

среди этой группы позвоночных. Рыбы оставались, видимо, единственными или, по крайней мере, основными окончательными хозяевами акантоцефалов с их диксенными циклами до появления других позвоночных, заселивших моря или связанных с морскими экосистемами, включая ихтиозавров, птерозавров и другие вымершие группы позвоночных, а в дальнейшем рептилий, птиц и млекопитающих. Освоить эти группы животных в качестве окончательных хозяев оказалось, однако, не всегда возможным. Большинство из них, занимая достаточно высокий трофический уровень, не было связано с ракообразными как возможным источником заражения акантоцефалами. Приобретение же еще одного промежуточного хозяина, благодаря которому можно было бы решить эту проблему, для акантоцефалов, в отличие от других классов гельминтов, оказалось невозможным. Особенности лярвогенеза акантоцефалов и глубокая специализация к ракообразным их личинок, достигавших в этих хозяевах ювенильной стадии, сделали невозможным перенос части личиночного развития в какого-либо другого хозяина — потенциально второго промежуточного. Именно поэтому, как нам представляется, акантоцефалы оказались обреченными навсегда "остаться" с одним промежуточным хозяином, и не смогли использовать беспозвоночных других классов или позвоночных в роли второго промежуточного хозяина с его трансмиссионными возможностями. Это, кстати, пример специализации, которая стала непреодолимой преградой на пути структурного преобразования жизненных циклов и приобретения еще одного промежуточного хозяина. Единственное, что акантоцефалам удалось осуществить в процессе дальнейшей эволюции, — это лишь освоить в качестве промежуточных хозяев, дополнительно к морским ракообразным, пресноводных и наземных ракообразных и насекомых. Благодаря этому акантоцефалы смогли "выйти" на сушу, где их окончательными хозяевами стали чисто наземные виды в основном птиц и млекопитающих. Жизненные циклы акантоцефалов при этом остались диксенными, как и были первоначально.

Несмотря на консервативность структуры жизненных циклов, акантоцефалы, тем не менее, сумели решить проблему широкой гостальной экспансии и освоить различные экологические группы позвоночных в качестве окончательных хозяев. Решающую роль в этом сыграл паратенический паразитизм и паратенические хозяева. Такие хозяева выполняют, как известно, роль лишь чисто трансмиссионного звена, и поэтому не могут быть отнесены к категории промежуточных хозяев, за которых их ранее нередко принимали.

Паратенический паразитизм у акантоцефалов распространен очень широко. С этим столкнулись давно, однако количественная оценка его распространенности стала возможной лишь в последние годы (Шарпило, и др., 1996). По имеющимся у нас данным, паратенический паразитизм известен сейчас у 87,5% отрядов, 63,1% семейств и 30% родов этих паразитов. По его распространенности акантоцефалы значительно превосходят все остальные классы гельминтов, особенно трематод (отмечен всего у 7,2% семейств и лишь у 1,2% родов) и цестод (известен у 11,3% семейств и 3,2% родов). Ограниченность распространения паратенического паразитизма у этих классов гельминтов заслуживает специального рассмотрения. У нематод паратенический паразитизм, хотя и распространен значительно шире (48% семейств, 16,2% родов), но и они уступают в этом отношении акантоцефалам. К тому же следует иметь в виду, что, поскольку современные знания о жизненных циклах и паразитарных системах акантоцефалов, прежде всего связанных в своем развитии с морскими и, особенно, океаническими экосистемами еще очень неполны, паратенический паразитизм у них в целом может оказаться еще более обычным явлением, чем это известно к настоящему времени (рис. 1).

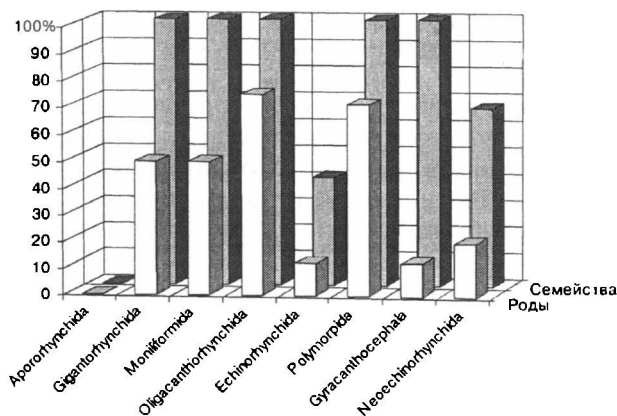


Рис. 1 Паратенический паразитизм в надвидовых таксонах (семействах и родах) акантоцефалов.

Fig. 1 Paratenic parasitism in supraspecific taxa (families and genera) of Acanthocephala.

беспозвоночных, так и позвоночных. У акантоцефалов в числе паратенических хозяев известны моллюски, ракообразные (декаподы), личинки некоторых водных насекомых и (?) аннелиды, но главным образом позвоночные (рыбы, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие). Источником заражения паратенических хозяев инвазионными стадиями чаще служат промежуточные хозяева, однако не меньшее значение имеет и другой путь — заражение одних паратенических хозяев от других, что нередко ведет к образованию целой сети паратенических хозяев. Способность инвазионных стадий акантоцефалов (цистакантов) к многократным пассажам по пищевым цепям от одного паратенического хозяина к другому специально исследовалась нами на примере двух видов акантоцефалов (Великанов, Шарпило, 1987). Проведенные эксперименты показали, что цистаканты *Sphaerirostris teres* и *Macracanthorhynchus catulinus* способны не менее чем к четырем-пятикратным пассажам. Вполне очевидно, что многократные пассажи цистакантов возможны и в природных условиях, что, естественно, ведет к увеличению круга потенциальных источников заражения. Такие пассажи получили название паратенеза (paratenesis) (Beaver, 1969).

Широкий таксономический состав паратенических хозяев у акантоцефалов явно контрастирует с узким кругом их промежуточных хозяев. Именно за счет паратенических хозяев у акантоцефалов появилось огромное число альтернативных источников заражения. Наиболее велика трансмиссионная роль таких паратенических хозяев как рыбы, рептилии и млекопитающие (микромаммалии). В частности, благодаря "мирным" рыбам в числе окончательных хозяев акантоцефалов могли оказаться различные группы хищных рыб (щуковые, угревые и др.), многие птицы-ихтиофаги (бакланы, цапли, пеликаны, пингвины и др.) и рыбоядные млекопитающие (особенно ластоногие, зубатые киты и др.). Такие же паратенические хозяева, как амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие (микромаммалии) служат основным или единственным источником заражения многих наземных животных — птиц (главным образом дневных хищников, сов и др.) и млекопитающих (собаки, кошки, енотовые и др.). Без участия паратенических хозяев многие виды упомянутых групп водных и наземных животных вообще не могли бы оказаться в числе окончательных хозяев акантоцефалов. Можно поэтому считать, что и своим видовым разнообразием акантоцефалы обязаны паратеническим хозяевам.

Заключение. В отличие от других метаксенных групп гельминтов (трематод, цестод, нематод), структура жизненных циклов акантоцефалов характеризуется

Паратенический паразитизм, как известно, проявляется в способности инвазионных стадий паразитов (личинки или ювенильных форм), оказавшихся в хозяевах, в которых они обычно не могут продолжить дальнейшее развитие, сохранять жизнеспособность, оставаясь инвазионными достаточно продолжительное время, вплоть до нескольких лет. Такие хозяева, обычно служащие источником заражения, и получили название паратенических. Круг их в любом обществе нередко достаточно обширен и может включать как

явно выраженным эволюционным консерватизмом. Это проявляется в их строгой диксенности, сохраняющейся в неизменном виде на протяжении большей части эволюционного пути этих паразитов, а также в крайне ограниченном таксономическом составе промежуточных хозяев. Их роль выполняют исключительно членистоногие, в основном ракообразные. Очень давняя и глубокая специализация к первичным хозяевам — членистоногим, в которых личинка развивается до уровня ювильной стадии, стала запретом, непреодолимой преградой для переноса части личиночного развития в каких-либо других хозяев. Именно в этом, как нам представляется, кроются причины наличия у акантоцефалов только одного промежуточного хозяина, узкого таксономического состава этих хозяев и строгой диксенности их жизненных циклов. При этом трансмиссионную роль в переносе инвазионных личинок к окончательному хозяину, которую у других групп гельминтов осуществляют обычно второй и третий (там, где он есть) промежуточные хозяева, у акантоцефалов взяли на себя паратенические хозяева. Широкая гостальная экспансия акантоцефалов среди различных экологических групп окончательных хозяев обусловлена именно значительным распространением у них паратенического паразитизма. На примере акантоцефалов проще, чем на какой-либо другой группе гельминтов, можно оценить значение паратенического паразитизма как одной из важных экологических стратегий паразитических организмов.

Авторы благодарят за помощь при оформлении статьи своих коллег Ю. И. Кузьмина, Н. Я. Белик и В. Я. Ичанскую.

Данная работа выполнялась в рамках проектов ГФФИ — 5.3/95 и 5.4/279.

- Божков Д. К. О некоторых закономерностях при вторичном упрощении жизненных циклов гельминтов // Паразитология. — 1976. — 10, № 5. — С. 428–433.
- Великанов В. П., Шарпило В. П. Новые данные по экспериментальному перезаражению личинками гельминтов резервуарных (паратенических) хозяев // 5 Закавказ. конф. по паразитол.: Тез. докл. — Ереван, 1987. — С. 83–84.
- Гинецинская Т. А. Трематоды. Их жизненные циклы, биология и эволюция. — М.: Наука, 1968. — 410 с.
- Дубинина М. Н. Ремнецы фауны СССР. — М.; Л.: Наука, 1966. — 261 с.
- Судариков В. Е. Некоторые особенности биологии и онтогенеза трематод отряда Strigeidida // Эксп. и экол. гельминтол. (Тр. ГЕЛАН СССР). — 1964. — 16. — С. 201–220.
- Шарпило В. П., Солин М. Д., Лисицына О. И. Паратенический паразитизм: распространение и закономерности проявления // Вестн. зоологии. — 1996. — № 6. — С. 3–12.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. — М.: Наука, 1970. — Т. 1. — С. 3–12.
- Amin O. M. Classification // Biology of the Acanthocephala / Crompton D.W.T., Nickol B.B. — Cambridge: Univ. Press, 1985. — P. 27–72.
- Anderson R. C. Nematode transmission patterns // J. Parasitol. — 1988. — 74. — P. 30–45.
- Beaver P.C. The nature of visceral larvae migrans // J. Parasitol. — 1969. — 55. — P. 3–12.
- Bozhkov D. Conclusions from the comparison of some biological characteristics of trematodes, cestodes, acanthocephalans and nematodes // Angew. Parasitol. — 1986. — 27. — P. 79–85.
- Bozhkov D. K. Odening K. On the problem of variable numbers of hosts in the life-cycles of helminths // Folia Parasitol. — Praha, 1979. — 26, № 1. — P. 15–18.
- Golvan Y. J. Le Phylum des Acanthocephala. Premier note. Sa place dans l'echelle zoologique // Ann. Parasitol. Hum. Comp. — 1958. — 33. — P. 538–602.
- Meger A. Acanthocephala // H.G.Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. — Leipzig, 1932–1933. — Abd. 2, Buch 2, Lief 1 (1932), Lief 2 (1933). — 582 S.
- Morris S. C., Crompton D. W. T. The origins and evolution of the Acanthocephala // Biol. Rev. Camb. Phil. Soc. — 1982a. — 57, № 1. — P. 85–113.
- Morris S. C., Crompton D. W. T. Origins and evolution of Acanthocephalan worms // Mem. Mus. Nation. Hist. Natur. — 1982b. — Nov. Ser. A, Zool. — 123. — P. 61–66.
- Nickol V. V. Epizootology // Biology of the Acanthocephala / Crompton D.W.T., Nickol B.B. — Cambridge: Univ. Press, 1985. — P. 307–346.
- Schmidt G. D. Development and life cycles // Biology of the Acanthocephala / Crompton D.W.T., Nickol B.B.). — Cambridge: Univ. Press, 1985. — P. 307–346.
- Van Cleave H. J. Developmental stages in acanthocephalan life histories // Сб. работ, посв. 30-юбилею науч., препод. и общ. деятел. К.И.Скрябина. — М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. — P. 739–743.
- Yamaguti S. Acanthocephala // Systema Helminthum. — New-York; London, 1963. — Vol. 5 — 423 p.

УДК 593.17

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПРИКРЕПИТЕЛЬНЫХ ОРГАНЕЛЛ У ИНFUЗОРИЙ (CILIOPHORA)

И. В. Довгаль

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина.

Получено 4 ноября 1997

Происхождение и эволюция прикрепительных органелл у инфузорий (Ciliophora). Довгаль И. В. — Рассмотрены различные формы временного и постоянного прикрепления у инфузорий, обитающих в условиях воздействия потока воды. Основными абиотическими факторами в таких случаях являются гидродинамические нагрузки, в процессе адаптации к которым сформировались разнообразные прикрепительные органеллы. Представители разных таксонов цилиат независимо переходили к прикрепленному образу жизни. При этом они подвергались воздействию сходного комплекса факторов и вырабатывали аналогичные приспособления. Соответственно, сходны и этапы эволюции прикрепительных органелл у инфузорий: 1) факультативное прикрепление (тигмотаксис); 2) секреция клейких веществ; 3) увеличение площади прикрепления; 4) подъем над субстратом — образование прикрепительных органелл (ножек и стебельков); 5) образование структур, защищающих зону соединения стебелька и зооида.

Ключевые слова: инфузории, прикрепительные органеллы, эволюция.

The Origin and Evolution of the Adhesive Organelles in Infusoria (Ciliophora). Dovgal I. V. — The various forms of a temporary and constant attachment in infusoria that are living in conditions of influence of a water flow are considered. Basic abiotic factors in such cases are hydrodynamic loads and during adaptation to that the diverse adhesive organelles were generated. The representatives of the different ciliates taxa independently passed to an attached mode of life. Thus they were exposed to influence of a similar complex of the factors and developed similar adaptations. Accordingly the stages of the adhesive organelles evolution in infusoria are similar: 1) facultative attachment (thigmotaxis); 2) secretion of sticky substances; 3) increases of the attachment area; 4) rises above substrate — formation of the fixing organelles (pedicles and stalks); 5) formations of structures protecting a zone of stalk and bell connection.

Key words: infusoria, adhesive organelles, evolution.

Эволюционная тенденция к оседанию на субстрат достаточно хорошо проявляется у инфузорий. Морфологические адаптации к прикреплению у цилиат чрезвычайно разнообразны, в этом отношении они значительно превосходят других простейших. В нескольких классах цилиат имеются факультативно и облигатно прикрепленные формы, а некоторые группы (хонотрихи, перитрихи, суктории, пилисукториды) в основном включают сидячие виды. Как в пределах типа Ciliophora в целом, так и в отдельных таксонах можно проследить переход от временного прикрепления к сидячему образу жизни.

По классификации Э. Фор-Фремье (1969) существуют 9 основных способов фиксации на субстрате у инфузорий: ресничный тигмотаксис, слизистая секреция, секреты скопулы, железистый секрет, микрожелезистый секрет (скопулоид сукторий), присоски, прикрепительные кольца, шипы и крючки, хоботки (щупальца) ринходид. Адаптации к прикрепленному образу жизни неоднократно обсуждались в литературе (Янковский, 1972; Довгаль и др., 1995; Faure-Fremiet, 1952; Haider, 1964; Matthes, 1974, 1982; Corliss, 1979 и др.). Однако происхождение и эволюция прикрепительных органелл у инфузорий отдельно не рассматривались.

Способы прикрепления к субстрату у инфузорий

Тигмотаксис. Многие подвижные цилиаты (например, парамеции) способны останавливаться и временно прикрепляться к субстрату с помощью специально для этого не дифференцированных ресничек. У Thigmotrichida эта тен-

денция развивается путем формирования специализированных ресничек перед-неспинного участка тела. У бродяжек фолликулинид тигмотактильные реснички имеются на боковой стороне, у *Condilostoma* spp., стенторов и т. п. — на заднем участке тела.

Слизистая секреция. Некоторые цилиаты выделяют слизь, которая либо затвердевает в виде тонких прикрепительных нитей (*Sonderia* spp., *Nycterothix* spp., *Maryna* spp., *Colpodopsis* spp., *Urocenrum* spp.), либо в виде слизистых капсул (*Stentor roeseli* Ehrenberg, 1838, *Stichotricha* spp.).

Циртофорины обладают довольно сложным секреторным аппаратом — подитом (рис. 1, Л), с помощью которого они могут прикрепляться к субстрату (по Э. Форэ-Фреме (1969) — железистым секретом).

Присоски. Некоторые цилиаты прикрепляются к твердым поверхностям с помощью особой зоны ресничек (короны). Ее строение усложняется у Licnophoridae в результате образования круговой присоски. Иной тип присоски обнаружен у представителей рода *Haptophrya* (Astomatida), а также перитрих, как будет указано ниже.

Пилисукториды, обитающие на конечностях ракообразных, прикрепляются к щетинкам и членикам конечностей хозяев непосредственно стенками цисты, в которой проходит большая часть их жизненного цикла (рис. 1, 2).

Прикрепительные органеллы перитрих. У некоторых перитрих прикрепление осуществляется непосредственно секретом скопулы — антапикального участка кинетосом. Однако у большинства видов скопулой секретируются ножки (стебельки) различного строения, обычно снабженные базодиском. Несократимые стебельки *Epistylis* spp., *Opercularia* spp. и т. п. состоят из пучков микротрубочек, расположенных вокруг ресничек скопулы и покрытых мембраной. Секреция происходит только в периферической зоне скопулы.

У ряда перитрих имеются сократимые стебельки. При этом в центральную часть стебелька проникает антапикальная часть клетки (Nakajima et al., 1986), в которой находится пучок из филаментов, называемый спазмонемой (мионемой) (рис. 1, 3). Этот пучок по всей длине пронизан каналами эндоплазматической сети, служащими накопителями кальция, необходимого для сокращения. Обратный сокращению процесс (вытягивание) происходит за счет упругих свойств не клеточного (наружного) материала стебелька. В зависимости от степени развития спазмонемы, разные формы перитрих обладают и различной способностью к сокращению стебелька (Банина, 1977) — у видов рода *Intranstylum* (рис. 1, 4; 1, 5) стебельки могут только незначительно отклоняться в сторону (либо вообще не способны к сокращению), у зоотамнид стебелек способен только к изгибам, наконец, у вортицеллид спазмонема проходит вплоть до основания стебелька (рис. 1, 3; 1, 9), за счет чего он может сворачиваться в тугую спираль.

У некоторых перитрих, например у обитающих на рыбах апиозом, прикрепление осуществляется базальной частью клетки. У этих цилиат стебли, по-видимому, редуцированы в процессе эволюции, т. к. у них обнаружены рудиментарные остатки стебля в виде волокнистого слоя, залегающего между подошвой животного и телом хозяина (Lom et al., 1968; Lom, 1973). Известны и стебельчатые апиозомы (Банина, 1977; Scheubel, 1973). У некоторых представителей рода имеются корневидные выросты основания тела, проникающие между клетками эпителия хозяина (рис. 1, 6).

Перитрихи родов *Discophyson*, обитающие на детрите, и *Foissnerella* с жабр и плеоподов сфероматид (Isopoda) имеют стебельки с резким расширением (физоном), погруженным в детрит в первом случае (рис. 1, 7) или расположенным у основания зооида (Янковский, 1985, 1986), во втором (рис. 1, 8). Очевидно, что функция физона в этих случаях разная. Для *Discophyson* это — "заякоривание" в

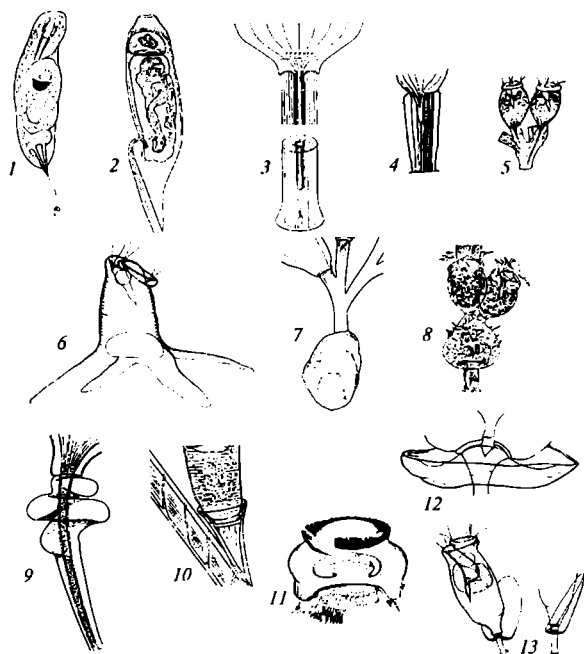


Рис. 1. Прикрепительные органы некоторых сидячих инфузорий: 1 — подит *Trochiloides* sp. (по Янковскому, 1973); 2 — прикрепление пилисукториды *Conidophrys* sp. (по Янковскому, 1972); 3 — схема морфологии стебелька вортицеллин (по Grell, 1973 — из Matthes, 1982); 4 — стебелек *Intranstylum simulans* (по Kahl, 1935); 5 — *I. steini* (по Kahl, 1935); 6 — *Apiosoma filiformis* (по Scheubel, 1973); 7 — физон *Discophyson liberus* (по Янковскому, 1985); 8 — физон *Foissnerella physonica* (по Янковскому, 1986); 9 — физон *Cotensita commensalis* (по Янковскому, 1982); 10 — фиксон *Corlissetta anivica* (по Янковскому, 1986); 11 — схема общей организации триходин (по Хаусману, 1988); 12 — полураковина *Allomeron* sp. (по Янковскому, 1967 с изменениями); 13 — *Pyxidiella tectiformis* (по Scheubel, 1973).

Fig. 1. Adhesive organs of some sessile infusorians: 1 — posterior style (podit) of *Trochiloides* sp. (after Jankowski, 1973); 2 — the attachment of *Conidophrys* sp. (after Jankowski, 1972); 3 — morphology of the vorticelling stalk (diagrammatic) (after Grell, 1973, redrawn from Matthes, 1982); 4 — stalk of *Intranstylum simulans* (after Kahl, 1935); 5 — *I. steini* (after Kah, 1935); 6 — *Apiosoma filiformis* (after Scheubel, 1973); 7 — physon of *Discophyson liberus* (after Jankowski, 1985); 8 — physon of *Foissnerella physonica* (after Jankowski, 1986); 9 — physon of *Cotensita commensalis* (after Jankowski, 1982); 10 — adhesive structure (fixon) of *Corlissetta anivica* (after Jankowski, 1986); 11 — general diagram of trichodinid ciliates organisation (after Hausmann, 1988); 12 — semilorica of *Allomeron* sp. (after Jankowski, 1967, modifical); 13 — *Pyxidiella tectiformis* (after Scheubel, 1973).

Vaginicola, *Thuricola*, *Lagenophrys*). Некоторые из раковинных перитрих распластаны по субстрату — *Platycola* spp., *Lagenophrys* spp. Единственный стебельчатый род семейства *Lagenophryidae* — *Stylohedra* Kellicott, 1884. В процессе эволюции лагенофриды, вероятно, также утратили стебелек.

грунте, а для *Foissnerella* — защита основания зооидов. У представителей рода *Allomeron* (Янковский, 1967) и обитающей на личинках ручейников из Байкала вортицеллины *Cotensita commensalis* Jankowski, 1982 (рис. 1, 9) (Янковский, 1982) и др. имеется физон в зоне соединения стебелька с зооидом.

У перитрих довольно часто встречаются аллометрические расширения стебелька иного типа, закрывающие базальную часть зооида (или колонии) (Янковский, 1967).

У *Pyxidiella tectiformis* Scheubel, 1973 с жабр ельца стебелек снабжен крупным щитковидным выростом — полураковиной для защиты зооида от быстрого тока воды на жабрах (рис. 1, 13). Полураковина, закрывающая только основание тела, имеется и у представителей других родов перитрих (рис. 1, 12).

У *Corlissetta anivica* Jankowski, 1986 с щетинок полихет прикрепительная органелла (фиксон) представляет собой толстостенный конус из двух камер (рис. 1, 10). При этом верхняя камера полая — она закрывает (и, вероятно, защищает) нижнюю часть зооида, а нижняя — вытянутая, базодиск (прикрепительный диск) отсутствует.

У перитрих часто встречаются и полностью закрывающая зооид (или колонию) тектиновая раковина, прикрепляющаяся к субстрату при помощи стебелька (роды *Cothurnia*, *Pixicola*) или непосредственно поверхностью раковины (роды

Своеобразные прикрепительные кольца имеются у перитрих семейства *Ellobiophryidae*. У представителей рода *Ellobiophrya*, обитающих на щупальцах мшанок, жаберных филаментах моллюсков и дермальных выростах на поверхности тела рыб, кольцо (*cinctum*) сократимое, образуется двумя выростами тела, дистальные концы которых соединяются в "замок" (рис. 2, 1). У видов рода *Caliperia* с жабр рыб кольцо не сократимое, замка нет, и отростки кольца обычно не замыкаются (Найденова и др., 1969, Clamp, 1982). По всей видимости, эллобиофрииды произошли от стебельчатых перитрих, поскольку у их телотрохов имеется "личиночный" стебелек, с помощью которого бродяжка временно прикрепляется к материнской клетке. По мнению Дж. Клэмп (Clamp, 1982), *cinctum* может быть производным стебелька каких-то колониальных эпистилид, однако данные об ультраструктуре этого образования и его формировании в процессе онтогенеза отсутствуют, и данное предположение представляется недостаточно обоснованным.

Сходные кольца, но образуемые не выростами тела, а петлеобразным изгибом стебелька (рис. 2, 2) или разветвлением его основания (рис. 2, 3), имеются у эпистилид рода *Cyclostipes**, прикрепляющихся к основанию тела перитрих рода *Apiosoma* и других перитрих с поверхности тела рыб (Янковский, 1985; Lom et al., 1961; Clamp, 1982).

Виды рода *Riboscyphidia* прикреплены к поверхности тела хозяев (рыбы, головастики лягушек, жабры личинок тритонов) расширением нижнего конца тела — базальной присоской (Янковский, 1985). Однако наибольшее развитие присоски (базальные диски) получили у урцеоляриид, паразитирующих преимущественно на поверхности тела рыб (рис. 1, 11).

Прикрепительные органеллы сукторий. Часть сукторий прикрепляется к субстрату базальной частью тела либо стеблеобразным ее выростом. Трихофрииды и гелиофрииды прикрепляются к субстрату с помощью специальной секреции и без прикрепительных органелл. Представители этих отрядов обычно имеют распластанное по субстрату тело, хотя в пределах рода *Dendrosoma* проявляется тенденция к подъему несущих щупальца выростов тела (актинофоров) над субстратом.

Однако наиболее распространенный способ прикрепления у щупальцевых инфузорий — с помощью тектинового (псевдохитинового) стебелька или ножки, которые секретируются скопулоидом, выявляемым при импрегнации серебром и представляющим собой группу мешочков, от которых отходит сеть фибрилл. За счет аллометрического роста апикальной части стебелька часто формируется полураковина (базотека), покрывающая нижнюю часть зооида (рис. 2, 6), или раковина, которая покрывает тело инфузории полностью. Кроме того, встречается еще стилотека — раковина, секретируемая кортикальными структурами (рис. 2, 7). При этом зооид, как правило, соединен с раковиной в области ее устья. Базальная часть стилотеки часто разрастается в пустотелый стеблеобразный вырост, с помощью которого, собственно, и происходит прикрепление к субстрату. Имеется еще третий тип раковины — слизистая (муциновая), но при этом обычно имеется и тектиновый стебелек (или ножка). В некоторых семействах сукторий (например, *Periacinetidae*) представлены все типы раковины, т. е. даже в пределах таксона сравнительно невысокого ранга структуры, связанные с прикрепленным образом жизни, формировались параллельно.

*По мнению некоторых авторов (напр., Clamp, 1982), все виды этого рода (а также формы с обычным базодиском) представляют собой один вид — *Heteropolaria lwoffii* (Faure-Fremiet, 1943). Однако трудно представить, что разные способы прикрепления (и разные способы секреции стебелька) могут быть сведены только к внутривидовой изменчивости.



Рис. 2. Прикрепительные органеллы некоторых перитрих, сукторий и хонотрих: 1 — *Ellobiophrya conviva* (по Clamp, 1982); 2 — *Cyclostipes lwoffii* (из Clamp, 1982); 3 — фрагмент гиперфоретической колонии *C. percarum* (по Lom et al., 1961); 4 — *Erastophrya chattoni* (по Curds, 1985); 5 — *Spongiarcon variabilis* (по Янковскому, 1981); 6 — полураковина *Discophrya* sp.; 7 — стилотека *Paracineta* sp.; 8 — *Tokophrya actinostyla* (из Curds, 1985); 9 — папилла *Acineta compressa*; 10 — *T. ornata* (из Curds, 1985); 11 — *Oxychona multifida* (по Янковскому, 1973).

Fig. 2. Adhesive organelles of some peritrichs, suctorians and chonotrichous ciliates: 1 — *Ellobiophrya conviva* (after Clamp, 1982); 2 — *Cyclostipes lwoffii* (redrawn from Clamp, 1982); 3 — fragment of the hyperphoretic colony of *C. percarum* (after Lom et al., 1961); 4 — *Erastophrya chattoni* (redrawn from Curds, 1985); 5 — *Spongiarcon variabilis* (after Jankowski, 1981); 6 — semilorica of *Discophrya* sp.; 7 — stylothea of *Paracineta* sp.; 8 — *Tokophrya actinostyla* (redrawn from Curds, 1985); 9 — papilla of *Acineta compressa*; 10 — *T. ornata* (redrawn from Curds, 1985); 11 — *Oxychona multifida* (after Jankowski, 1973).

Часть сукторий утратила стебельки в связи с переходом к планктонному (*Sphaerophrya*, *Mucophrya*) или паразитическому (*Sphaerophrya*, *Pseudogemma*) образу жизни (возможно, некоторые паразитические формы (*Pottsiocles*, *Phalacrocleptes*) не имели стебельков изначально). При этом функция временного (у планктонных видов) или постоянного (у паразитов) прикрепления к субстрату выполняется щупальцами (органеллами питания).

Необходимо отметить, что у бродяжек некоторых сукторий, подобно эллобиофриидам, могут формироваться временные прикрепительные органеллы. У томитов эндопаразитических эндосфериид имеется органелла прикрепления и проникновения в клетку хозяина — перфораториум, а у лишенных цилиатуры червеобразных бродяжек вермигеммин на апикальном конце клетки расположена присоска, с помощью которой они перемещаются по субстрату.

Для стебельчатых сукторий характерно большое разнообразие морфологии соединения стебелька и раковины или тела инфузории. Помимо полураковины стебельки расширяются в опорные диски, у *Tokophrya actinostyla* Collin, 1912 с циклопов имеется эндостиль, снабженный системой фибрилл (рис. 2, 8). Между стебельком и раковинной у *Acineta compressa* Cl., Lachm., 1858 расположено особое тектиновое образование — папилла (рис. 2, 9). Довольно сложная структура расположена между стебельком и телом байкальской токофриины *Tokophrya ornata* Gajewskaja, 1933, обитающей на гаммаридях (рис. 2, 10). Это свидетельствует о наличии каких-то факторов, требующих дополнительной защиты данной зоны.

У двух видов рода *Erastophrya* прикрепление к основанию тела перитрих-апиозом с жабр рыб осуществляется с помощью прикрепительных колец (сходных с *cinctum* перитрих), образованных одним (*Erastophrya wuchangensis* Chen, 1964) или двумя (*E. chattoni* Faure-Fremiet, 1943) (рис. 2, 4) выростами тела. Для сукторий рода *Spongiarcon* (рис. 2, 5), обитающих в каналах и оскулах губок, характерны образование выростов тела и полимеризация стебелька для "заякоривания" в тканях губок (Янковский, 1981).

Прикрепительные органеллы хонотрих. У хонотрих имеются лишь два вида прикрепительных структур — ножка и стебелек (Янковский, 1973). У *Chonotrichida* несколько секреторных органелл, сходных с описанными для *Disteriidae*, выделяют вещество, образующее волокна стебелька. Ножка и стебелек сходны по морфологии и различаются своей высотой: высота ножки примерно равна ширине (*Lobochona*) или не намного меньше (*Spirochona*) или больше ее (*Toxochona*); длина стебелька более чем вдвое больше его ширины. Ножки служат только для прикрепления, стебельки — для поднятия тела над субстратом. В разных группах хонотрих можно видеть постепенный переход от ножки к стебельку. Внутриклеточная часть ножки (между опорным диском и ампулой), остающаяся при отрыве трофонта на ножке, обозначается термином "эндостиль" (рис. 2, 11). В отличие от стебельков перитрих и сукторий, образующих чаши, диски и т. д., стебельки хонотрих в целом однотипны — это тонкие органеллы равномерной толщины, с округлым сечением. Стебелек хонотрих эластичен, может изгибаться и скручиваться без разрыва.

Раковины у хонотрих отсутствуют, защитная функция, вероятно, выполняется кутикулой, тело часто снабжено шипами, а у представителей рода *Segmentochona* на одной из сторон тела имеется сложно устроенная кортикальная пластина, которую А. В. Янковский (1989) считает опорным аппаратом.

Происхождение и эволюция основных форм прикрепления у инфузорий

Как видно из вышеизложенного, у инфузорий можно наблюдать большое число параллелизмов в формировании прикрепительных органелл. Подобные явления достаточно распространены среди цилиат, известны факты независимого возникновения морфологически даже более близких структур (мембранелл, циррей) (Серавин, 1987). Однако в случае с прикрепительными органеллами достаточно очевидно, что в процессе перехода к облигатному прикреплению разные таксоны цилиат сталкивались со сходным комплексом абиотических факторов.

При переходе к сидячему образу жизни инфузории получали определенные преимущества. В условиях повышенного массообмена улучшается обеспеченность организмов-обрастателей пищей (Перцов и др., 1977, 1986; Довгаль и др., 1995). Но при этом, вероятно, основной является проблема противостояния нагрузкам, связанным с воздействием потока воды (за исключением эндопаразитов — астоматид, ринходид, ликнофорид и др.). Известно, что водные сидячие организмы, имеющие размеры менее 1 мм, оказываются в пределах гидродинамического пограничного слоя (Silvester et al., 1985). Ведущими абиотическими факторами в этом случае являются напряжение сдвига и гидродинамический упор, а также турбулентность и нестационарность пограничного слоя (Довгаль и др., 1995; Dovgal et al., 1997).

Напряжение сдвига действует на прикрепленный объект с максимальной силой в области его контакта с субстратом. Воздействие гидродинамического упора, наоборот, возрастает по мере удаления от субстрата.

Условия обитания для прикрепленных простейших неоднородны в разных участках пограничного слоя. Так, в пределах толщины вытеснения (расстояние, на которое линии тока воды оттесняются от поверхности при формировании погранслоя) основной нагрузкой является напряжение сдвига, а значение гидродинамического упора незначительно. Здесь же формируется диффузный пограничный слой, где имеет место только молекулярная диффузия, скорость которой значительно ниже, чем у конвекционной диффузии. Это существенно сказывается на транспорте питательных веществ, феромонов и т. п. За пределами толщины вытеснения значительно повышается поступление питательных

веществ, однако здесь кроме напряжения сдвига действует гидродинамический упор. По длине обтекаемого субстрата условия также меняются — увеличивается толщина пограничного слоя, уменьшается величина напряжения сдвига, появляется турбулентность.

Неоднородность структуры пограничного слоя создает предпосылки для выработки прикрепленными простейшими различных адаптаций к действующим в различных его участках нагрузкам. При этом он может рассматриваться в качестве особой адаптивной зоны (Довгаль и др., 1995, Dovgal et al., 1997). Соответственно, эволюция прикрепительных органелл у сидячих инфузорий проходила в процессе освоения этой адаптивной зоны (Довгаль, 1997).

Достаточно очевидно, что в разных таксонах цилиат независимо появлялись сходные приспособления к одинаковым факторам. При этом перечисленные выше способы прикрепления инфузорий могут рассматриваться как адаптации к основным гидродинамическим факторам (Довгаль и др., 1995) и, соответственно, объединены в группы по отношению к основным нагрузкам на объекты, расположенные в пограничном слое (табл. 1). Это позволяет выделить основные направления в эволюции прикрепительных систем у инфузорий.

Оседающие на субстрат инфузории первоначально подвергались воздействию напряжения сдвига. Эволюция прикрепления в этих условиях проходила, очевидно, в направлении усиления функции тигмотаксиса за счет формирования и развития различных секреторных органелл (табл. 1), что у форм, перешедших к постоянному прикреплению, привело к появлению скопулы (у перитрих), скопулоида (у сукторий), секреторных ампул (у хонотрих) и т. п.

Как уже указывалось, помимо секреции клейких веществ, для противодействия напряжению сдвига необходимо увеличение площади контакта с субстратом. У перечисленных выше групп следующим этапом стала секреция тектинозой ножки. Вероятно, селективное преимущество при этом получали формы с расширенным основанием ножки, что привело к образованию базодисков.

У обитающих на рыбах апиозом функция прикрепления к поверхности тела хозяина перешла к базальной части клетки, полностью закрывшей стебелек, последний утратил функцию и превратился в рудимент. Усиление функции прикрепления у апиозом привело к формированию корневидных выростов основания тела (рис. 1, б).

Другая группа цилиат пошла по пути формирования распластанного по субстрату тела, не образуя прикрепительных органелл (суктории-трихофрииды и гелиофриины, фолликулины и т. п.).

Помимо гидродинамического пограничного слоя для прикрепленных организмов существенно наличие диффузного пограничного слоя. Как указано выше, в его пределах возможна только молекулярная диффузия. Поэтому, хотя за счет более интенсивного приноса растворенных веществ увеличивается концентрационный градиент и возрастает скорость молекулярной диффузии, выход за границу диффузного пограничного слоя в область конвекционной диффузии для инфузорий-сидиментаторов (например, перитрих) или за пределы толщины вытеснения для хищников (сукторий) (см. Довгаль и др., 1995) давал существенное преимущество. В связи с этим, вероятно, после формирования ножки эволюция этой структуры пошла по пути ее удлинения, т. е. формирования стебелька, и к функции прикрепления добавилась функция подъема зооида над субстратом. Соответственно, стебельчатые инфузории начали подвергаться воздействию еще одной нагрузки — гидродинамического упора. Проблема напряжения сдвига при этом не снимается, поэтому сохраняются базодиски, появляются структуры для прикрепления к детриту — типа физона *Discophyson* (рис. 1, г).

Однако, наибольшее число структур сформировано у цилиат именно в процессе адаптации к гидродинамическому упору (табл. 1). Значение гидродинами-

Таблица 1. Группы адаптаций инфузорий к гидродинамическим факторам
Table 1. The groups of infusoria adaptations to the hydrodynamic loads

ФАКТОРЫ	ГРУППЫ АДАПТАЦИЙ					
	Тигмо-таксис без дифференциации ресничек	Тигмотактильные реснички	Слизистая секреция	Подит циртофорин	Ножки	Корневидные выросты апиозом
Напряжение сдвига						Прикрепительные диски Физон у Discorhyson
Гидродинамический упор	Базодиски и их модификации	Физоны у Foispnetella и Cotensita	Полуракови-ны	Раковины	Стилотески Папиллы	Слизистые раковины Сократимые стебельки
Нестабильность пограничного слоя	Способность к наклону за счет эластичности стебелька	Прикрепительные кольца	Выросты тела Srongiarcon	Полимеризация стебелька Srongiarcon		Сократимые стебельки
Турбулентность	Удлинение стебелька	Прикрепительные кольца	Выросты тела Srongiarcon	Полимеризация стебелька Srongiarcon		Сократимые стебельки

ческого упора возрастает с подъемом тела над субстратом (Dovgal et al., 1997) и увеличением диаметра тела (Silvester et al., 1985). Следовательно, воздействие гидродинамического упора наиболее значительно в зоне соединения стебелька и зооида у сукторий, перитрих, хонотрих и т. п. Поэтому практически все адаптации к этому фактору обеспечивают прочность данного соединения — об этом, например, свидетельствует значительное разнообразие строения опорных пластинок, физонов, папилл и других структур сидячих инфузорий, формирующихся за счет апикального расширения стебелька.

Инфузории с развитым апикальным расширением стебелька, вероятно, имели селективное преимущество за счет меньшей вероятности отрыва зооида от стебелька. Это привело к тому, что дальнейшая эволюция пошла в направлении развития такого расширения, в результате появилась полураковина, а затем раковина, полностью покрывающая зоид (Довгаль, 1991, Dovgal, 1995). На этом этапе она начинает выполнять функцию защиты от хищных простейших, и последующие эволюционные изменения связаны уже с усилением этой функции.

У ряда бесстебельчатых инфузорий подъем над субстратом мог осуществляться за счет секреции тектина поверхностью клетки, а не скопулой или скопулоидом. При этом на определенном этапе также возникала необходимость защиты основания зооида. В результате преимущество получали формы с апикальными расширениями секретируемого (пустотелого) стебелька. Дальнейшая реализация этой тенденции, вероятно, привела к формированию стилотеки у сукторий. В какой-то мере это предположение подтверждается тем, что в процессе онтогенеза видов со стилотекой бродяжки сначала секретируют стеблевидную часть, а затем происходит секреция собственно стилотеки, начинающаяся с расширения стебелька.

У некоторых лишенных стебелька (и аппарата для его секреции) форм также имеется раковина. Вероятно, первым этапом ее формирования можно считать слизистые капсулы, подобные секретируемым *Stentor roeseli*. Затем формировалась раковина, так же полностью закрывающая тело, как у фолликулин, перитрих-вагиниколит и т. п. Однако функция раковины такого типа, по всей видимости, изначально сводилась к защите от хищников либо механических повреждений.

Аллометрия базальной части зооида с погружением в него верхней части стебелька встречается (как непостоянный признак) у некоторых сукторий (например, *Misacineta cybistri* (Collin, 1912). В результате закрепления такой морфологии соединения отбором, по-видимому, образовались уже постоянные структуры — эндостили хонотрих и *Tokophrya actinostyla*.

Наконец, у некоторых перитрих с апикальными расширениями стебелька эволюция этой органеллы пошла не в направлении дальнейшей аллометрии стебелька, а в направлении аллометрии базальной части зооида с проникновением ее в стебелек, что также повышало прочность соединения. При этом, вместе с базальной частью клетки, внутри стебелька оказались структуры, обеспечивающие сокращение зооида (филаменты и цистерны ЭПС), и такие стебельки (благодаря эластичности тектина) также приобрели способность к сокращению. Дальнейшая эволюция сформированной таким образом спазмонемы шла в направлении усиления уже функции сокращения за счет увеличения относительной длины спазмонемы и, соответственно, от наклона стебелька — к способности его к свертыванию в спираль.

Обтекаемые достаточно интенсивными потоками воды, обычно с высокой степенью турбулентности, участки тела различных водных животных представляют собой микробиотопы, хорошо снабжаемые растворенной органикой и с высокой численностью потенциальных жертв для хищников — за счет мини-

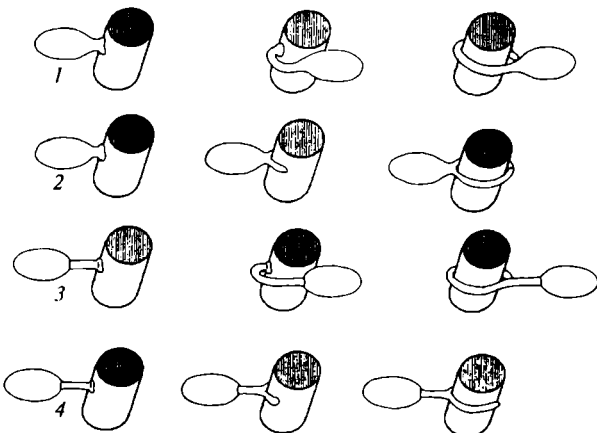
мальной толщины диффузного погранслоя и размерности толщины вытеснения. Они часто довольно плотно заселены прикрепленными организмами (диатомовыми водорослями, инфузориями и т. п.), т. е. для них характерен высокий уровень топической конкуренции. Это приводит к тому, что некоторым поселенцам приходится осваивать новые локусы, в результате разные виды поселяются на разных частях тела хозяев, что особенно отчетливо проявляется у хонотрих (по данным А. В. Янковского (1973), на одной особи *Nebalia* spp. можно обнаружить до 12 видов хонотрих 8 родов). При таком поселении эти цилиаты подвергаются воздействию сложного комплекса гидродинамических факторов (напряжения сдвига, гидродинамического упора, турбулентности и нестационарности пограничного слоя одновременно), в то же время часто сталкиваясь с необходимостью поселения на поверхностях, кривизна которых соизмерима с размерами самой инфузории.

У инфузорий, поселявшихся на поверхности тела водных животных, вероятно, появлялись дополнительные структуры, например, выросты тела. Такие структуры (корневидные выросты) уже упоминались для апиозом. Сходные образования имеются у инфузорий — комменсалов губок. В канальной системе губок постоянно циркулирует вода, причем со значительной силой. Здесь имеет место сложное сочетание гидродинамических факторов, что вызывает необходимость усиления функции прикрепления. У представителей рода *Spongiarcon* это осуществляется путем образования дополнительных выростов тела (рис. 2, 5), а также уникальным для инфузорий (и всех сидячих простейших) способом — полимеризацией стебелька.

Однако, вероятно, наиболее сложным случаем адаптации к прикреплению на различных частях тела хозяев являются прикрепительные кольца инфузорий. Некоторые суктории и перитрихи используют в качестве субстратов стебельки или основания зоидов других сидячих инфузорий (или особей своего вида — в случае гиперфоретических колоний), а также другие "нитевидные" субстраты. При этом задача повышения прочности прикрепления могла решаться двумя путями. Первый из них — это симметричный аллометрический рост основания тела (или стебелька), который привел к образованию парных выростов, охватывающих стебелек или основание тела носителя. Вероятно, таким способом сформировались прикрепительные кольца *Erastophrya chattoni* и эллобиофриид (рис. 3, 2). Таким же образом образовалось прикрепительное кольцо перитрихи *Cyclostipes percarum* Jankowski, 1985, но уже на базе стебелька (рис. 3, 4). Второй способ — это односторонний аллометрический рост стеблеобразного выроста тела (или стебелька), который привел к формированию изгиба этого выроста (стебелька). Необходимо отметить, что изогнутые стебельки довольно обычны у

Рис. 3. Возможные пути формирования прикрепительных колец у инфузорий (схема): 1 — формирование cinctum у *Erastophrya wuchangensis*; 2 — формирование cinctum у *E. chattoni* и эллобиофриид; 3 — формирование прикрепительного кольца у *Cyclostipes lwoffii*; 4 — формирование прикрепительного кольца у *C. percarum*.

Fig. 3. Possible ways of the adhesive rings formation in infusoria (diagrammatic): 1 — formation of the cinctum in *Erastophrya wuchangensis*; 2 — formation of the cinctum in *E. chattoni* and ellobiophryids; 3 — formation of adhesive ring in *Cyclostipes lwoffii*; 4 — formation of adhesive ring in *C. percarum*.



сукторий и перитрих, обитающих на антеннах или ногах хозяев — ракообразных или насекомых. За счет такого изгиба могло постепенно образоваться замкнутое кольцо. Таким образом, вероятно, сформировался *cinctum* у *E. wuchangensis* (рис. 3, I) и (из стебелька) прикрепительное кольцо *C. lwaffi* (Faure-Fremiet, 1943) (рис. 3, J).

Наконец, некоторые перитрихи, утратившие стебелек в связи с обратным переходом к планктонному образу жизни, вторично перешли к прикреплению, преимущественно на активно плавающих хозяевах (рыбах, головастиках амфибий и т. п.). При этом опять возникла проблема факторов, действующих в пограничном слое, в частности напряжения сдвига. Однако, вместе со стебельком эти перитрихи утратили аппарат его секреции, поэтому приращение первоначально, вероятно, происходило с помощью локомоторных ресничек, которые сохранили способность к тигмотаксису. Приращение к субстрату с помощью ресничных "корон" (или присосок) с разной сложностью организации у представителей разных таксонов цилиат уже упоминалось, однако у перитрих-урцеоляриид, в условиях интенсивного потока воды, сформировалась настоящая, сложно организованная присоска — базальный диск (рис. 1, II), захватывающий фрагмент эпителиальной ткани хозяина, обеспечивая исключительно прочное приращение.

Таким образом, среди морфологических структур, обеспечивающих приращение инфузорий к субстрату, можно выделить несколько групп по типу адаптаций к основным нагрузкам, действующим на приращенные объекты в пограничном слое. Представители разных таксонов инфузорий независимо переходили к приращенному образу жизни. При этом они подвергались воздействию сходного набора факторов и вырабатывали аналогичные приспособления. Основные этапы, которые проходили представители разных таксонов цилиат при освоении новой адаптивной зоны также сходны: 1) факультативное приращение (тигмотаксис); 2) секреция клейких веществ; 3) увеличение площади приращения; 4) подъем над субстратом — образование приращительных органелл (ножек и стебельков); 5) образование структур, защищающих зону соединения стебелька и зооида. На последнем этапе характерной является смена функций формирующихся структур и, соответственно, последующего направления их эволюции, как это произошло в процессе формирования раковин и спазмонем.

При освоении новых локусов на поверхности тела водных животных из уже имеющихся приращительных органелл (или из дополнительных выростов тела) формировались новые структуры. Одновременно довольно часто имела место редукция или полная утрата старых органелл, в частности стебелька. Так, появление приращительных колец (по крайней мере, в случае *cinctum* перитрих) было связано с одновременной редукцией стебелька. При формировании приращительных колец существенную роль, помимо факторов, связанных с прочностью, сыграла форма субстрата.

Утрата стебелька у перитрих-урцеоляриид привела к тому, что при повторном поселении в пограничном слое приращительные органеллы у них сформировались на новой морфологической основе, что привело к образованию оригинальных структур — базальных дисков.

Автор выражает глубокую признательность Е. Г. Бошко за ценные замечания при обсуждении текста статьи.

Банина Н. Н. Морфолого-систематический очерк Peritricha Sessilina Kahl 1935 // Изв. ГОСНИОРХ. — 1977. — 119. — С. 5–11.

Довгаль И. В. Проблема происхождения раковины у сидячих инфузорий в связи с представлениями А. А. Любимцева о преадаптациях // Теоретические проблемы эволюции и экологии. — Тольятти: ИЭВБ АН СССР, 1991. — С. 71–75.

- Довгалъ И. В., Кочин В. А. Адаптации прикрепленных простейших к факторам, связанным с проточностью // Вестн. зоологии. — 1995. — № 4. — С. 19–24.
- Довгалъ И. В. Пограничный слой как краевое сообщество и эволюция сидячих простейших // Проблемы изучения красных структур биоценозов: Тез. докл. Всерос. семинара. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1997. — С. 55.
- Найденова Н. Н., Заика В. Е. Два новых вида простейших из рыб Черного моря // Паразитология. — 1969. — 3, № 1. — С. 97–101.
- Перцов Н. А., Виленкин Б. Я. Первичная продукция растительного обрастания // Докл. АН СССР. — 1977. — 236, № 2. — С. 494–496.
- Перцов Н. А., Виленкин Б. Я. Скорость деления клеток водорослей на твердом субстрате при экспозиции на разной глубине // Гидробиол. журн. — 1986. — 22, № 5. — С. 67–70.
- Серавин Л. Н. О параллелизмах на субклеточном уровне живых систем // Вестн. ЛГУ. — 1987. — Сер. 3. — Вып. 1, № 3. — С. 3–10.
- Форе-Фремье Э. Органоиды и аппараты прикрепления у Ciliata // Усп. протозоологии. — Л.: Наука, 1969. — С. 14–15.
- Хаусман К. Протозоология. — М.: Мир, 1988. — 336 с.
- Янковский А. В. Аллометрическое развитие стебелька у кругоресничных инфузорий // Докл. АН СССР. — 1967. — 176, № 3. — С. 723–725.
- Янковский А. В. Повторение филогенеза в онтогенезе инфузорий // Проблемы эволюции. — Новосибирск: Наука, 1972. — Т. 2. — С. 95–123.
- Янковский А. В. Инфузории. Подкласс Chonotricha. — Л.: Наука, 1973. — 353 с. — (Фауна СССР; Т. 2. Вып. 1).
- Янковский А. В. Новые виды, роды и семейства шупальцевых инфузорий (класс Suctoria) // Эволюция и филогения одноклеточных животных. — Л., 1981. — С. 80–115 — (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 107).
- Янковский А. В. Новые роды симбионтных простейших фауны Байкала // Новое о фауне Байкала. — Новосибирск: Наука, 1982. — С. 25–32.
- Янковский А. В. Жизненные циклы и систематика родов групп Scyphidia, Heteropolaria, Zoothamnium и Cothurnia (класс Peritricha) // Жизненные циклы простейших. — Л., 1985. — С. 74–100. — (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 129).
- Янковский А. В. Новые и малоизученные роды ресничных простейших (тип Ciliophora) // Систематика простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. — Л., 1986. — С. 72–88 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 144).
- Янковский А. В. Segmentochona gen. n. (Chonotricha) — симбионт хелюрид (Amphipoda) // Симбиоз у морских животных. — М., 1989. — С. 7–13.
- Clamp J. C. Ellobiophrya conviva n.sp., a commensal of marine ectoprocts, and a revision of the family Ellobiophryidae (Ciliophora, Peritricha) // J. Protozool. — 1982. — 29, 2. — P. 149–156.
- Corliss J. O. The ciliated Protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. — Oxford, etc.: Pergamon Press, 1979. — 455 p.
- Dovgal I. V. The origin of lorica in the sitting ciliates // Second European Congress of Protistology and Eight European Conference on Ciliate Biology: Programme and Abstract. — Clermont-Ferrand, 1995. — P. 42.
- Dovgal I. V., Kochin V. A. Fluid boundary layer as an adaptive zone for sessile protists // Журн.Общ. Биол. — 1997. — 58, № 2. — P. 67–74.
- Faure-Fremiet E. La diversification structurale des Cilies // Bull.Soc.Zool.Fr. — 1952. — 77. — P. 274–281.
- Haider G. Monographie der Familie Urceolariidae (Ciliata, Peritricha, Mobilis). — Jena: Fischer, 1964. — 250 s.
- Kahl A. Urtiere Order Protozoa. I: Wimpertiere Order Ciliata (Infusoria). Tierwelt Deutschlands. — 4. Peritricha und Chonotricha. — Jena: Fischer, 1935. — S. 651–886.
- Lom J., Vavra J. Epistylis lwoffii (?) from the skin of perches // Acta Soc.Zool.Bohem. — 1961. — 25. — P. 273–276.
- Lom J., Corliss J. O. Observations on the fine structure of two species of the peritrich ciliate genus Scyphidia and on their mode to attachment to the host // Trans.Amer.Micr.Soc. — 1968. — 87, 4. — P. 493–509.
- Lom J. The mode of attachment and relation to the host in Apiosoma piscicola Blanchard and Epistylis lwoffii Faure-Fremiet, ectocommensals of freshwater fish // Folia parasitologica. — 1973. — 20, 1. — P. 105–112.
- Matthes D. Sessile Ciliaten und ihre Adaptationen an die symphorionte Lebensweise // Zool.Anz. — 1974. — 192, № 314. — S. 153–164.
- Matthes D. Sesshafte Wimpertiere. — Leipzig: A. Ziemsen, 1982. — 120 s.
- Nakajima Y., Hashimoto K., Asai H. Developmental origin of ciliary root and spasmoneme in Protista // Cytobios. — 1986. — 46, № 185. — P. 107–114.
- Scheubel J. Die sessilen Ciliaten unserer Susswasserfischer unter besonderer Berücksichtigung der Gattung Apiosoma Blanchard // Zool. Jahrb. (Syst.). — 1973. — 100. — S. 1–63.
- Silvester N. R., Sleight M. A. The forces on microorganisms at surfaces in flowing water // Freshwater Biology. — 1985. — 15. — P. 433–448.

УДК 593.195:595.771 (477.17)

НОВЫЕ ВИДЫ МИКРОСПОРИДИЙ КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ СЕВЕРНЫХ ОБЛАСТЕЙ УКРАИНЫ

П. Я. Килочицкий

Киевский университет им. Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 64, 252033 Киев, Украина

Получено 9 апреля 1997

Новые виды микроспоридий кровососущих комаров северных областей Украины. Килочицкий П. Я. — С использованием методов световой и электронной микроскопии диагностировано 6 видов микроспоридий из комаров родов *Anopheles* и *Aedes*. 3 вида: *P. detinovae* из *A. maculipennis*, *P. issiae* из *A. claviger* и *A. theophanica* из *A. annulipes* описаны как новые. Одноядерные споры *P. detinovae* sp.n.: 5,0—6,0 x 3,2—3,6 мкм (живые), поляропласт пластинчатый; полярная трубка анизофилярная, образует 6—8 колец, 2 из которых формируют базальный отдел. Одноядерные споры *P. issiae* sp. n.: 4,8—5,0 x 2,8—3,8 мкм (живые), поляропласт пластинчатый; полярная трубка анизофилярная, образует 5 (5—6) колец, из которых 3 (2—3) формируют базальный отдел. Одноядерные споры *A. theophanica* sp. n.: 6,0—6,8 x 4,4—5,0 мкм (живые), формируются в 8-споровых пузырьках. Спорофорные пузырьки содержат трубчатые и волокнистые включения. Мукокаликс отсутствует. Экзоспора тоньше, чем эндоспора. Поляропласт пластинчатый. Анизофилярная полярная трубка образует в споре 8 (7,5—8) колец, 4 из которых формируют базальный отдел. Микроспоридии *A. excrucii* из *A. c.cinereus*, *A. punctor* из *A. punctor*, *A. c. cinereus* и *A. inimica* из *A. c. caspius* — впервые найдены на территории Украины.

Ключевые слова: новые виды, микроспоридии, *Parathelohania*, *Amblyospora*, кровососущие комары, Украина.

New Microsporidian Species of the Blood sucking Mosquitoes from the Northern Ukraine. Kiloczyski P. Ja. — Six species of microsporidia from *Parathelohania* and *Amblyospora* genera have been detected among 7 species of blood sucking mosquitoes from *Anopheles* and *Aedes* genera with the use of light and electron microscopes. Three species, namely *P. detinovae* from the *A. maculipennis*, *P. issiae* from the *A. claviger* and *A. theophanica* from the *A. annulipes* are new for science. Mononuclear spores of *P. detinovae* sp. n. 5,0—6,0 x 3,2—3,6 mkm (fresh), lamellar polaroplast; anisophillar polar tube with 6—8 coins, 2 of them belongs to basal section. Mononuclear spores of *P. issiae* sp.n. 4,8—5,0 x 2,8—3,8 mkm (fresh); lamellar polaroplast; anisophillar polar tube with 5 (5—6) coins, 3 (2—3) of them belonging to basal part. Mononuclear spores of *A. theophanica* sp. n.: 6,0—6,8 x 4,4—5,0 mkm (fresh), formed by 8. Sporophorous vesicles containing tubular and lamellar mathabolic granules. Mucocalyx absent. Exospore thinner than endospore. Polaroplast lamellar. Anisophillar polar tube with 8 (7,5—8) coins, 4 of them belonging to basal section. Microsporidian *A. excrucii* from the *A. c.cinereus*, *A. punctor* from the *A. punctor* and *A. c.cinereus*, *A. inimica* from the *A. c.caspianus* are new for the territory of Ukraine.

Key words: new species, microsporidia, *Parathelohania*, *Amblyospora*, blood sucking mosquitoes, Ukraine.

Материал и методы. С использованием методов световой и электронной микроскопии проанализирован материал, собранный на протяжении 1988—1990 гг. в северных областях Украины: Киевской (окр. сел Круглик, Феопания, Стоянка, урочище Пуша Водница) и Черниговской (окр. с. Сибереж). Водные, тушевые, окрашенные по Романовскому-Гимза и Гейденгайну препараты, а также ультратонкие срезы изготавливали по общепринятым методикам. Коллекционный материал хранится в лаборатории экологии и токсикологии Киевского университета им. Тараса Шевченко.

Результаты исследований. Изучение паразитофауны 7 видов кровососущих комаров позволило выделить из них и дифференцировать 6 видов микроспоридий. Два вида, обнаруженные у комаров рода *Anopheles*, отнесены к роду *Parathelohania* Codreanu, 1966, а обнаруженные у комаров рода *Aedes* — к роду *Amblyospora* Hazard & Oldacre, 1975. В зависимости от характера включений в

споронтах и спорофорных пузырьках в роде *Amblyospora* нами выделены два подрода: *Amblyospora* и *Lanicysta* (Килочицкий, 1996).

Parathelohania detinovae sp. n.

Parathelohania legeri (Hesse, 1904): Килочицкий, 1977: 73; Килочицкий, Шеремет, 1978: 65; Овчаренко, Килочицкий, Пушкар, 1987: 74.

Типовой материал: гапонтотип — препараты 0653 (водный, тушевый), 0654 (окрашенный, постоянный) из личинки *A. maculipennis* (проба 22-9, залитая в эпоновую смесь), электронномикроскопические негативы 4480–4486 и паратипы (аналогичные препараты из проб 55-0, 61-0 и 70-1) хранятся в коллекции лаборатории экологии и токсикологии Национального университета им. Тараса Шевченко.

Хозяин и гистотропия: *Anopheles maculipennis* Mg. (типовой хозяин), личинка IV стадии; жировое тело.

Типовое место нахождения: территория с. Сибереж Черниговской обл., временный открытый водоем, 22.05.1989 г.

Описание. Из начальных стадий развития зарегистрирована диплокариотическая мерогония. Спрогония заканчивается формированием восьмиспоровых спорофорных пузырьков диаметром 12,5–14,4 мкм (живые), заключенных в неустойчивую оболочку (рис. 4, А, В).

Живые споры овальные, с характерным для *Parathelohania* языкообразным выпячиванием внутреннего содержимого у заднего полюса. В области "языка" имеется овальное впячивание оболочки, соответствующее задней вакуоле (рис. 1, В, Г; 4, Б). Споры размером 5,0–6,0 x 3,2–3,6 мкм. Кувшинообразные фиксированные споры размером 4,4–5,1 x 2,3–3,5 мкм. Фиксированные спорофорные пузырьки диаметром 10,0–12,5 мкм.

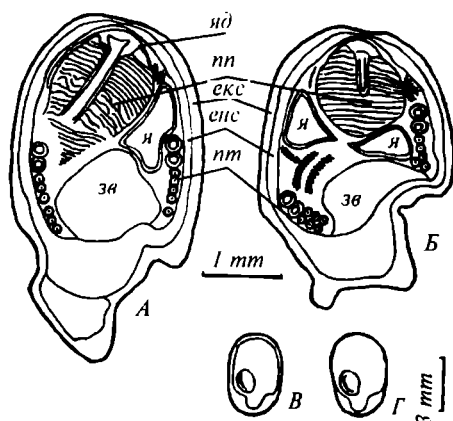


Рис. 1. Споры *P. detinovae* sp. n.: А, Б — продольные ультратонкие срезы через споры; В, Г — живые споры (екс — экзоспора, энс — эндоспора, зв — задняя вакуоль, пп — полярный пласт, пт — полярная трубка, яд — якорный диск, я — ядро).

Fig. 1. Spores of *P. detinovae* sp. n.: А, Б — longitudinal ultrathin sections through spores; В, Г — living spores (екс — exospore, энс — endospore, зв — posterior vacuole, пп — polaroplast, пт — polar tube, яд — anchoring disc, я — nucleus).

Таблица 1. Характеристика *P. detinovae*: по данным световой микроскопии
Table. 1. Characteristics of *P. detinovae* according to light microscopy

Код пробы	Возраст личинок	Дата сбора	Размеры живых спор, мкм	Место сбора материала
22-9	IV ст.	06.05.89	6,03±0,25x3,35±0,15	с. Сибереж
55-0	III ст.	28.05.90	6,00±0,10x3,19±0,06	Там же
61-0	—	27.07.90	5,94±0,13x3,63±0,12	Там же
70-1	—	11.09.91	5,04±0,07x3,32±0,16	с. Юровка

Характеристика *P. detinovae*: по данным электронной микроскопии
Characteristics of *P. detinovae* according to electron microscopy

Код пробы	Размеры спор, мкм	Количество витков ПТ		Диаметр ПТ, нм		Толщина оболочек, нм	
		Общее	На БУ ПТ	БУ	ДУ	ЭКС	ЭНС
22-9	4,50±0,27x2,52±0,16	7	2	230	130	130	140
55-0	4,51±0,24x2,44±0,15	7	2	190	110	160	150
61-0	4,14±0,21x2,61±0,08	6–7	2	210	120	190	130
70-1	3,85±0,32x2,46±0,17	7–8	2	190	105	115	140

Примечания: ПТ — полярная трубка; БУ — базальный участок; ДУ — дистальный участок; ЭКС — экзоспора; ЭНС — эндоспора.

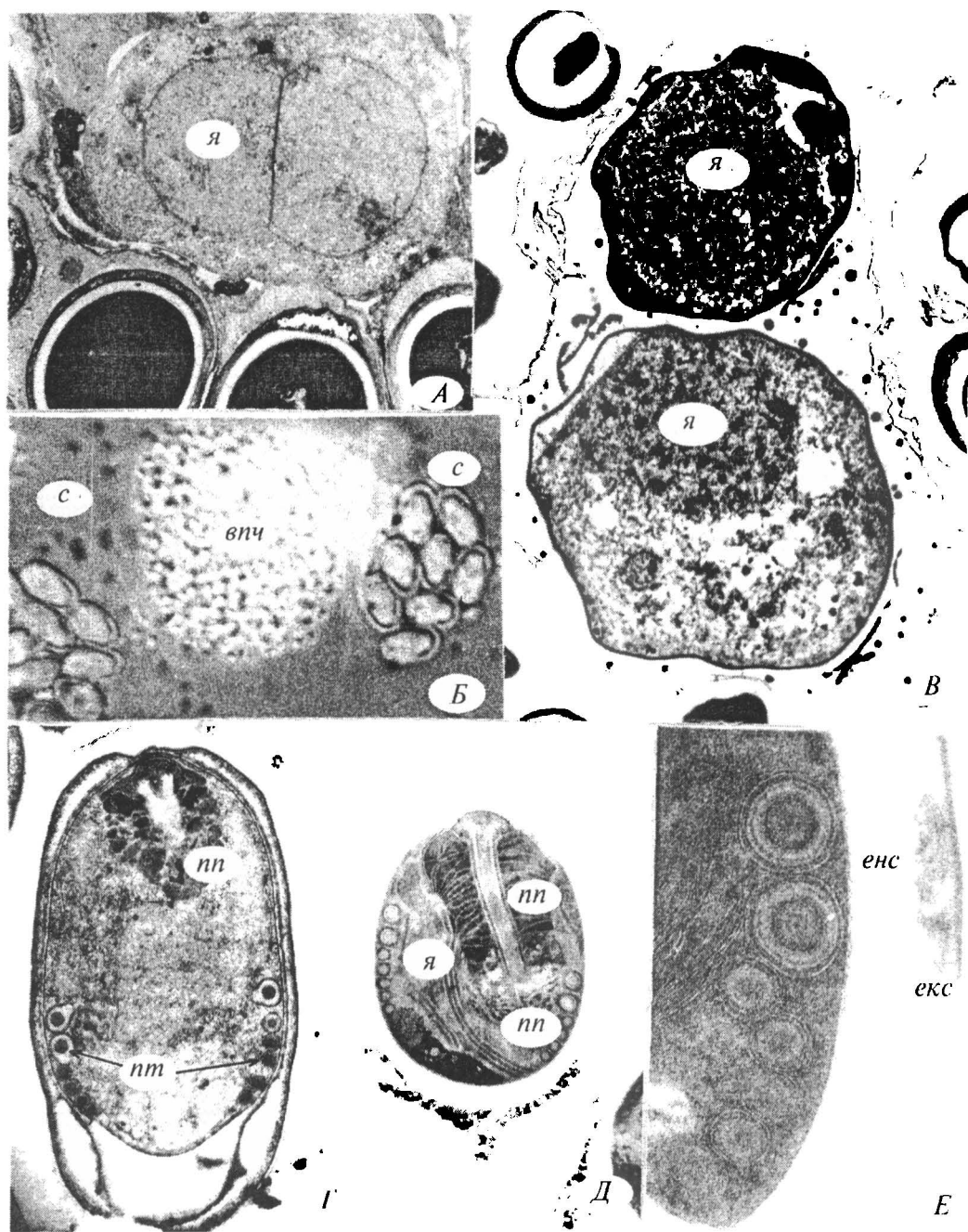


Рис. 4. *Parathelohania detinovae* sp. n.: А — диплокарион, $\times 12000$; Б — зрелые споры и вирусоподобные частицы, $\times 1000$; В — два споронта, окруженные общей мембраной, $\times 10000$; Г — незрелая спора, $\times 16000$; Д — зрелая спора, $\times 16000$; Е — витки полярной трубки, $\times 80000$; влч — вирусоподобные частицы, экс — экзоспора, энс — эндоспора, нп — поляропласт, нт — полярная трубка, с — спора, я — ядро (Б — световая микроскопия; А, В–Е — электронная микроскопия).

Fig. 4. *Parathelohania detinovae* sp. n.: А — diplocarion, $\times 12000$; Б — mature spores and virus-like particles, $\times 1000$; В — two sporonts, surrounded by simple membrane, $\times 10000$; Г — young spore, $\times 16000$; Д — mature spore, $\times 16000$; Е — coils of polar tube, $\times 80000$; влч — virus-like particles, экс — exospore, энс — endospore, нп — polaroplast, нт — polar tube, с — spore, я — nucleus (Б — light microscopy; А, В–Е — electron microscopy).

Ультратонкое строение. Размеры фиксированных спор на электроннограммах заметно меньше, чем живых — 3,9–4,5 x 2,4–2,6 мкм. Их оболочка состоит из гладкой экзоспоры (115–190 нм) и подстилающей ее эндоспоры (70–150 нм). Кувшинообразная форма спор обусловлена существенными деформациями заднего полюса вследствие фиксации (рис. 1, А, Б; 4, Л).

Пластинчатый полярропласт занимает более половины объема споры (рис. 4, Д). Анизотропная полярная трубка образует в споре 6–8 витков, из которых 2 витка формируют базальный отдел (рис. 4, Б). У незрелых спор трубка короче — до 6 витков. Диаметр трубки на базальном участке — 190–230 нм, на дистальном — 105–130 нм (табл. 1). Ядро полукольцом охватывает дистальный участок полярропласта над задней вакуолей (рис. 4, Д).

Экстенсивность естественной инвазии личинок III–IV стадий — до 10% при генерализованном поражении грудных и брюшных сегментов тела.

Дифференциальный диагноз. По общему количеству витков полярной трубки в зрелых спорах анализируемый вид близок 3 видам *Parathelohania* из комаров *Anopheles*: *P. anophelis* Н. & А., 1974, *P. obesa* (Kudo, 1924) и *P. octolagenella* Н. & А., 1974 (Hazard, Anthony, 1974). Главным отличительным признаком является количество витков, образованных базальным отделом полярной трубки: у *P. detinovae* — 2, а у близких видов — 3–4.

Причины относительно большой изменчивости морфологических признаков *P. detinovae* (табл. 1) мы усматриваем во влиянии на паразита разных видов хозяев (*A. maculipennis* — комплекс видов, не дифференцирующихся ни по личиночным, ни по имагинальным признакам). Возможно также, что рассматриваемый вид представляет комплекс форм, как минимум подвидов, поражающих отдельные виды комаров "*maculipennis*".

Анализ коллекционного материала дает основание предположить широкий ареал у *P. detinovae*, совпадающий с ареалом *A. maculipennis*.

Вид назван в честь Т. С. Детиновой, впервые обнаружившей микроспоридий у малярийных комаров на территории СССР.

Parathelohania issiae sp. n.

Parathelohania legeri (Hesse, 1904): Килочицкий, Шеремет, 1978: 65; Килочицкий, 1981: 88; Овчаренко, Килочицкий, Пушкар, 1987: 74.

Типовой материал: гапантип — препараты 0753 (водный, тушевый), 0754 (окрашенный, постоянный) из личинки *A. claviger* (проба 60-0, залита в эпоновую смесь), электронномикроскопические негативы 6594-6598 и паратипы (аналогичные препараты из пробы 26-9) хранятся в коллекции лаборатории экологии и токсикологии Национального университета им. Тараса Шевченка.

Хозяин и гистотропия: *Anopheles claviger* (Mg.) (типовой хозяин), личинка IV стадии, самка; жировое тело.

Типовое место нахождения: окр. с. Круглик Киевской обл., постоянный полужатенный водоем, 4.07.1990 г.

Описание. Из ранних стадий спорогонии обнаружены одно-восьми-ядерные споронты диаметром 6,3–8,8 мкм (живые). Они включают крупные метаболические гранулы. Количество и размеры последних уменьшаются по

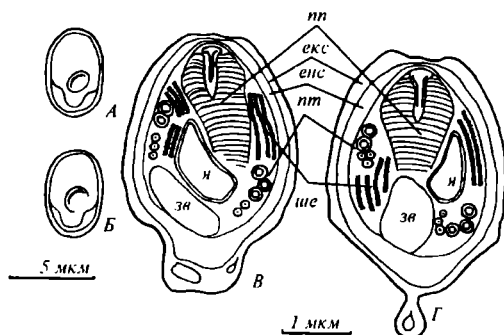


Рис. 2. Споры *P. issiae* sp. n.: А, Б — живые споры; В, Г — продольные ультратонкие срезы через споры (exc — экзоспора, enc — эндоспора, zv — задняя вакуоль, np — полярропласт, nt — полярная трубка, ше — шероховатый эндоплазматический ретикулум, я — ядро).

Fig. 2. Spores of *P. issiae* sp. n.: А, Б — living spores; В, Г — longitudinal ultrathin sections through spores (exc — exospore, enc — endospore, zv — posterior vacuole, np — polaroplast, nt — polar tube, ше — rough endoreticulum, я — nucleus).

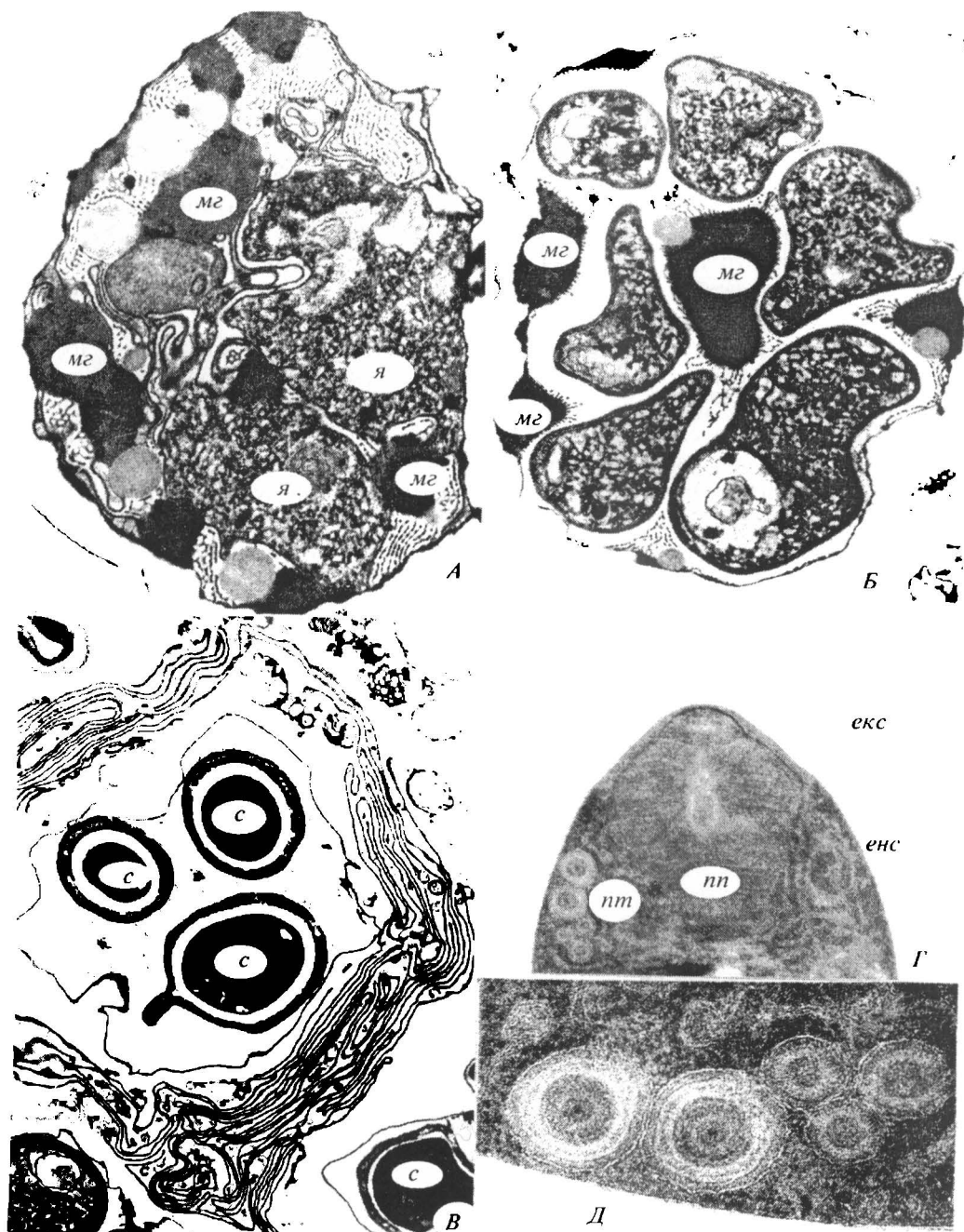


Рис. 5. *Parathelohania issiae* sp. n.: А — двуядерный споронт, $\times 16000$; Б — споронт с многочисленными метаболическими гранулами, $\times 12000$; В — спорофорный пузырек в многослойной капсуле, $\times 10000$; Г — апикальный полюс зрелой споры, $\times 20000$; Д — срез через витки полярной трубки, $\times 110000$; *екс* — экзоспора, *енс* — эндоспора, *мг* — метаболическая гранула, *ос* — оболочка спорофорного пузырька, *пт* — полярная трубка, *с* — спора, *я* — ядро.

Fig. 5. *Parathelohania issiae* sp. n.: А — binuclear sporont, $\times 16000$; Б — sporont with multiple methabolic granules, $\times 12000$; В — sporophorous vesicle in the multilayer capsules, $\times 10000$; Г — apical pole of mature spore, $\times 20000$; Д — section across polar tube coils, $\times 110000$; *екс* — exospore, *енс* — endospore, *мг* — methabolic granule, *ос* — sporophorous vesicle membrane, *пт* — polar tube, *с* — spore, *я* — nucleus.

мере формирования споробластов и спор (рис. 5, А–В). Восьмиспоровые спорофорные пузырьки диаметром 8–9 мкм (живые). Вокруг некоторых пузырьков имеются многослойные ксеномообразные капсулы (рис. 5, В).

У живых спор четко различимы языкоподобное выпячивание внутреннего содержимого у заднего полюса и овальное углубление над ним, соответствующее задней вакуоле (рис. 2, А, Б). Размеры спор: живых — 4,8–5,0 x 2,8–3,8 мкм, фиксированных метанолом — 4,4–5,0 x 2,3–3,8 мкм.

Ультратонкое строение. Размеры спор на электроннограммах — 4,1–4,4 x 2,5–2,8 мкм. Оболочка образована гладкой экзоспорой толщиной 170 нм и подстилающей ее эндоспорой толщиной 150–170 нм (рис. 5, Г). Пластинчатый полярный пласт заполняет более половины объема споры. Анизотропная полярная трубка уложена в споре в 5 (5–6) колец, из которых 3 (2–3) кольца относятся к базальному отделу. Между базальным и дистальным отделами трубки находится переходной (медиальный) участок, длиной в 1–2 витка (рис. 5, Д). Аналогичный участок обнаружен нами у *Amblyospora* из личинок комаров (Килочицкий, 1996). Крупное ядро полукольцом охватывает дистальный участок полярного пласта над задней вакуолью (рис. 2, В, Г).

В яйцниках имаго ранее нами были обнаружены овальные и округлые диплокариотические меронты паразита (Килочицкий, Шеремет, 1978).

Внешние проявления инвазии типичны для микроспоридиозов жирового тела личинок комаров. Характерно поражение паразитом отдельных участков жирового тела личинок в 1–2 или 3–4 брюшных или грудных сегментах тела. Гибель личинок от микроспоридиоза регистрируется, начиная со II–III стадий развития. Этим можно объяснить относительно невысокую экстенсивность инвазии личинок IV стадии — до 2%.

Дифференциальный диагноз. По некоторым морфологическим признакам анализируемый вид близок *Parathelohania illinoisensis* (Kudo, 1921) (Hazard, Anthony, 1974) и *P. illinoisensis* var. *messeae* Pankova, Issi & Krylova, 1991 (Панкова и др., 1991). Отличительным признаком является структура полярной трубки.

Вид назван в честь корифея микроспоридиологии — И. В. Иссы, первой начавшей систематическое изучение этих простейших на территории СССР.

Amblyospora (Amblyospora) theophanica sp. n.

Thelohania opacita Kudo, 1922: Килочицкий, Шеремет, 1978: 63; *Amblyospora* sp.: Овчаренко, Килочицкий, Пушкарь, 1987: 74.

Типовой материал: гапантип — препараты 0645 (водный, тушевый), 0646 (окрашенный, постоянный) из личинки *Aedes annulipes* (проба 17-9, залита в эпоновую смесь), электронномикроскопические негативы 4513–4514 хранятся в коллекции лаборатории экологии и токсикологии Киевского университета им. Тараса Шевченко.

Хозяин и гистотропия: *Aedes annulipes* (Mg.) (типовой хозяин), личинка IV стадии, самка; жировое тело.

Типовое место нахождения: окр. с. Феофания Киевской обл., полупостоянный затененный водоем, 18.04.1989 г.

Описание. Мерогония диплокариотическая. Вследствие

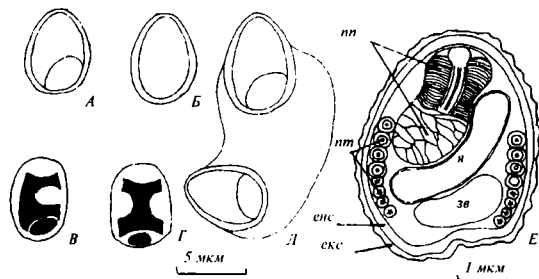


Рис. 3. Споры *A. (A.) theophanica* sp. n.: А, Б, Д — живые споры; В, Г — окрашенные споры; Е — продольный ультратонкий срез через спору (exc — экзоспора, enc — эндоспора, zv — задняя вакуоль, np — полярный пласт, nt — полярная трубка, я — ядро).

Fig. 3. Spores of *A. (A.) theophanica* sp. n.: А, Б, Д — living spores; В, Г — stained spores; Е — longitudinal ultrathin section through spore (exc — exospore, enc — endospore, zv — posterior vacuole, np — polaroplast, nt — polar tube, я — nucleus).

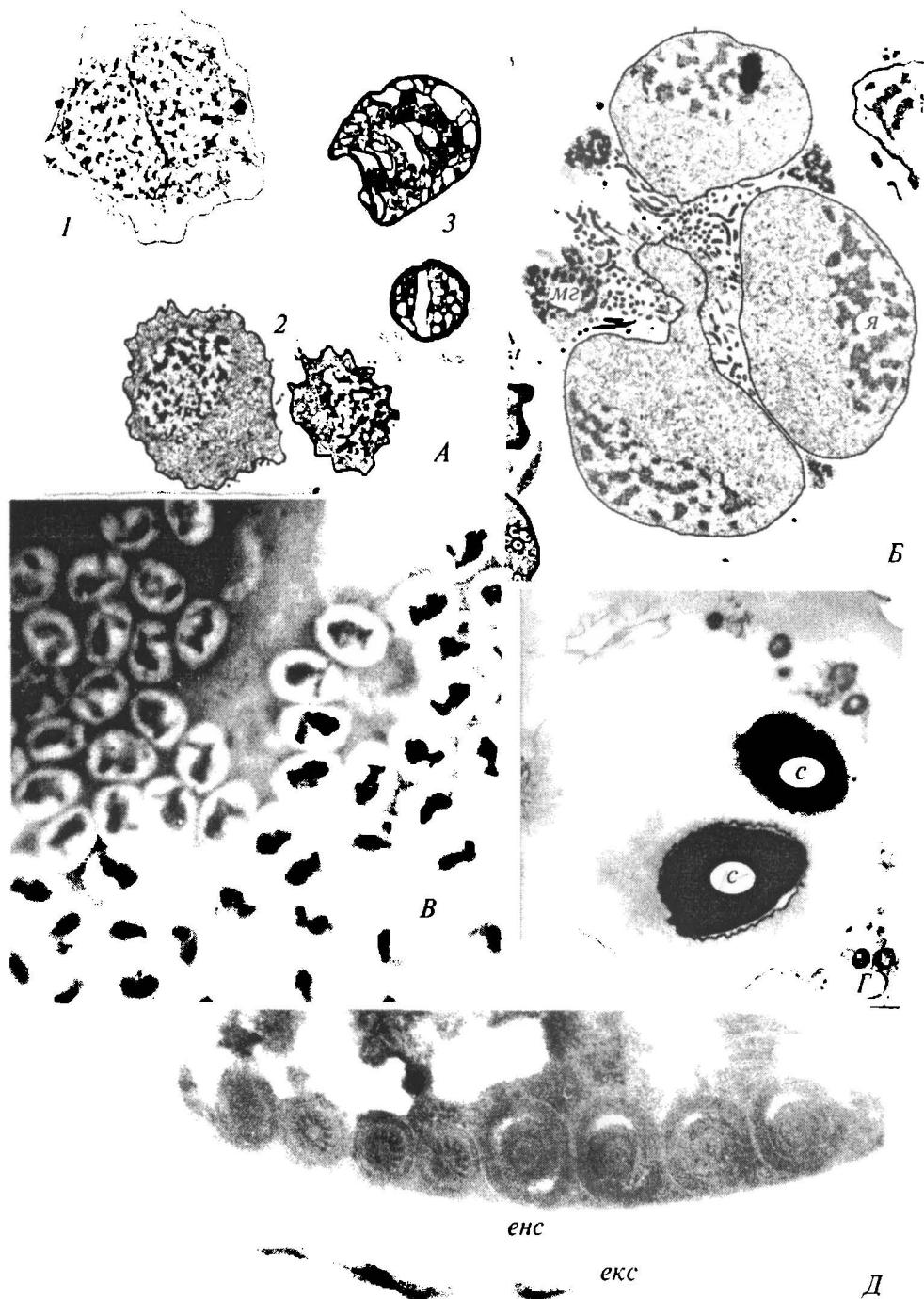


Рис. 6. *Amblyospora (A.) theophanica* sp. n.: А — стадии развития (1 — меронт, 2 — споронт, 3 — незрелая спора), х5000; Б — споронт в процессе деления, х7000; В — зрелые споры, окрашенные по Романовскому-Гимза, х1000; Г — две споры в "тунике", х5000; Д — срез через витки полярной трубки, х60000; екс — экзоспора, енс — эндоспора, мг — метаболические гранулы, с — спора, я — ядро (В — световая микроскопия; А, Б, Г, Д — электронная микроскопия).

Fig. 6. *Amblyospora (A.) theophanica* sp. n.: А — stages of development (1 — meront, 2 — sporont, 3 — young spore), х5000; Б — dividing sporont, х7000; В — mature spores stained by Giemsa, х1000; Г — two spores in "tunica", х5000; Д — section across polar tube coils, х60000; екс — exospore, енс — endospore, мг — metabolic granula, с — spore, я — nucleus (В — light microscopy, А, Б, Г, Д — electron microscopy).

асинхронности спорогонии на препаратах одновременно присутствуют и зрелые споры, и различные стадии мерогонии и спорогонии (рис. 6, А). В споронтах и спорофорных пузырьках имеются включения в виде крупных метаболических гранул а также трубчатых субстанций, частично входящих в состав метаболических гранул (рис. 6, Б). Отдельные многоядерные споронты имеют также включения волокнистой структуры с поперечной исчерченностью средней электронной плотности. После созревания спор большая часть этих включений остаются в полости спорофорного пузырька.

Живые споры — яйцевидные с крупной задней вакуолью, заключены иногда попарно в тонкий прозрачный мембранный пузырек (рис. 3, В; 6, Г). Их размеры 6,3 (6,0–6,8) × 4,8 (4,4–5,0) мкм. Мукокаликс не выражен. Длина произвольно выброшенной в воде полярной трубки — 85 мкм. У спор, окрашенных по Романовскому-Гимза, имеется постеросома (рис. 3, А–Д).

Ультраструктура спор. Оболочка споры образована волнистой экзоспорой (80–100 нм) и подстилающей ее эндоспорой (170–190 нм). Поляропласт состоит из двух участков, заполненных плотно и рыхло уложенными пластинами. Анизотиллярная полярная трубка уложена в споре в 8 (7,5–8) витков, из которых 4 (3–4) витка составляют толстый (240–250 нм) базальный отдел, а 4 (3–4) витка — тонкий (170–190 нм) дистальный. Крупное ядро полукольцом охватывает дистальную часть поляропласта над задней вакуолью (рис. 3, Е; 6, Д).

Экстенсивность инвазии личинок IV стадии — до 10% при генерализованном поражении жирового тела в грудных и брюшных сегментах.

Дифференциальный диагноз. По общему количеству витков полярной трубки анализируемый вид близок к *Amblyospora keenani* Н. & О., 1975 и *A. opacita* (Kudo, 1922) (Hazard, Oldacre, 1975). Отличительными признаками являются: наличие трубчатых и волокнистых включений в споронтах и спорофорных пузырьках, а также другое соотношение количества витков полярной трубки на базальном и дистальном ее участках. Видовое название является производным от названия места нахождения паразита (с. Феофания).

Amblyospora (Amblyospora) excrucii Andreadis, 1994

Thelohania opacita Kudo, 1922: Килочицкий, Шеремет, 1978: 63; *Amblyospora* sp.: Овчаренко, Килочицкий, Пушкарь, 1987: 74; *Amblyospora excrucii* Andreadis, 1994: 151.

Материал: препараты 0762–0763 (водный, тушевый), 0764 окрашенный, постоянный) из личинки *Aedes c. cinereus* (проба 65–0, залита в эпоновую смесь), электронномикроскопические негативы 6613–6616 хранятся в коллекции лаборатории экологии и токсикологии Киевского университета им. Тараса Шевченко.

Хозяин и гистотропия: *Aedes cinereus cinereus* Mg., личинка IV стадии; жировое тело.

Место нахождения: окр. с. Стоянка Киевской обл., полутененный временный водоем на лесной просеке, 19.08. 1990 г.

Описание. Спорогония завершается образованием восьмиспоровых спорофорных пузырьков. Споронты и спорофорные пузырьки содержат включения в виде метаболических гранул средних размеров.

Живые споры овально-яйцевидные, с четко выраженной задней вакуолью. Размеры спор: живых — 6,0–6,5 × 4,9–5,0 мкм, фиксированных метанолом — 6,0–6,3 × 4,4–5,3 мкм. Длина произвольно выброшенной в воде полярной трубки — 44 мкм.

Ультраструктура спор. Размеры спор на электроннограммах — 4,5–5,3 × 3,4–3,8 мкм. Споровая оболочка состоит из гладкой экзоспоры (190–250 нм) и подстилающей ее эндоспоры (130–190 нм). Пластинчатый поляропласт заполняет 2/3 объема споры и состоит из 2 участков с плотно и рыхло уложен-

ными пластинами. Анизофиллярная полярная трубка образует 13 (12–13) витков в споре и состоит из 3 отделов: базального (3–4 витка, диаметром 260–280 нм), медиального (1–2 витка, диаметром 170–190 нм) и дистального (8–9 витков, диаметром 130–150 нм). В некоторых спорах полярная трубка была уложена в 16 витков, из которых 3–4 витка образованы базальным отделом. Крупное ядро полукольцом охватывает дистальный участок полярнопласта над задней вакуолью.

Экстенсивность инвазии личинок IV стадии — до 20% при генерализованном поражении жирового тела в грудных и брюшных сегментах.

Amblyospora (Amblyospora) punctor Weiser & Zizka, 1991

Thelohania opacita Kudo, 1922: Килоичицкий, Шеремет, 1978: 63; *Amblyospora* sp.: Овчаренко, Килоичицкий, Пушкарь, 1987: 74; *Amblyospora punctor* Weiser & Zizka, 1991: 193.

Материал: препараты 0691, 0716, 0719 (водные, тушевые), 0693, 0717, 0720 (окрашенные, постоянные) из личинок *Aedes punctor* и *A. s.cinereus* (пробы 36–0, 44–0, 46–0, залиты в эпоновую смесь), электронномикроскопические негативы 6441–6446, 6470–6474, 6475–6481 хранятся в коллекции лаборатории экологии и токсикологии Киевского университета им. Тараса Шевченко.

Хозяева и гистотропия: *Aedes punctor* (Kirby) и *A. s.cinereus* Mg., личинки IV стадии, самцы и самки; жировое тело.

Место обнаружения: окр. с. Круглик, урочище Пуша Водица Киевской обл., временные затененные и полузатененные водоемы, 18.04–10.05.1990 г.

Описание. В размножении данной микроспоридии имеет место диплокаротическая мерогония, мейоз и спорогония, завершающаяся формированием восьмиспоровых спорофорных пузырьков. Споронты содержат включения в виде крупных метаболических гранул. Фиксированные метанолом споронты диаметром 12,5–15,0 мкм.

Живые споры овальные или яйцевидные, размером 6,3–7,5 x 4,8–5,6 мкм, с четко выраженной задней вакуолью. Макроспоры размером 10,0–10,6 x 7,3–8,1 мкм (живые). Мукокаликс выражен лишь вокруг спор, выделенных из самок комаров.

Ультраструктура спор. Споровая оболочка представлена гладкой экзоспорой (200–410 нм) и подстилающей ее эндоспорой (110–120 нм). Пластинчатый полярнопласт заполняет до 2/3 объема споры. Анизофиллярная полярная трубка образует в споре 10–12 витков и состоит из 3 отделов: базального (2–3 витка диаметром 250–270 нм), медиального (1–2 витка диаметром 190 нм) и дистального (5–7 витков диаметром 140–160 нм). Крупное ядро полукольцом охватывает дистальную часть полярнопласта над задней вакуолью.

Экстенсивность инвазии личинок IV стадии до 10% при генерализованном поражении жирового тела в грудных и брюшных сегментах.

Amblyospora (Lanicysta) inimica (Kellen & Wills, 1962)

Thelohania inimica Kellen & Wills, 1962: 55; *Thelohania opacita* Kudo, 1922: Килоичицкий, Шеремет, 1978: 64; *Amblyospora inimica* (Kellen & Wills, 1962) Hazard & Oldacre, 1975: 26; *Amblyospora* sp.: Овчаренко, Килоичицкий, Пушкарь, 1987: 74.

Материал: препараты 0593 (водный, тушевый), 0594 (окрашенный, постоянный), из личинки *Aedes c. caspius* (проба 11–8, залита в эпоновую смесь), электронномикроскопические негативы 1735–1740 хранятся в коллекции лаборатории экологии и токсикологии Национального университета им. Тараса Шевченко.

Хозяин и гистотропия: *Aedes caspius caspius* (Pall.), личинка IV стадии, самка; жировое тело.

Место нахождения: территория с. Сибереж Черниговской обл., временный открытый полисапробный водоем, 19.09.1988 г.

Описание. Спорогония заканчивается формированием восьмиспоровых спорофорных пузырьков диаметром 12,5–14,0 мкм (фиксированные метанолом). Споронты и спорофорные пузырьки содержат обильные включения в виде тонковолокнистой массы средней электронной плотности.

Живые споры яйцевидные с четко выраженной задней вакуолью. Размеры спор: живых — 6,9–7,5 х 4,4–5,0 мкм, фиксированных метанолом — 5,6–6,0 х 4,4–4,8 мкм. Макроспоры размером 7,5–10,0 х 6,3–7,5 мкм (живые). Мукоаликс не выражен. У некоторых спор, окрашенных по Романовскому–Гимза, обнаружена постеросома.

Ультраструктура спор. Размеры спор на электроннограммах — 5,8–6,0 х 3,5–3,9 мкм. Относительно тонкая споровая оболочка состоит из морщинистой экоспоры толщиной — до 100 нм и подстилающей ее эндоспоры толщиной 150 нм. Пластинчатый поляропласт занимает до 2/3 объема споры и состоит из 2 участков (с плотно и рыхло уложенными пластинами). Анизотиллярная полярная трубка образует в споре 10 (9–10) витков, из которых 5–6 витков составляют базальный отдел. Диаметр трубки на базальном участке 260–290 нм, на дистальном — 160 нм. Угол наклона плоскости витков полярной трубки к продольной оси споры — 80°. Крупное ядро полукольцом охватывает дистальный участок поляропласта над задней вакуолью.

Экстенсивность инвазии личинок IV стадии — 8% при генерализованном поражении жирового тела в грудных и брюшных сегментах.

Килоицкий П. Я. К изучению микроспоридий — паразитов кровососущих комаров юга Украины // Вестн. зоологии. — 1977. — № 4. — С. 71–75.

Килоицкий П. Я. О совместной зараженности микроспоридиями и грибами личинок комара *Anopheles claviger* Mg. // Вестн. зоологии. — 1981. — № 1. — С. 88–89.

Килоицкий П. Я. Новые виды микроспоридий кровососущих комаров — обитателей малых водоемов // Гидробиол. журн. — 1996. — 32, № 2. — С. 83–98.

Килоицкий П. Я., Шеремет В. П. Микроспоридии кровососущих комаров севера Украины // Вестн. зоологии. — 1978. — № 1. — С. 62–66.

Овчаренко Н. А., Килоицкий П. Я., Пушкарь Е. Н. Микроспоридии и микроспориозы гидробионтов Украины (состояние изученности, практическое значение, перспективы) // Паразиты и др. симбионты беспозвоночных и рыб. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 64–88.

Панкова Т. Ф., Исси И. В., Крылова С. В. Микроспоридия *Parathelohania illinoisensis* var. *messeae* (Amblyosporidae) из комара *Anopheles messeae* в Томском Приобье // Паразитология. — 1991. — 25, № 3. — С. 258–264.

Andreadis N. G. Ultrastructural characterization of meiospores of six new species of *Amblyospora* (Microsporidia: Amblyosporidae) from northern *Aedes* (Diptera: Culicidae) mosquitoes // J. Euk. Microbiol. — 1994. — 41, № 2. — P. 147–154.

Hazard E. I., Anthony D. W. A redescription of the genus *Parathelohania* Codreanu, 1966 (Microsporidia: Protozoa) with a reexamination of previously described species of *Thelohania* Henneguy, 1892 and descriptions of two new species of *Parathelohania* from anopheline mosquitoes // U. S. Dep. Agric. Techn. Bull. — 1974. — 1505. — 26 p.

Hazard E. I., Oldacre S. W. Revision of microsporidia (protozoa) close to *Thelohania*, with descriptions of one new family, eight new genera, and thirteen new species // U. S. Dep. Agric. Techn. Bull. — 1975. — 1530. — 104 p.

Kellen W. R., Wills W. New *Thelohania* from Californian mosquitoes (Nosematidae: Microsporidia) // J. Insect Pathol. — 1962. — 4, № 1. — P. 41–57.

Wieser J., Zizka Z. Development of *Amblyospora punctor* sp.n. (Microsporida: Amblyosporidae) in the larval mosquito *Aedes punctor* (Diptera: Culicidae) // Arch. Protistenk. — 1991. — 140, № 2–3. — P. 191–199.

УДК 576.895.132

PARASITIC NEMATODES OF TROPICAL MEGASCOLECID EARTHWORM *PHERETIMA LEUCOCIRCA* FROM BA VI NATIONAL PARK IN VIET NAM

S. E. Spiridonov, E. S. Ivanova

Institute of Parasitology, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr., 33, 117071, Moscow, Russia

Accepted 15 October 1997

Паразитические нематоды тропических мегасколецидных дождевых червей *Pheretima leucocirca* из Национального Парка Ба Ви во Вьетнаме. Спиридонов С. Э., Иванова Е. С. — Представители нескольких родов дрилонематидных и теластоматидных нематод, включая один новый вид рода *Iponema*, два новых вида рода *Homungella*, два новых вида рода *Siconema*, один новый вид рода *Travassosinema* и один новый вид *Posterovulva*, описаны из полости тела и просвета кишечника тропических дождевых червей, собранных на горе Ба Ви около Ханоя во Вьетнаме.

Ключевые слова: дрилонематиды, теластоматиды, дождевые черви, Вьетнам.

Parasitic Nematodes of Tropical Megascolecid Earthworm *Pheretima leucocirca* from Ba Vi National Park in Viet Nam. Spiridonov S. E., Ivanova E. S. — Representatives of several genera of drilonematid and thelastomatid nematodes including one new species of *Iponema*, two new species of *Homungella*, two new species of *Siconema*, one new species of *Travassosinema* and one new species of *Posterovulva* are described from the body cavity and intestinal lumen of tropical megascolecid earthworms *Pheretima leucocirca* collected on the Ba Vi mountain near Hanoi, Viet Nam.

Key words: drilonematids, thelastomatids, earthworms, Viet Nam.

Parasitic nematodes of invertebrates are studied in lesser scale than nematode parasites of vertebrates, though some taxa of nematodes are comprised entirely of parasites, which inhabit the invertebrate hosts on adult stage. E.g. the superfamily Drilonematoidea (drilonematids) consists of obligate parasites of earthworms. The fauna of drilonematids is especially rich and diverse in tropical forests. Previously up to 5 species of drilonematids were found in the single specimen of earthworm host (Ivanova, Spiridonov, 1987). *Ph. leucocirca* earthworms from Ba Vi National Park in Viet Nam were found infected with even higher diversity of parasitic nematodes, which are described below.

Material and methods. *Pheretima leucocirca* earthworms were collected on the altitude of 1100–1150 m near Den Thuong pagoda atop the Ba Vi mountain. This species is the dominant earthworm inhabiting organic litter and space beneath the stones in evergreen non-deciduous forest. Earthworms were fixed on the site of collection with 6% formaline and transported to Moscow, where these annelids were dissected and nematodes were recovered. Nematodes were mounted in anhydrous glycerin. Measurements and drawings were made with the use of *camera lucida*. The mean $\pm$ SD and range in parentheses are indicated in micrometers (mkm) for main morphometric features (L — body length, D — maximal body diameter, Oes — the length of pharynx, Cd — tail length, Sp — spicula length, Gb — gubernaculum length, with a, b, c and V for De Manian indices and position of vulva as percentage of body length). All holotypes are deposited in the collection of the Institute of Parasitology of the Russian Academy of Sciences.

Order Rhabditida Chitwood, 1933

Superfamily Drilonematoidea Chitwood, 1950

Family Drilonematidae Chitwood, 1950

Iponema tonkinense Spiridonov et Ivanova, sp. n. (Fig. 1)

Material: Holotype — male: L = 790; D = 30; Oes = 111; Cd = 70; a = 26.33; b = 7.12; c = 11.29; Sp = 18; Gub = 8. Paratypes, 1 male: L = 779; D = 32; Oes = 111; Cd = 107; a = 25.13; b = 7.02; c = 10.12; Sp = 18; Gub = 7. 9 females: L = 781 $\pm$ 48 (690–845); D = 34 $\pm$ 1.9 (30–37); Oes = 100 $\pm$ 12.8 (110–120); Cd = 143 $\pm$ 9.9 (131–163); a = 30 $\pm$ 0.9 (21.7–24.1); b = 7.0 $\pm$ 0.4 (6.5–7.5); c = 5.5 $\pm$ 0.3 (5.0–6.0); V = 45.4 $\pm$ 3.8 (38–50)%.

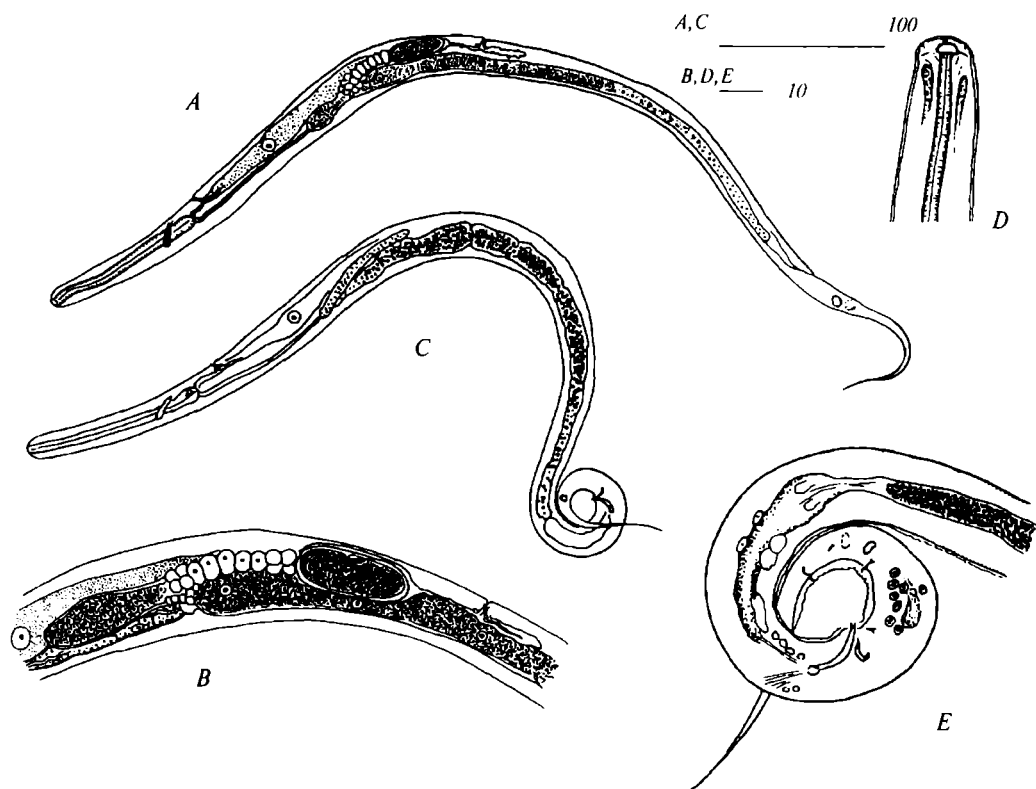


Fig. 1. *Iponema tonkinense* sp. n.: A — female; B — female, vulvar region; C — male; D — male, head end; E — male tail. All in lateral view, bars in mkm.

Description. Male body tapering to the posterior end and rounded anteriorly. Four cephalic 1 mkm high papillae. Amphids transversally elliptical, 5 mkm wide, in 5 mkm from anterior end. Oesophagus corpus with delicate muscle fibers, 4–5 mkm wide. Basal bulb of 10 mkm diameter, with one big nucleus. Excretory pore in 124 mkm from anterior end. Testis flexure in 230 mkm from anterior end. Two 19 mkm long curved spicules. Gubernaculum 8 mkm long with 4 mkm dorsal projection. Suckers circular with opening of 5 mkm diameter.

Females body shape similar to those of males. Four cephalic 2 mkm high papillae. Amphids transversally elliptical, 6–7 mkm wide, in 5–6 mkm from anterior end. Oesophagus as in males. Nerve ring before the bulb. Excretory pore in 298–503 mkm from anterior end. Excretory duct 1 mkm wide. Ovary tip cell near the anal opening. *Receptaculum seminis* on the gonad anterior flexure, about 40 mkm long and 15 mkm wide, filled with spermatozoa of 1 mkm diameter. Short postvulvar sac. Eggshells smooth, 42–47x17–19 mkm. Caudal part conical, elongated. Circular suckers with opening of 5–6 mkm diameter.

Differential diagnosis. *I. tonkinense* sp. n. can be distinguished from all other 7 species of the genus by the smaller body, oesophagus, spicules and eggshells. In shape of tail and spicules new species is resembling *I. pheretimae* Timm, 1971 but differs in elliptical shape of amphidial opening (Timm, 1971). From *I. minor* Timm et Maggenti, 1966, which is characterized by the similar body shape, *I. tonkinense* sp. n. can be distinguished by the shape of gubernaculum and male tail (Timm, Maggenti, 1966).

Family Homungellidae Timm, 1966

Homungella baviense Spiridonov et Ivanova, sp. n. (Fig. 2)

Material: Holotype — female: L = 1790; D = 70; Oes = 223; Cd = 340; a = 25.57; b = 8.03; c = 5.26; V = 49.7%. Paratypes, 7 males: L = 1421±132 (1230–1620); D = 78±6.9 (70–88); Oes = 218±24.2 (193–265); Cd = 93.4±7.5 (83–100); a = 18.2±1.8 (16.3–21.3); b = 6.5±0.5 (5.9–7.3); c = 15.3±1.8 (12.3–17.8). Paratypes, 7 females: L = 1541±152 (1340–1790); D = 96.8±30.6 (70–160); Oes = 270±16.2 (193–250); Cd = 271±57 (210–370); a = 17.4±5.9 (8.3–25.5); b = 7.0±0.9 (5.4–8.0); c = 5.8±0.9 (4.4–7.2); V = 53±3.8 (46–57)%.

Description. Female body bluntly rounded anteriorly, tapering to the posterior end; cuticle covered with delicate membrane. Anterior end with single sickle-shaped cephalic hook with 18 mkm long blade connected with cuticular 4 mkm long tube of 14 mkm diameter. Cuticular tube leads to stomatal opening of 4 mkm diameter and slightly displaced dorsally. Cephalic armature from cuticular ridges 3–4 mkm wide more thickened on the dorsal side. Amphids in 20 mkm from hook base with inner pouch 10 mkm long. Cuticular rim of amphids connected with the ridges of cephalic armature. Oesophagus corpus 16 mkm wide; narrower isthmus encircled by nerve ring. Swollen glandular basal bulb displaced dorsally. Excretory pore 3–5 mkm wide in 20–25 mkm from base of bulb. Excretory duct sickle-shaped, with heavily sclerotized walls 2–3 mkm wide and 70 mkm long. Excretory cell prominent with lateral channels

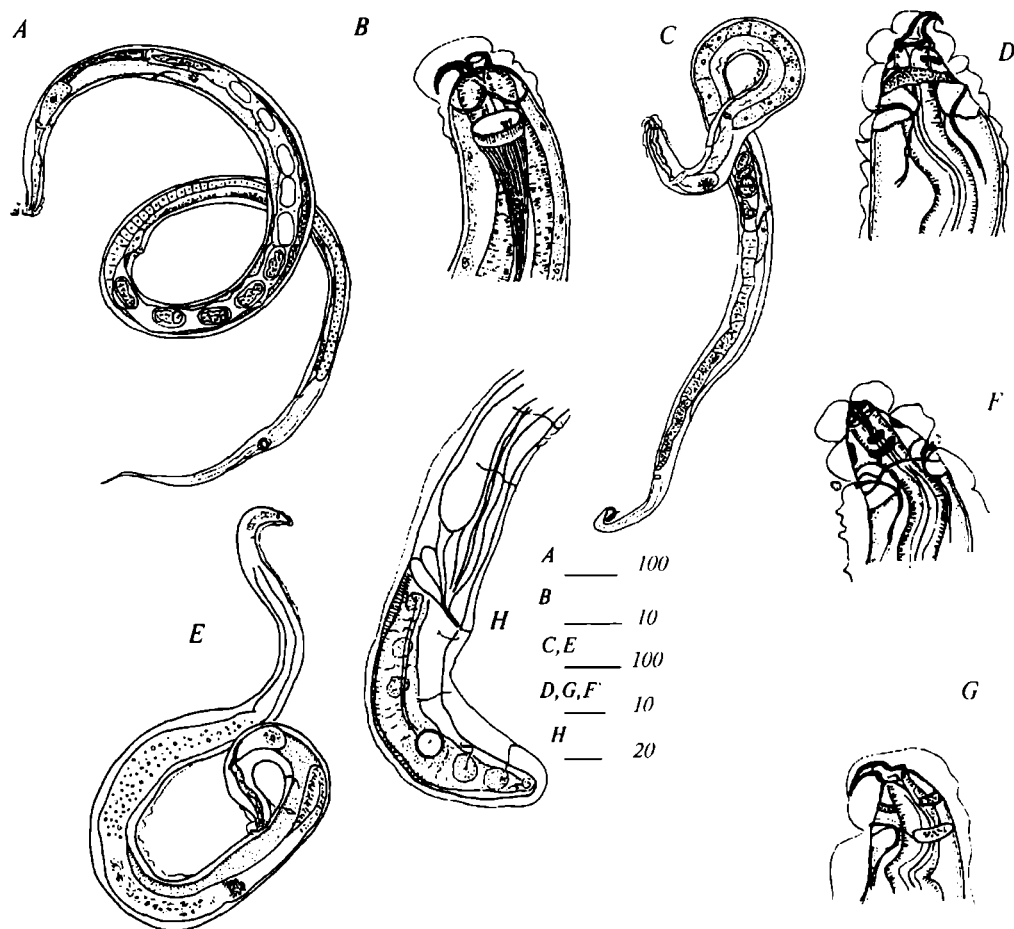


Fig. 2. *Homungella tonkinense* sp. n. (A, B) and *H. baviense* sp. n. (C, D, E, F, G, H): A — female; B — female, head end; C — female; D — female head, ventral view; E — male; F — male head, dorsal view; G — male head; H — male tail. All in lateral view unless otherwise indicated, bars in mkm.

traced to the tail. Ovary tip cell in tail. *Receptaculum seminis* on the ovary flexure, non off-set, filled by filamentous sperm. Egg-shells 43–48 x 25–28 mkm, smooth, 3–5 per uterus. Short rudimentary postvulvar sack. Suckers in 90 mkm behind anus, almost round in shape with outer rim of 28 mkm diameter, inner rim of 16 mkm diameter, and opening of 14 mkm diameter.

Anterior end of male body as in females. Body is narrowing on the level of *vas deferens* (4–6 cells per section). Tail tip rounded. Testis flexure on excretory duct level. Spermatozoa in central part of gonadal tube, rod-like, 6 mkm long. Eleven pairs of genital papillae: 7 pairs of preanal, 3 pairs postanal directed ventralward and 2 pairs terminal directed dorsalward. Sucker circular with 6–8 mkm diameter of opening.

Differential diagnosis. The present species close to *H. seponense* Spiridonov, 1994 in body size, De Manian indices, vulva position, position of excretory pore and size of head hook (Spiridonov, 1994), but differs in another structure of cephalic armature, presence of filamentous sperm in *vas deferens*, more numerous precloacal papillae, shorter eggs with smooth shells and absence of club-like mucro on female tail. In egg size and head structures the present species resembles *H. ornitorhynchum* Ivanova et al., 1987, but differs in smooth egg shells and 3–4 times lesser index "a" (Ivanova, Spiridonov, 1987).

Homungella tonkinense Spiridonov et Ivanova, sp. n. (Fig. 2)

Material: Holotype – female: L = 3055; D = 63; Oes = 278; Cd = 305; a = 48.49; b = 10.99; c = 4.33; V = 54.8 %. Paratypes, 4 females: L = 2445±349 (2190–3055); D = 73±12.5 (63–95); Oes = 266±14.7 (248–285); Cd = 371±92 (305–530); a = 34±8.6 (25.1–48.5); b = 9.5±1.0 (8.3–10.9); c = 5.8±1.3 (4.3–7.1); V = 58±8.8 (52–73)%.

Description. Body cylindrical, with rounded head end and conical pointed tail. Cephalic hook with 12–13 mkm long blade connected with 4 mkm long tube of 14 mkm diameter. Cephalic armature from cuticular ridges 3–4 mkm wide, more thickened on the dorsal side and connected with amphidial openings. Elliptical amphids in 20 mkm from hook base with 6 mkm long and 15–17 mkm wide opening. Oesophagus corpus 15–16 mkm wide. Nerve ring on 30 mkm long isthmus and anterior part of elongated 100 mkm long bulb. Intestine well developed, filled with dark globules. Excretory pore in 200 mkm behind bulb up to 5 mkm wide on prominent projection, excretory duct 2–3 mkm wide and 50–60 mkm long. Lateral channels 1–1.5 mkm wide can be traced on 150 mkm posteriorly. Ovary begins near anus and extends anteriorly where reflexed just behind excretory pore forming long narrow *receptaculum seminis* filled with filamentous 2 mkm long sperm cells. Egg shells mammillated, 58–63 x 25–27 mkm, 3–8 in uterus. Short rudimentary postvulvar sack. Suckers with 25–28 mkm diameter of outer rim and 12 mkm diameter of opening (3–4 sensillae in sucker cavity).

Differential diagnosis. The present species is most similar to *H. monodontium* Timm, 1966 in body size, oesophagus length, tail length, position of excretory pore and vulva (Timm, 1966), but differs in egg-shell ornamentation (not punctate in *H. monodontium*), position of cephalic hook forming acute not blunt angle with head end surface, shorter sclerotized portion of head end. *H. tonkinense* sp. n. resembles *H. laotense* Spiridonov, 1994, but differs in 1.5 time larger size, more heavily mammillate egg shells and larger suckers (Spiridonov, 1994).

Family Ungellidae Chitwood, 1950

Siconema baviense Spiridonov et Ivanova, sp. n. (Fig. 3)

Material: Holotype–female: L = 520; D = 106; Oes = 71; a = 4.91; b = 7.32; V = 49.0 %. Paratypes, 7 males: L = 413±30 (383–453); D = 58±9.8 (50–74); Oes = 74±16.4 (42–90); Cd = 148±16.6 (130–

178); $a = 7.2 \pm 1.1$ (6.1–9.1); $b = 5.8 \pm 1.7$ (4.3–9.3); $c = 2.7 \pm 0.1$ (2.5–3.0). Paratypes, 12 females: $L = 561 \pm 102$ (376–748); $D = 111 \pm 19.5$ (72–143); $Oes = 74.8 \pm 12.7$ (60–99); $a = 5.1 \pm 1.1$ (4.2–8.4); $b = 7.6 \pm 1.3$ (5.1–10.8); $V = 45.1 \pm 4.6$ (35.8–51.2)%.

Description. Female body covered with folded membrane, expanded posteriorly and before vulva, tapering to both ends and at mid-body. Tail spike 25–30 mkm in females. Cephalic hooks displaced dorsally, with 7–9 mkm long hook base slightly embedded in head end, dorsal blades 5–6 mkm and ventral blades 4–5 mkm long. Four setiform cephalic papillae around cephalic hooks. Amphids with thickened margin and small pouch 3 x 6 mkm below hook base. Oesophagus with dorsally displaced bulb. Nerve ring before bulb. Intestine poorly developed. Rectum visible in some specimens in 100 mkm behind vulva. Excretory pore 1.5 mkm wide on protuberance just behind nerve ring. Excretory duct heavily sclerotized, 1 mkm wide and 50 mkm long. Ovary begins near the base of tail spike. Ovary cells crenate. Egg shells 48–53 x 22–25 mkm, covered with small tubercles and two polar caps, 1–3 eggs per uterus. Outer radially striated part of suckers in the form of invagination 40–45 mkm in diameter, covered with membrane; inner part from fibrous tissue.

Males about 1.5 times shorter than females. Anterior part as in females. Body widening before anus and tapering behind suckers. Testis flexure 90–100 mkm long in 100 mkm from oesophagus. Two small processes near cloacal opening. Suckers in 50 mkm behind cloacal opening, 28–30 mkm in diameter, round, not prominent, striated transversally.

Differential diagnosis. In structure of suckers and presence of deep sucker invagination *S. baviense* sp. n. is close to *Siconema aequicrassum* Spiridonov, 1992 but differs in body shape, small size, egg shells (Spiridonov, 1992). It resembles *Synoechnema anseriforme* Timm, 1959 in body shape and small size (Timm, 1959), but possesses suckers resembling ones in *Thainema* species (Ivanova, et al., 1987, Ivanova,

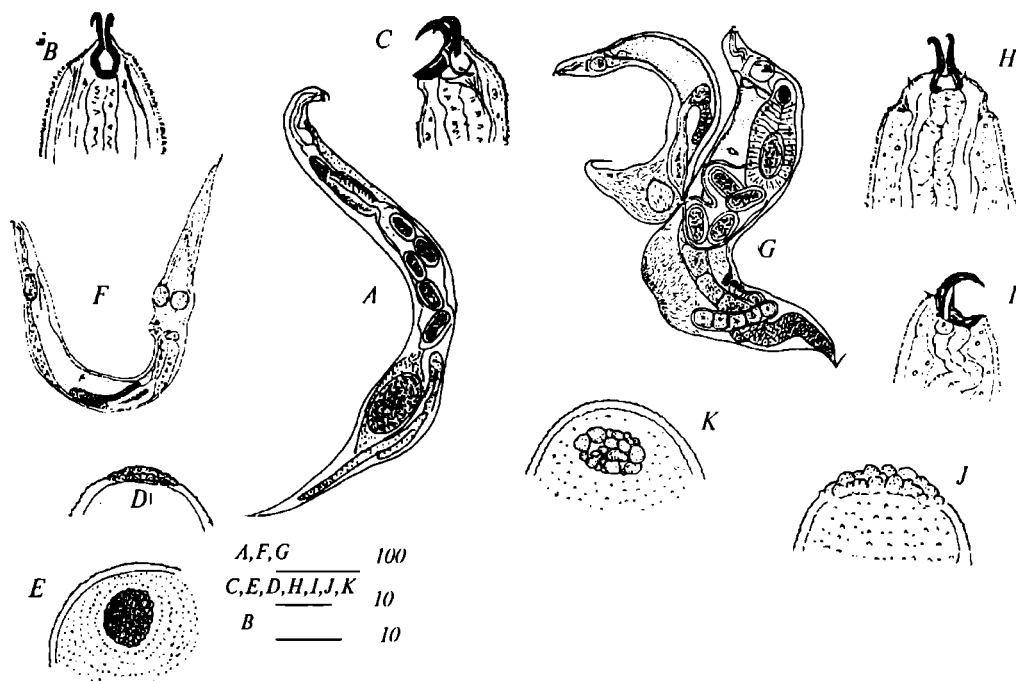


Fig. 3. *Siconema tonkinense* sp. n. (A, B, C, D, E, F) and *S. baviense* sp. n. (G, H, I, K, J): A — female; B — female head, dorsal view, C — male head; D, E — egg shell; F — male; G — male and female in copula; H — female head, dorsal view; I — male head; K, J — egg shell. All in lateral view unless otherwise indicated, bars in mkm.

1996). However, all species of *Synoechnema* have long slit-like suckers and both *Thainema* species have suckers with deep inner cavity absent in present species.

Siconema tonkinense Spiridonov et Ivanova, sp. n. (Fig. 3)

Material: Holotype — female: L = 678; D = 78; Oes = 93; a = 8.58; b = 7.29; V = 52.8 %. Paratypes, 4 males: L = 620±87 (540–703); D = 47.7±7.6 (39–57); Oes = 115±9.0 (103–123); Cd = 204±43.5 (160–258); a = 13.0±1.0 (12.0–14.1); b = 5.4±0.7 (4.5–6.1); c = 3.1±0.3 (2.7–3.4). Paratypes, 8 females: L = 752±100 (580–892); D = 82±22.3 (51–117); Oes = 102±7.2 (92–114); a = 9.7±1.9 (7.6–13.4); b = 7.4±1.1 (5.7–9.1); V = 47±4.2 (40–53)%.

Description. Female body gradually tapering to head end, swollen behind vulva and abruptly tapering to tail end with pointed terminus. Longitudinal striation on the cuticle. Head inclined dorsally. Head hooks slightly embedded in head tissue by base of hooks. Base of hooks 7–8 mkm, dorsal hooks 5–6 mkm and ventral hooks 3–4 mkm long. Amphids open just below hook base. Long clavate oesophagus slightly curved with dorsally displaced bulb. Excretory pore on bulb level. Excretory duct 1–1.5 mkm wide 45 mkm long. *Receptaculum seminis* in 20–25 mkm behind bulb, about 40 x 15 mkm in size, filled with spherical spermatozoa of 2 mkm diameter, non off-set. Ovary tip cell near the tail terminus. Egg-shells 48–52 x 20–25 mkm, heavily punctate with two polar caps of round tubercles, 3–5 per uterus. Rectum visible in some specimens in 100 mkm behind vulva. Large elliptical suckers slightly invaginated, with 30–45 mkm opening covered by thin membrane and surrounded by radially striated ring 8 mkm wide. Inner fibrous structures up to one half of tail diameter.

Male anterior part as in female. Posterior third of body swollen. Testis flexure in 140–160 mkm behind bulb. Anal opening in swollen part, caudal papillae not visible. Cloacal opening located on protuberance and covered with thin membrane. Round suckers with central pore about 20 mkm in diameter in 50 mkm behind anus. Tail conical, occasionally coiled. Two long channels inside fibrous tissue of tail.

Differential diagnosis. The present species resembles *S. sinense* Timm, 1966 in shape of female tail end, structure of egg shells and shape of suckers (Timm, 1966). It is distinguished from the latter one by smaller size of body and egg shells, shape of head hooks, higher “c” index in males, more anterior position of vulva.

Order Oxyurida Skrjabin, 1923

Family Thelastomatidae Travassos, 1929

Thelastoma sp. (Fig. 4)

Material: 7 females, L = 2709±131 (2528–2861); D = 244±33 (212–293); Oes = 508±32 (463–553); Cd = 632±118 (458–838); a = 11.2±1.7 (8.8–13.5); b = 5.3±0.3 (5.1–6.0); c = 4.4±0.7 (3.3–5.5); V = 45±4.5 (39–52)%.

Description. Cephalic end with 8 protruding 10 mkm long pseudolabia. Cuticle with prominent annulation. First ring of cuticle 30 mkm long, forming cephalic capsule. Buccal cavity with strongly cuticularized cylindrical metastomal part and slightly cuticularized cheilostomal region. Oesophagus with cylindrical corpus of uniform 45–50 mkm diameter separated from the isthmus by bundles of fibers. Basal bulb with valves. Excretory pore on the bulb level in 298–503 mkm from anterior end. Excretory duct is connected with excretory vesicle. Didelphic. Elliptical smooth egg-shells of 100–118 x 73–93 mkm size. Tail with 495–683 mkm long filiform terminus.

Taxonomical remark. Morphology of found females corresponds to those of the genus *Thelastoma*, though the shape of cephalic capsule is somehow different from that of European species. It is impossible to estimate precise taxonomic position of found females in the absence of males.

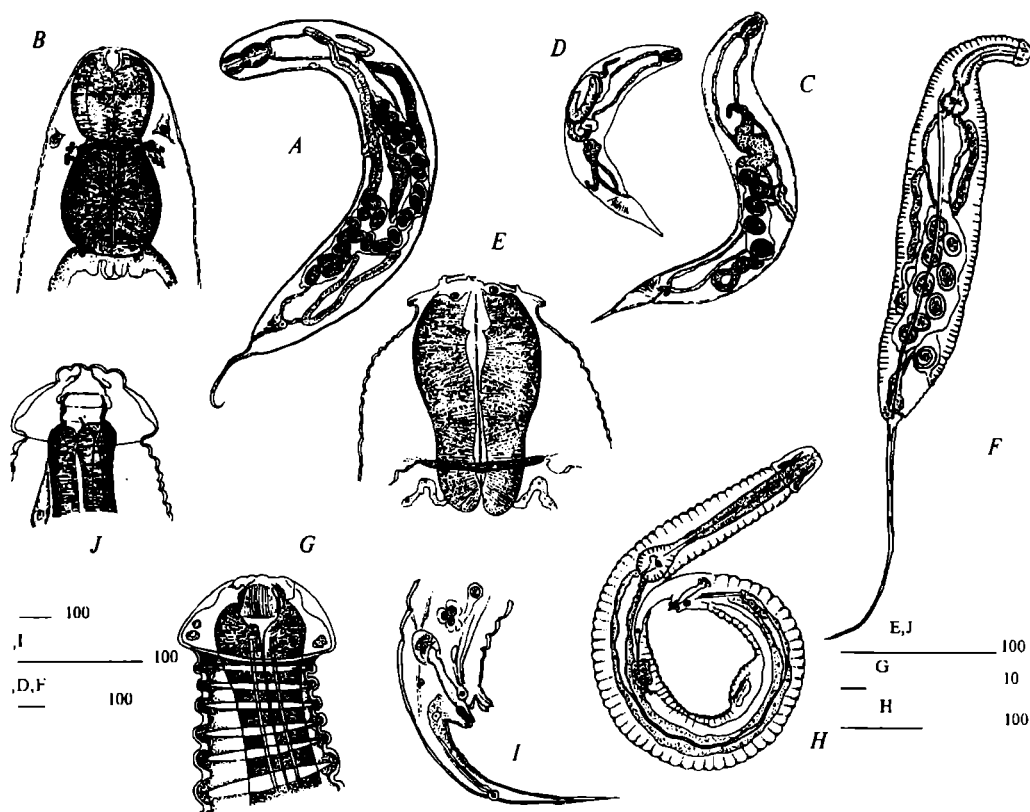


Fig. 4. *Aorurus* sp. (A, B), *Mesidionema* sp. (C, D, E), *Posterovulva danieli* sp. n. (F, G, H, I) and *Thelastoma* sp. (J): A — female; B — female, anterior end; C — female with thick-walled eggs; D — female with thin-walled egg containing juvenile; E — female, anterior end; F — female; G — female, head end; H — male; I — tail; J — female, head end. All in lateral view, bars in mkm.

Aorurus sp. (Fig. 4)

Material: 4 females, L = 2391 ± 294 (1985–2688); D = 290 ± 39 (235–320); Oes = 163 ± 5.4 (157–170); Cd = 547 ± 43 (490–595); a = 8.2 ± 0.7 (7.6–9.3); b = 14.6 ± 1.6 (12.6–16.9); c = 4.3 ± 0.2 (4.3–4.5); V = 43 ± 2.8 (41–47)%.

Description. Cylindrical body with rounded anterior end and thin tail terminus. Pseudolabia not conspicuous. Two rounded lateral protrusions are present on the stoma margin. Buccal cavity 25 mkm long with strongly cuticularized walls. Oesophagus with spherical corpus, completely reduced isthmus and broad pyriform basal bulb with valves. Nerve ring encircles corpus–bulb junction. Excretory pore in 320–387 mkm from anterior end. Excretory vesicle of 15×25 mkm size. Didelphic. Egg-shells with smooth surface, elliptically-elongated, $80\text{--}85 \times 40\text{--}45$ mkm. Tail terminus 378–560 mkm long.

Taxonomical remark. Above described females can be securely ascribed to the genus *Aorurus* Leidy, 1849 because of the characteristic oesophagus shape (Waerebeke, 1969). Males are extremely rare in *Aorurus* populations, but those are necessary for the correct specific identification.

Posterovulva danieli Spiridonov et Ivanova, sp. n. (Fig. 4)

Material: Holotype — male: L = 864; D = 68; Oes = 238; Cd = 128; Sp = 38, Gb = 12, a = 12.7; b = 3.6; c = 6.8. Paratype male: L = 853; D = 63; Oes = 230; Cd = 123; Sp = 41, Gb = 12, a = 13.5; b = 3.7; c = 6.9. 10 females: L = 2458 ± 171 (2228–2689); D = 271 ± 28 (240–313); Oes = 366 ± 16.9 (336–390); Cd = 1109 ± 133 (881–1288); a = 9.1 ± 0.5 (8.4–9.9); b = 6.7 ± 0.3 (5.9–7.1); c = 2.2 ± 0.1 (2.0–2.5); V

90); $Cd = 1109 \pm 133$ (881–1288); $a = 9.1 \pm 0.5$ (8.4–9.9); $b = 6.7 \pm 0.3$ (5.9–7.1); $c = 2.2 \pm 0.1$ (2.0–2.5); $V = 51 \pm 2.4$ (47–56)%.

Description. Male body with annulated cuticle. Cuticle is thicker in anterior part of each 10–12 mkm wide cuticular ring. Prominent lateral alae starting on isthmus level and ending before the cloaca level. Cephalic capsule 50 mkm long, without visible pseudolabia or papillae. Buccal cavity 12–13 mkm long and 10–11 mkm wide. Prominent 6 arcade glandular cells. Oesophagus with spindle-shaped corpus (maximal width 20 mkm), 12 mkm wide isthmus and valvate basal bulb of 40 mkm diameter. Nerve ring on the posterior part of corpus in 140–158 mkm from anterior end. Excretory pore inconspicuous. Testis flexure in 282–298 mkm from anterior end. Single spicula with pointed distal end. Poorly visible gubernaculum. Two protruding 12 mkm high precloacal papillae, one pair of conical papillae on both sides of cloaca, one pair of small papillae behind the cloaca, and a pair of papillae on the tail terminus. The 55–60 mkm long region of swollen cuticle with modified surface in 100 mkm before the cloacal opening.

Female body fusiform, with prominent annulation (approximately 20 mkm wide rings in body middle). Rounded cephalic capsule of 70–75 mkm diameter, 40 mkm long. Eight rounded pseudolabia around stomatal opening. Amphidial pouches 3x3 mkm on pseudolabia level. Buccal cavity 25–27 mkm long and 18–22 mkm wide with strongly cuticularized walls covered with longitudinal striation. Oesophagus corpus swollen up to 42–45 around the buccal cavity, narrowing up to 30 mkm in central part and widening gradually toward the isthmus up to 40 mkm. Isthmus 23–25 mkm wide, divided from corpus with the bundles of fibers. Basal bulb of 80–90 mkm diameter, with valves. Nerve ring in 183–213 mkm from anterior end. Excretory pore in 292–326 mkm from anterior end. Amphidelphic. *Receptaculum seminis* on posterior gonad branch. Vulva in 100–130 mkm from anal opening. Egg-shells 72–80 x 50–58 mkm. Tail terminus filament 978–1200 mkm long.

Differential diagnosis. From the type species of the genus — *Postervulva moramangi* Waerebeke, 1969 above described *P. danieli* sp. n. can be distinguished by the spicula length (16 mkm in type species vs. 38–41 mkm in our species, see Waerebeke, 1969, 1988), and from both *P. moramangi* and *P. skrjabini* Adamson, 1984 by the wider gap between anus and vulva (30–38 mkm vs. 100–130 mkm, see Adamson, 1984).

Etymology. The species is dedicated to Dr. Daniel van Waerebeke — French entomonematologist from ORSTOM.

Family Travassosinematidae Rao, 1958

Travassosinema mirabile Spiridonov et Ivanova, sp. n. (Fig. 5)

Material: Holotype — male: $L = 493$; $D = 38$; $Oes = 140$; $Cd = 17$; $a = 12.9$; $b = 3.5$; $c = 29.0$; spicula length 24. Paratypes, 3 females: $L = 1486 \pm 165$ (1296–1591); $D = 101 \pm 7.6$ (95–110); $Oes = 223 \pm 6.4$ (218–230); $Cd = 550 \pm 111$ (425–635); $a = 14.6 \pm 1.1$ (13.6–15.7); $b = 6.7 \pm 0.6$ (5.9–7.1); $c = 2.7 \pm 0.3$ (2.5–3.0); $V = 42 \pm 2.5$ (39–44)%.

Description. Male body cylindrical with rounded anterior and pointed posterior end. Poorly conspicuous cuticle annulation with cuticle ring wide about 3 mkm in body middle. Anterior end without visible lips or papillae. One pair of 1.5 mkm high conical papillae on the nerve ring level, another pair of papillae on the basal bulb level (Fig. 5, *F*). Stomatal cavity 5 mkm long, with slightly sclerotized walls. Oesophagus with 10 mkm wide corpus and 22 mkm wide basal bulb with valves. Corpus is widened up to 15 mkm on the junction with buccal cavity. Excretory pore in 130 mkm and testis flexure in 168 mkm from anterior end. Two rows of 6 subventral precloacal 3–5 mkm high papillae. Two pairs of dorsolateral papillae on the level of

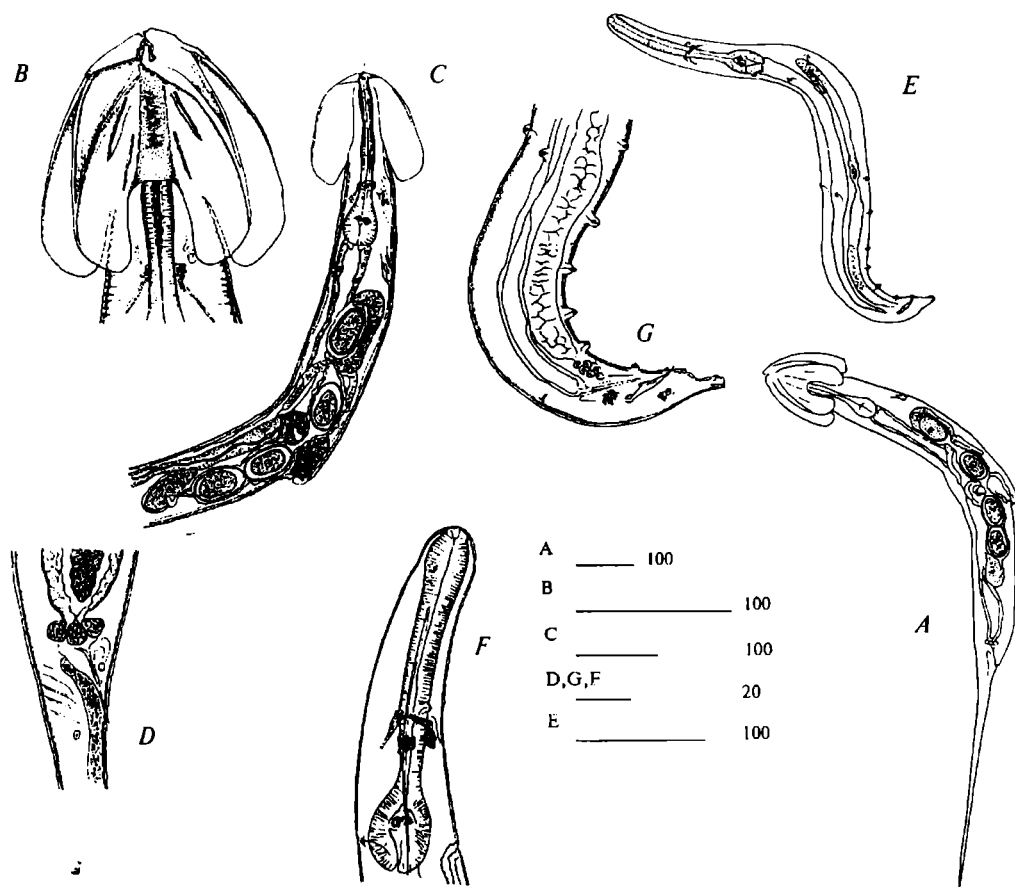


Fig. 5. *Travassosinema mirabile* sp.n.: A — female; B — female, head end; C — female, anterior end; D — female, anal region; E — male; F — male, anterior end; G — male tail. All in lateral view, bars in mkm.

anterior papillae of subventral rows (Fig. 5, G). One pair of small adanal papillae before the cloacal opening, and another pair behind it. Two pairs of small terminal papillae on the terminal tail protrusion.

Female body with cephalic umbraculum — 6 cuticular cephalic wings, approximately 180–200 mkm long. Cuticle with prominent 5–8 mkm wide rings, lateral alae absent. Oesophagus corpus about 20 mkm wide, widened up to 23–25 mkm on the place of junction with the reduced stomatal cavity. Isthmus 15 mkm wide, valvate basal bulb 50 mkm in diameter. Excretory pore in 263–310 mkm from anterior end. Excretory vesicle directed antieriad from the pore. Amphidelphic gonads. Vulva in anterior body half. Eggs with smooth shell, 60–65 x 40–45 mkm. Six cells around the rectum.

Differential diagnosis. *T. mirabile* sp. n. is similar to *T. travassosi* Rao, 1958, *T. dechambrieri* Adamson, 1987, *T. thyropigi* Hunt, 1993 in the absence of lateral alae, but can be distinguished from all these species by the length of cephalic umbraculum alae, from *T. thyropigi* and *T. travassosi* by the female body size and the egg-shell size (Hunt, 1993). It seems, that *T. mirabile* sp. n. is similar to the *T. dechambrieri* also in body shape of females (body contraction posterior to vulva, see Adamson, 1987), but newly described Vietnamese species is characterized by the much narrower body diameter (99 ± 12 vs. 169 ± 36) and shorter oesophagus corpus (120 ± 14 vs. 163 ± 20). Our species is also characterized by the very unusual distribution of papillae over the male body — apart of 6 prominent papillae of subventral rows, also two pairs of subdorsal in body middle, and two pairs of papillae on the oesophagus level of the

body are present. Such distribution distinguishes *T. mirabile* sp. n. from *T. travassosi* Rao, 1958 — only one with males described (Rao, 1958).

Family Mesidionematidae Poinar, 1978 (the family of uncertain systematic position in the order Oxyurida)

Mesidionema sp. (Fig. 4)

Material: Six females with thick-walled eggs: $L = 2468 \pm 298$ (1941—2738); $D = 283 \pm 28.2$ (250—318); $Oes = 142 \pm 16.9$ (118—158); $Cd = 401 \pm 62$ (328—495); $a = 8.8 \pm 1.2$ (7.3—10.4); $b = 17.4 \pm 2.3$ (15.1—21.5); $c = 6.2 \pm 0.9$ (5.4—7.8); $V = 51.3 \pm 1.9$ (49—53)%. 4 females with thin-walled eggs containing juveniles: $L = 2039 \pm 558$ (1208—2388); $D = 232 \pm 26.3$ (195—255); $Oes = 129 \pm 6.7$ (120—135); $Cd = 325 \pm 86$ (200—398); $a = 8.6 \pm 1.7$ (6.2—9.9); $b = 15.7 \pm 3.7$ (10.1—17.7); $c = 6.3 \pm 0.6$ (5.6—6.8); $V = 50.5 \pm 1.9$ (48—52)%.

Description. Spindle-shaped nematodes with spacy pseudocoel. Coarsely annulated cuticle. Region around stoma opening slightly protruding, without annulation, with four submedian bristle-like-papillae directed toward stoma opening, two rounded lateral papillae and four rounded submedian papillae directed posteriorward. Oesophagus with wide anterior part (corpus) and narrowed valveless basal part. Oesophagus lumen with strongly cuticularized lining. Nerve ring encircles posterior part of the oesophagus. Excretory pore in 188—390 mkm from anterior end. Excretory vesicle directed anteriorward from the pore. Didelphic. Up to 8 thick-walled eggs with zygotes in uteri or 1—2 thin-walled eggs with developed juveniles. Thick-walled eggs 130—133x88—98 mkm, thin-walled eggs 225—243 x 90—103. Conical caudal part.

Taxonomical remark. *Mesidionema* sp. females found in Vietnamese earthworms are prominently different from those described by Poinar (1978b) from African earthworms *Eudrilus eugeniae*. Nevertheless, we are postponing the description of these nematodes because of the absence of males, which are crucial for the taxonomy of this group.

Discussion. The representatives of ten species of parasitic nematodes were found in the coelomic cavity and intestinal lumen of *Ph. leucocirca* earthworms. The diversity of oxyuroid nematodes parasitic in host intestinal lumen was surprising. Previously Poinar (1978a) reported single species of *Thelastoma* from the intestinal lumen of African earthworm *Eudrilus eugeniae* and considered this thelastomatid as true parasite of earthworm. Some of the oxyuroid nematodes described above are usually associated with diplopods or insects. So, *Posterovulva* nematodes were reported from scaphisterptid diplopods and scarab larvae, *Travassosinema* and *Aorurus* species — from diplopods only. Diplopods are very common and numerous in the Ba Vi forest, so one can presume, that oxyuroid nematodes found in earthworms, represent nematodes of arthropods occasionally developing in annelids — the result of “horizontal transfer” of parasitic nematodes in ecosystem from one host to another. Normal morphological development of oxyuroid nematodes in earthworms and their ability to produce the eggs indicate that such unusual host is fully supportive for oxyuroid nematode life cycle. In our opinion the presence of oxyuroid nematodes in annelid intestine is a normal phenomenon of their life and could be explained in accordance to the idea of Dale (1970), who postulated specific strategy of oxyuroid nematodes — the association with two and more populations of invertebrate hosts in the same locality.

This work was supported by the RFBR grant 95-04-11503.

Adamson M. L. Anatomical adaptation to haplodiploidy in the oxyuroid (Nematoda) *Desmicola skryabini* sp. n. from a Diplopod in Gaboon // *Ann. Parasitol. Humaine et Comparee*. — 1984. — 59, № 1. — P. 95—99.

- Adamson M. L. Oxyuridan (Nematoda) parasites of *Scaphiostreptus seychellarum* with comments on the families Pulchrocephalidae Kloss, 1959 and Travassosinematidae Rao, 1958 // *Canad. j. Zool.* — 1987. — 65. — P. 2747–2754.
- Dale P. S. Dispersal and phylogeny of some oxyuroid nematodes // *Proc. IX Intern. Nematol. Symp.* — Warszawa, 1970. — P. 334–337.
- Hunt D. J. Two new species of Travassosinema Rao, 1958 (Nematoda: Travassosinematidae) from diplopods in Sulawesi and Papua New Guinea // *Afro-Asian Journ. of Nematol.* — 1993. — 3. — P. 196–200.
- Ivanova E. S. *Thainema pheretimae* sp. n. (Rhabditida; Ungellidae) a parasite of coelomic cavity of Vietnamese earthworm. // *Afro-Asian Journ. of Nematol.* — 1996. — 6, № 1. — P. 29–31.
- Ivanova E. S., Spiridonov S. E. Nematodes from the body cavity of Vietnamese earthworms: parasites of *Pheretima mucronata* and new species of the genus *Perodira* // *Bull. Mosk. o-va ispytatelei prirody. Ser. biol.* — 1987. — 92, № 1. — P. 63–71 (in Russian).
- Ivanova E. S., Kozodoy E. M., Spiridonov S. E. Nematodes from the body cavity of Vietnamese earthworms: *Thainema hawajanae* gen. et sp. nov. (Rhabditida, Ungellidae) // *Bull. Mosk. o-va ispytatelei prirody. Ser. biol.* — 1987. — 92, № 4. — P. 59–63 (in Russian).
- Poinar G. O. Jr. *Thelastoma endoscolicum* sp. n. (Oxyurida: Nematoda) a parasite of earthworms (Oligochaeta: Annelida) // *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* — 1978a. — 45, № 1. — P. 92–96.
- Poinar G. O. Jr. *Mesidionema praecomascutalis* gen. et sp. n.; *Mesidionematidae* fam. n. (Drilonematoidae: Rhabditida), a nematode parasite of earthworms // *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* — 1978b. — 45, № 1. — P. 97–102.
- Rao P. N. Studies on the nematode parasites of insects and other arthropods // *Arquiv. Mus. Nacion. de Rio de Janeiro.* — 1958. — 46. — P. 33–84.
- Spiridonov S. E. Nematodes of the family Ungellidae Chitwood, 1950 from Laotian earthworms // *Russ. Journ. of Nematol.* — 1993. — 1, № 1. — P. 31–40.
- Spiridonov S. E. Four new species and new subspecies of the genus *Homungella* Timm, 1966 (Rhabditida: Drilonematoidae) from Laos and Viet Nam // *Russ. Journ. of Nematol.* — 1994. — 2, № 1. — P. 1–13.
- Timm R. W. Observations on *Synoeconema* (Nematoda, Ungellidae), with a description of two new species // *Pakistan Journ. of Scientific Research.* — 1959. — 11, № 2. — P. 58–62.
- Timm R. W. Nematode parasites of the coelomic cavity of earthworms. IV. *Siconema* new genus (Drilonematoidae: Ungellidae), with a description of 10 new species // *Biologia (Dacca).* — 1966. — 12, № 1. — P. 7–21.
- Timm R. W. Nematode parasites of the coelomic cavity of earthworms. X. A new genus and two new species from New Guinea // *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* — 1971. — 38, № 2. — P. 252–256.
- Timm R. W., Maggenti A. R. Nematode parasites of the coelomic cavity of earthworms. V. *Plutellonema*, *Iponema* and *Filiponema*, new genera (Drilonematidae) // *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* — 1966. — 33, № 2. — P. 177–184.
- Waerebeke D. van. Deux nematodes associes aux larves de cetoine a Madagascar *Posterovalva moramangi* n. g. n. sp. et *Laticorpus diplopodcola* (Dollfus, 1964) n. g. // *Bull. Mus. Nation. d'Hist. Natur.* — 1969. — 41, № 4. — P. 926–939.
- Waerebeke D. van. Complements morphologique sur *Posterovalva moramangi* Van Waerebeke, 1969 et validite comparee des genres *Desmicola* Basir, 1956 et *Posterovalva* Van Waerebeke, 1969 (Oxyuroidea, Nematoda) // *Rev. Nematol.* — 1988. — 11, № 3. — P. 299–302.

ЗАМЕТКА

Нові знахідки дикого kota (*Felis sylvestris* Schr) на Прикарпатті. [New Records of the Wild Cat (*Felis sylvestris* Schr) in the East Carpathian Region]. — Дикий кіт — один з рідкісних видів ссавців територіофауни України, що занесений до національної Червоної книги та Міжнародного європейського Червоного списку. За останні роки нами на території Прикарпаття відмічено 2 знахідки. Залишки однієї особини було знайдено в буковому лісі в с. Микуличин м. Яремча Івано-Франківської області (750 м) зимою 1989 року. Другий самець (?) був вбитий в хліві одного з жителів, де він постійно годувався курьми, в кінці листопада 1996 року в с. Саджавка Надвірнянського району Івано-Франківської області. Місця постійного перебування kota відмічались у закинутій будівлі поряд з заростями вільхи. Проміри добутих особин та їх черепів: вага, кг — 8,6; довжина, см: тіла — 70, хвоста — 30, вуха — ?, ступні — Проміри черепа, мм: канділобазальна — 95,3 та 98,2; найбільша — 100,5 та 104,0; вилична — 72,8 та 76,0; міжочна — 19,9 та 22,7; найбільша висота — та 40,5. — О. І. Киселюк, Р. Д. Косило, Б. В. Тороус (Карпатський національний природний парк).

УДК 595.422

ДВЕ НОВЫЕ ТРИБЫ И ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ РЕВИЗИИ КЛЕЩЕЙ-ФИТОСЕИД ПАЛЕАРКТИКИ (PHYTOSEIIDAE, PARASITIFORMES) С КОНЦЕПЦИЕЙ СИСТЕМЫ СЕМЕЙСТВА

Л. А. Колодочка

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, 252601, Украина

Получено 23 октября 1997

Две новые трибы и основные результаты ревизии клещей-фитосейид Палеарктики (Phytoseiidae, Parasitiformes) с концепцией системы семейства. Колодочка Л. А. — Установлены две новые трибы клещей-фитосейид: Kampimodromini Kolodochka trib. n. и Anthoseiini Kolodochka, trib. n. на основе авторской концепции системы семейства. В сжатом виде изложены результаты ревизии фитосейид Палеарктики, которая в отличие от ранее известных выполнена с последовательным применением хетологического анализа при установлении границ рецентных таксонов различного ранга. В основу такого подхода положен приоритет однотипности топографии щетинок с учетом их гомологии у членов одного таксона. В качестве критерия естественности родового таксона взято хорошо известное положение (Майр, 1971) о том, что виды одного рода происходят от одного предкового вида и поэтому осуществляют взаимодействие с внешней средой на близкородственной генетической основе. Это обуславливает значительное сходство в особенностях экологических адаптаций видов, которые этот род образуют, что в большинстве случаев находит отражение в сходстве специализаций их морфологических черт и служит надежным критерием естественности родового таксона.

К л ю ч е в ы е с л о в а : клещи-фитосейиды, Палеарктика, ревизия, трибы.

Two New Tribes and The Main Results of A Revision of Palearctic Phytoseiid Mites (Parasitiformes, Phytoseiidae) with The Family System Concept. Kolodochka L. A. — The principal results of the revision of palearctic phytoseiids are given. Two new tribes of phytoseiid mites, Kampimodromini Kolodochka trib. n. and Anthoseiini Kolodochka trib. n., are established on a base of the family concept proposed by author. The family concept is built with successive application of the chaetological analysis. Prioritet is given back to the presence of setal topography of the same type together with calculation of the setal gomology in all members of the taxon. As a criterion of a naturality of genus taxon is taken the good known thesis (Майр, 1971) about that members of some genus descended from one ancestor and therefore relationships of these species with environment result from their relatively genetic base. This situation causes the considerable resemblance in the character of ecological adaptations in members belong to this genus and in most cases took reflection in similarity of specialisations of their morphological characters that it serves as a safe crriterion of the naturality of the genus taxon.

К е y w o r d s : phytoseiid mites, Palearctic Region, revision, tribes.

Клещи семейства Phytoseiidae хорошо известны как один из основных факторов естественной регуляции численности растительноядных клещей и мелких насекомых в природных и искусственных ценозах. Будучи широко распространенной и весьма разнообразной в экоморфологическом отношении группой наземных членистоногих, эти клещи представляют большой интерес и в теоретическом аспекте, привлекая внимание специалистов различного профиля.

Отраженные в литературе результаты исследований фауны и систематики фитосейид, выполненные на материале из Палеарктики, содержат видовые списки региональных фаун, описания новых видов, предложения по усовершенствованию надвидовой таксономии, ревизии некоторых родов или других отдельных более или менее крупных частей системы семейства с определительными таблицами таксонов (как правило, в объеме мировой фауны). Известны лишь две крупные, к сожалению, в целом давно устаревшие публикации, которые освещают вопросы фауистики и систематики фитосейид собственно Палеарктики — каталог палеарктических видов семейства (Ehara, 1966), где учтено 92 известных в то время вида, и ревизия палеарктических видов рода *Amblyseius* Berlese (Athias-Henriot, 1966) с описаниями и рисунками 80 видов, из которых 10 были новыми.

За последующие после выхода указанных публикаций 30 лет система фитосейид претерпевала неоднократные изменения, но так и не приобрела устойчивости. И причиной этого является не только бурное развитие фауистики и систематики группы.

Значительный дестабилизирующий эффект оказывают расхождения в трактовке "старых" видов поздними авторами, которые за неимением возможности исследовать типовой материал или по иным причинам обращались (и обращаются) к не всегда достаточно точным (порой ошибочным) рисункам или неполным первоописаниям таксонов. Сказываются также известные затруднения в информационном общении. В итоге накопилось заметное количество повторных описаний уже известных видов. Такие формы, предлагаемые в качестве новых видов, могут отличаться в мелких деталях от описанных ранее, что нередко имеет материальную основу вследствие различий популяционных либо географических, а не вследствие принадлежности их к действительно иному таксону, что подтверждается иногда обнаружением клинальной изменчивости при исследовании достаточных по размеру выборок спорных форм из различных мест ареала. Иногда за представителей новых видов принимаются особи с тератозами, повторное обнаружение которых маловероятно, скорее невозможно. Это способствует созданию иллюзии многочисленности видов при ограниченном числе родов в семействе и мало соответствует реальности. Параллельно происходит интенсивное обнаружение и описание близкородственных видов, которые по мере накопления прецедентов естественным образом формируют группы в рамках некоторых родов.

Ситуация, сложившаяся в таксономии фитосейид в результате этих процессов, вызвала к жизни серию исследований, нередко проводимых параллельно и независимо различными авторами и порой содержащих полярные трактовки и выводы на одном и том же материале. В качестве примера из всего многообразия опубликованных в последние десятилетия работ, затрагивающих таксоны палеарктической фауны, здесь приведены лишь некоторые крупные ревизии родовых таксонов и ряд публикаций с предложениями по усовершенствованию системы семейства: Вайнштейн (1970, 1973 а, б; 1976); Колодочка (1993 {1995}, 1994 {1995}, 1994 {1996}); Chant, McMurtry (1994); Chant, Yoshida-Chaul (1982–1984; 1986, 1987, 1992); Denmark (1982, 1992); Denmark, Kolodochka (1990, 1993); Denmark, Rather (1984); Karg (1971, 1976, 1982, 1983); Kolodochka, Denmark (1993 {1995}); Ragusa, AthiasHenriot (1983).

Опубликование определителя клещей-фитосейид (Бегляров, 1981), который подвел итоги изучения видового состава клещей семейства на значительной части территории Палеарктики, к сожалению, не прояснило ситуации в целом. Хотя определитель содержал конструктивное критическое обсуждение некоторых таксономических вопросов и описания нескольких новых видов и в целом отразил взгляды его автора на систему, он представил собой в основном компилятивный обзор.

Заметным событием в истории изучения семейства явился выход "Каталога фитосейид мира" (Moraes et al., 1986). Идея его создания была своевременной, хотя уже в момент выхода он оказался недостаточно полным из-за невозможности учета всех последних публикаций, что для групп, систематика которых бурно развивается, совершенно естественно.

Планомерное изучение видового состава и экологических особенностей фитосейид начато автором в 1979 г. на территории Украины. Со временем оно было распространено на другие регионы Палеарктики. В результате исследований установлены новые таксоны родового и подродового ранга, описано 43 новых вида для науки (табл. 1). По моим подсчетам, по состоянию на 1.01.1994 г. в фауне Палеарктики известно 440 видов фитосейид (за вычетом синонимов).

Таблица 1. Новые виды клещей-фитосейид, описанные из Палеарктики в ходе настоящего исследования

Table 1. New species of phytoseiid mites that were described from Palearctic Region in the investigation

<i>Amblyseius fragilis</i> Kolodochka et Bondarenko, 1993	<i>Paragigagnathus molestus</i> (Kolodochka, 1989 a)
<i>A. jailensis</i> Kolodochka, 1981 a	<i>Amblydromella</i> (s. str.) <i>akihereca</i> (Kolodochka, 1979 b)
<i>A. proximus</i> Kolodochka, 1991	<i>A.</i> (s. str.) <i>betulae</i> (Kolodochka, 1992 b)
<i>A. sparsus</i> Kolodochka, 1990	<i>A.</i> (s. str.) <i>halinae</i> (Wainstein et Kolodochka, 1974)
<i>Neoseiulus alidis</i> (Kolodochka, 1989 b)	<i>A.</i> (s. str.) <i>pontica</i> (Kolodochka, 1992 b)
<i>N. argillaceus</i> (Kolodochka et Bondarenko, 1993)	<i>A.</i> (s. str.) <i>salviae</i> (Kolodochka, 1979 b)
<i>N. certus</i> (Kolodochka, 1990)	<i>A.</i> (s. str.) <i>spiralis</i> (Wainstein et Kolodochka, 1974)
<i>N. conterminus</i> (Kolodochka, 1990)	<i>A.</i> (s. str.) <i>tamaricis</i> (Kolodochka, 1982)
<i>N. dissipatus</i> (Kolodochka, 1991)	<i>A.</i> (<i>Litoseius</i>) <i>spectata</i> (Kolodochka, 1992 a)
<i>N. extricatus</i> (Kolodochka, 1991)	<i>Anthoseius</i> (s. str.) <i>juniperi</i> Kolodochka, 1982
<i>N. kodryensis</i> (Kolodochka, 1980 b)	<i>Dubininellus turiacus</i> (Wainstein et Kolodochka, 1976)
<i>N. perspectus</i> (Kolodochka, 1992 a)	<i>Kuzinellus additionalis</i> Kolodochka, 1993
<i>N. plantagenis</i> (Kolodochka, 1981 b)	<i>Paraseiulus inobservatus</i> Kolodochka, 1983
<i>N. provectus</i> (Kolodochka, 1991)	<i>P. insignis</i> Kolodochka, 1983
<i>N. riparius</i> (Kolodochka, 1991)	<i>P. intermixtus</i> Kolodochka, 1983
<i>N. turangae</i> (Kolodochka, 1982)	<i>P. porosus</i> Kolodochka, 1980 a
<i>Chelaseius</i> (Pontoseius) <i>valliculosus</i> Kolodochka, 1987	<i>Seiulus peculiaris</i> Kolodochka, 1980 b
<i>Euseius ghilarovi</i> Kolodochka, 1988 b	<i>Typhloctonus runiacus</i> Kolodochka, 1980 a
<i>E. kirghizicus</i> (Kolodochka, 1979 b)	<i>Typhlodromus accessorius</i> Kolodochka, 1993
<i>E. ucrainicus</i> (Kolodochka, 1979 b)	<i>T. klimenkoi</i> Kolodochka, 1980 a
<i>Eharius kostini</i> (Kolodochka, 1979 a)	<i>Vittoseius povtari</i> Kolodochka, 1988 a
<i>E. kuznetzovi</i> (Kolodochka, 1979 a)	

К сожалению, отсутствие единых взглядов на принципы построения системы группы на родовом и более высоких уровнях до сих пор затрудняет принятие общепризнанной системы семейства, что отрицательно сказывается на эффективности разноплановых исследований этой группы клещей. В связи с этим ощущается настоятельная необходимость придания четкости системе этого довольно обширного в Палеарктике семейства. Результаты работы автора в этом направлении изложены ниже.

Краткое изложение концепции системы семейства. В основу концепции положены следующие общие соображения. При построении системы семейства Phytoseiidae в качестве источника генеральных таксономических признаков традиционно используется количество и топография щетинок на идиосоме. Этот признак (точнее, совокупность признаков, поскольку наличие или отсутствие любой пары щетинок, их взаимное расположение, размеры и т. п. сами по себе являются отдельными признаками) не несет непосредственного отпечатка функциональности. Этим можно объяснить надежность хетологического анализа и успешность его применения в таксономии членистоногих.

Формирование в онтогенезе щетинок любого строения как наружных структур, связанных с органами чувств, неизбежно коррелирует с формированием рецепторных окончаний и проводящих путей нервной системы клещей, что должно контролироваться устойчивым генным комплексом. Появление или исчезновение пары щетинок, таким образом, должно быть обусловлено заметной перестройкой конфигурации сети нервных окончаний, что является отражением изменений в комплексе генов, закрепленных в эволюции группы. Опираясь на эти соображения и учитывая гипотрихичность хетома фитосейид, следует отнести количественные изменения хетома к признакам с большим таксономическим весом, проявление которых обеспечено стабильностью генома (Майр, 1971) как "конечный результат сложных процессов, происходящих в организме" (Заренков, 1976). Именно поэтому появление (или напротив, выпадение) в онтогенезе у представителей некоторой группы клещей даже одной пары щетинок, которая отсутствует (или имеется) у другой группы, а тем более сразу нескольких пар, отражает, на мой взгляд, наличие достаточно большой таксономической дистанции между ними.

В разработанных ранее системах семейства, которые в общем основаны на хетологическом анализе, нередко не выдерживалась последовательность в его применении, и формирование таксонов в таких случаях производилось на основе иных морфологических признаков, избранных иногда весьма произвольно. На уровне родов это особенно заметно. Условия формирования и реализации ключевых признаков, как правило, не рассматривались.

Использование при таксономических действиях с таксонами родового и/или более высокого ранга признака, который испытывает давление функции и является продуктом узкой трофической адаптации, как правило, не выдерживает проверки временем. Таксон, установленный на основании такого признака, чаще всего единственного (если нескольких, то как правило, коррелятивно связанных), рано или поздно приходится признавать искусственным, так как со временем становятся известными формы, заполняющие hiatus между таким таксоном и основным массивом форм группы, к которой естественным образом должны принадлежать члены искусственно созданного таксона.

Примером такой ситуации может служить объединение монотипических родов *Gigagnathus* Chant и *Paragigagnathus* Grinberg et Amitai в составе подсемейства *Gigagnathinae* Wainstein (или трибы *Gigagnathini sensu* Karg) (Вайнштейн, 1973 а; Karg, 1983) на основании единственного признака — наличия у них необычно удлиненных ротовых органов (гнатобазы, педипальп, хелицер — далее для краткости "гнатосомы"). Анализ показывает, что остальные особенности строения представителей этих таксонов не подтверждают их родства.

Главным образом это касается хетомата идиосомы, который признанно служит наиболее весомым признаком для установления степени родства форм. Наборы дорсальных щетинок родов *Gigagnathus* (хетомная формула: 6D, 5AL, 2AM, 1ML, 1PL, 2PM) и *Paragigagnathus* (6D, 3AL, 2AM, ML, 3PL, 2PM) резко различаются. В то же время идентичность формул дорсального хетомата клещей рода *Paragigagnathus* и родов трибы *Amblyseiini* Muma подсемейства *Amblyseiinae* (*Amblyseius* s. str., *Chelaseius*, *Neoseiulus* и др.) надежно указывает на общность их происхождения и является веским доводом в пользу перемещения рода *Paragigagnathus* в состав подсемейства *Amblyseiinae*. Выполненное таксономическое действие (Колодочка, 1994 {1995}, 1994 {1996}) призвано зафиксировать естественное родство таксонов *Amblyseiinae*, многообразных экологически и морфологически, но единообразных по ведущему признаку — хетому дорсальной и вентральной поверхности идиосомы.

Сходство строения гнатосом клещей, мнимо указывающее на родство *Gigagnathus* и *Paragigagnathus*, в действительности является ярким примером параллелизма в эволюционном приспособлении этой важной морфологической структуры к особому способу добывания пищи, очевидно весьма своеобразному, глубоко специализованному и поэтому редко реализуемому в семействе.

Предлагаемая концепция системы семейства отличается от ранее известных применением при ее разработке единообразного подхода к установке границ рецентных таксонов различного ранга. В основу такого подхода также положен хетологический анализ, но с приоритетом наличия однотипности топографии хетомата у членов одного таксона с учетом гомологии одноименных щетинок. Необходимость такой процедуры при анализе особенностей строения хетомата убедительно показана предшественниками (Rowell, Chant, 1979; Yoshida-Shaul, Chant, 1983) и полностью мной разделяется. Учет гомологичности одноименных щетинок должен приводить к адекватному отражению родства форм в составе высших таксонов, обособляемых на основе критерия хетологического сходства. В предлагаемой концепции пересмотрено также таксономическое значение традиционных признаков, использованы новые признаки, позволяющие повысить надежность таксономического анализа.

В предлагаемой системе сохранены ранее известные подсемейства, установленные на основе использования традиционных признаков — количества дорсальных щетинок в ряду AL, которых у палеарктических фитосейид насчитывается от 3 до 5 пар (рис. 1). Как было показано Чэнтом (Chant, 1957с), число антеролатеральных щетинок в онтогенезе амблисейин не изменяется при переходе из одной фазы в другую, тогда как при преимагинальном развитии клещей подсемейства *Phytoseiinae* у протонимфы появляется пара щетинок AL2, а у дейто-

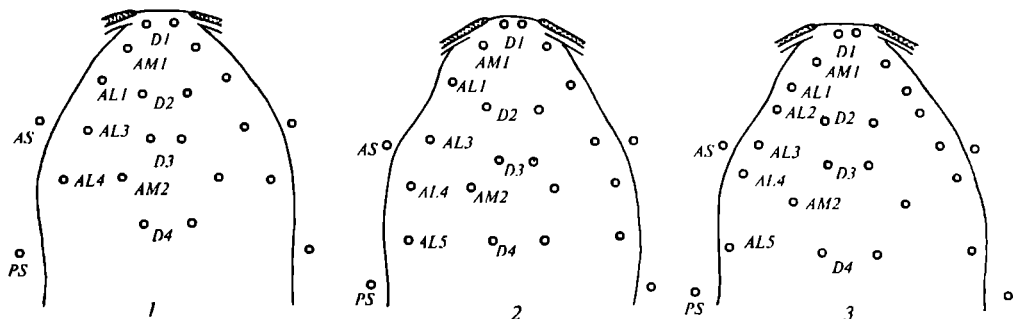


Рис. 1. Схема топографии щетинок передней части дорсального щита палеарктических фитосейид подсемейств *Amblyseiinae* (1), *Cydnodromellinae* (2), *Phytoseiinae* (3).

Fig. 1. Schemes of setal topography on front part of dorsal shield in three subfamilies of palearctic phytoseiids — *Amblyseiinae* (1), *Cydnodromellinae* (2), *Phytoseiinae* (3).

нимфы добавляется еще пара AL5.

Исходя из изложенных выше соображений, считаю обоснованной значимость этих различий между таксонами высокого ранга, а признание в составе семейства Phytoseiidae фауны Палеарктики трех хорошо очерченных крупных подсемейств — Amblyseiinae, Phytoseiinae и Cydnodromellinae — полностью оправданным.

Критерием естественности родового таксона избрано известное положение о том, что виды одного рода происходят от одного предкового вида и по этой причине осуществляют взаимодействие со средой на близкородственной генетической основе. Возникающие виды осваивали сходные адаптивные ниши, которые в совокупности составляют более широкую, чем каждая из них, адаптивную нишу рода. Это обстоятельство обуславливает значительное сходство в особенностях адаптаций и экологических предпочтениях составляющих род видов, что в большинстве случаев нашло отражение в сходной специализации их морфологических черт и служит надежным критерием естественности родового таксона (Майр, 1971).

Роды, родство которых, согласно принятой концепции, подтверждается единым планом строения хетом дорсума (табл. 3), объединены в трибы. В спорных случаях привлечены результаты исследований ранних авторов по выявлению гомологичности некоторых щетинок или ее отрицанию у традиционно сближаемых таксонов родового уровня (Yoshida-Shaul, Chant, 1983).

При дифференцировке родов для оценки степени их родства кроме главного критерия — единого плана строения хетом дорсума — введен также критерий однотипности хетом опистосомальной части вентральной стороны идиосомы (количество щетинок, наличие или отсутствие некоторых пар), изредка — критерии однотипности топографии отдельных щетинок, характера и степени склеротизации покровов, особенностей скульптировки дорсального щита.

В рамках предлагаемой концепции некоторые признаки, ранее используемые различными авторами для родовой дифференциации в качестве основных, могут применяться лишь в качестве вспомогательных: форма и пропорции стернального щита, количество макрохет на ногах, число зубцов на неподвижном пальце хелицеры, количество дорсальных пор (соленостомов) (использован как родовой признак для *Neoseiulus* sensu Ragusa et Athias-Henriot, 1983), пропорции гнатосомы и ее частей (гнатобазы, хелицер, педипальп) (использован для установления *Gigagnathus* Chant, 1965). Гораздо надежнее для идентификации родов оказываются число, топография и относительные размеры щетинок дорсума, число и топография опистосомальных щетинок. То есть, в подавляющем большинстве случаев вполне достаточно применения классических приемов хетологического анализа (Захваткин, 1952).

Здесь уместно пояснить наличие мнимой непоследовательности в применении перечисленных критериев при дифференцировке родов, когда особенности строения хелицер (по предлагаемой концепции — подродовой признак) были использованы при признании рода *Chelaseius* Muma et Denmark, 1968. В настоящей работе этот таксон сохранен по следующим соображениям. В данном случае выбор признака (наличие гипертрофированных хелицер) обусловлен его уникальностью не только среди клещей подсемейства Amblyseiinae, но и семейства в целом. Отсутствие иных надежных признаков у видов рода *Chelaseius* обусловило использование признака, явно испытывающего давление функции. Массивные хелицеры, развившиеся в эволюции группы родственных видов на сходной генетической основе как экологическая адаптация, приобрели значение морфологического маркера, что оправдывает использование такого признака в качестве основного при родовой дифференциации. При этом, палеарктический монотипический подрод *Pontoseius* Kolodochka et Denmark (Denmark, Kolodochka, 1990) также был установлен на основании заметных отличий в строении хелицер от видов номинального подрода, имеющих неарктико-неотропическое распространение.

Внутри некоторых родов установлены подроды в случаях, когда вес используемого признака или совокупности признаков, на мой взгляд, заметно больше веса группового признака, объединяющего виды (в родах, где есть такие группы), но не достигает веса признака, на основе которого следовало бы установить род. При этом использованы следующие признаки: место расположения сублатеральных щетинок AS и PS (на дорсальном щите либо вне его), строение дорсальных щетинок и их относительные размеры, строение некоторых наружных органов (частей ротового аппарата или всего комплекса ротовых органов, ходильных конечностей и т. п.).

Наряду с построением системы, которая бы наиболее адекватно отражала естественные таксономические отношения животных и в силу этого была максимально прогностичной (т.н. "естественная система"), целью зоологической систематики является сохранение стабильности номенклатуры и, соответственно, системы (ICZN, 1985). При выполнении настоящей ревизии я неукоснительно придерживался этого положения Кодекса, внося изменения в систему семейства лишь тогда и только в тех случаях, когда это диктовалось логикой полученных результатов. В силу этого, внесенные предложения почти не затрагивают статуса таксонов родового уровня. Однако, реализуя предложенную концепцию на базе новых данных, в ряде случаев пришлось кардинально пересмотреть привычные взгляды на надродовые таксоны, взаимоотношения родов, внутриродовую и межвидовую дифференцировку, зафиксировать родство ряда таксонов, ранее не считавшихся родственными, выполнив необходимые таксономические действия.

В свете принципов изложенной концепции система фитосейид Палеарктики представляется следующей (табл. 2).

Таблица 2. Система семейства Phytoseiidae Палеарктики

Table 2. The system of the family Phytoseiidae of Palearctic Region

Семейство Phytoseiidae Berlese, 1916	Подсемейство Phytoseiinae Berlese, 1916
Подсемейство Amblyseinae Muma, 1961	Триба Phytoseiini Berlese, 1916
Триба Amblyseiini Muma, 1961	Род <i>Phytoseius</i> Ribaga, 1902
Род <i>Amblyseius</i> Berlese, 1914	Род <i>Dubininellus</i> Wainstein, 1959
Род <i>Amblyseiulus</i> Muma, 1961	Триба Typhlodromini Karg, 1961
Род <i>Chelaseius</i> Muma et Denmark, 1968	Род <i>Typhlodromus</i> Sheuten, 1857
Подрод <i>Chelaseius</i> s. str.	Род <i>Wainsteinius</i> Arutunjan, 1969
Подрод <i>Pontoseius</i> Kolodochka et Denmark, in Denmark, Kolodochka, 1990	Триба Seiulini Wainstein, 1973
Род <i>Neoseiulus</i> Hughes, 1948	Род <i>Seiulus</i> Berlese, 1887
Род <i>Euseius</i> Wainstein, 1962	Род <i>Typhloctonus</i> Muma, 1961
Род <i>Iphiseius</i> Berlese, 1916	Подрод <i>Typhloctonus</i> s. str.
Род <i>Paragigagnathus</i> Amitai et Grinberg, 1971	Подрод <i>Pegodromus</i> Athias-Henriot et Fauvel, 1981 stat. n.
Род <i>Phytodromus</i> Muma, 1961	Триба Paraseiulini Wainstein, 1976
Триба Kampimodromini Kolodochka, trib. n.	Род <i>Paraseiulus</i> Muma, 1961
Род <i>Kampimodromus</i> Nesbitt, 1951	Род <i>Bawus</i> Merwe, 1968 stat. n.
Род <i>Okiseius</i> Ehara, 1967	Род <i>Kuzinellus</i> Wainstein, 1976
Подрод <i>Okiseius</i> s. str.	Триба Anthoseiini Kolodochka, trib. n.
Подрод <i>Kampimodromellus</i> Kolodochka et Denmark, 1996	Род <i>Anthoseius</i> De Leon, 1959
Род <i>Eharius</i> Tuttle & Muma, 1973	Подрод <i>Anthoseius</i> s. str.
Подрод <i>Eharius</i> s. str.	Подрод <i>Clavidromus</i> Muma, 1961 stat. n.
Подрод <i>Zavicus</i> Arutunjan, 1973	Подрод <i>Mumaseius</i> De Leon, 1965 stat. n.
Род <i>Indoseiulus</i> Ehara, 1982	Род <i>Amblydromella</i> Muma, 1961
Роды вне триб	Подрод <i>Amblydromella</i> s. str.
Род <i>Amblyseiella</i> Muma, 1955	Подрод <i>Aphanoseius</i> Wainstein, 1972 comb. n.
Род <i>Phytoseiulus</i> Evans, 1952	Подрод <i>Litoseius</i> Kolodochka, 1992 comb. n.
Род <i>Carinoseius</i> Wainstein, 1980	Подрод <i>Orientiseius</i> Muma et Denmark, 1968 stat. n.
Род <i>Typhloseiella</i> Muma, 1961	Род <i>Vittoseius</i> Kolodochka, 1988
Род <i>Amblyseiulella</i> Muma, 1961	Роды вне триб
Подсемейство Cydnodromellinae Chant et Yoshida-Shaul, 1986	Род <i>Galendromus</i> Muma, 1961
Род <i>Cydnoseius</i> Muma, 1967	Род <i>Typhlodromina</i> Muma, 1961

Т а б л и ц а 3. Хетотаксия дорсума клещей семейства Phytoseiidae Палеарктики Table 3. Dorsal chaetotaxy of mites of the family Phytoseiidae of the palearctic fauna

[illegible]

Семейство Phytoseiidae Berlese

Phytoseiini Berlese, 1916: 33 (part.); Phytoseiinae Berlese, Vitzthum, 1941: 768 (part.); Phytoseiidae Berlese, Baker et Wharton, 1952: 87 (part.); Phytoseiidae Berlese, Evans, 1957: 223; Typhlodromidae Karg, 1960: 441; Typhlodromus Scheuten, Hirschmann, 1962: 30.

Типовой род: *Phytoseius* Ribaga, 1902.

Характеристика. Сравнительно небольшие (длина тела до 0,6 мм) свободноживущие клещи гамазоидного облика, преимущественно населяющие наземные части высших растений; часть видов заселяет почву, подстилку, растительный детрит, норы и гнезда мелких млекопитающих и птиц и т. п. местообитания. Покровы склеротизованы в различной степени — от почти прозрачных и бесцветных до плотных интенсивно окрашенных в различные оттенки коричневого цвета (от светло-охристого до темно-коричневого). Дорсальный щит палеарктических видов цельный (у неарктического подсемейства Macrosetiinae Chant, Denmark, Baker разделен на 2 крупных фрагмента — подосомальный и опистосомальный), с гладкой поверхностью либо с частичной или сплошной скульптировкой в виде светлых линий, которые образуют сетчатый, чешуйчатый и т. д. рисунок, либо в виде бугорков, имеющих различную степень выраженности. Дорсальная сторона идиосомы несет до 23 пар щетинок, размещающихся в нескольких продольных рядах (включая сублатеральные AS и PS, которые могут располагаться на дорсальном щите или вне его на интерскутальной мембране).

На вентральной стороне идиосомы самки находятся непарные стернальный, генитальный и вентроанальный щиты с гладкой или нередко скульптированной в большей или меньшей мере поверхностью, а также парные метастеральные, параподальные щитки и мелкие округлые пластинки с порами. Латерально на идиосоме расположены парные перитремальные щиты, обычно срастающиеся с фронтальным краем дорсального щита и с экзоподальными щитками у IV пары ног (у видов родов *Indoseiulus* Ehara и *Macmurtryseius* Kolodochka et Denmark перитремальные щиты фронтально не слиты с дорсальным щитом). Вентральная поверхность идиосомы несет до 13 пар щетинок и непарную постанальную щетинку. На стермальном щите до 3-х пар щетинок. Генитальный щит несет 1 пару щетинок. Вентроанальный щит палеарктических видов несет до 4-х пар щетинок, как правило хорошо развит, реже редуцирован в той или иной степени (очень редко — до размеров небольшого анального фрагмента), цельный (крайне редко разделен на вентральный и анальный фрагменты), его края в подавляющем большинстве случаев отчетливо очерчены; изредка вследствие очень слабой склеротизации, четкость границ щита теряется и щит сливается с окружающей мембраной, отличаясь от нее лишь гладкой поверхностью.

Гнатосома и ротовые придатки, как правило, пропорциональны размерам идиосомы, но в ряде случаев гипертрофированы. Вильчатая щетинка на педипальпах двураздельная. Хелицеры с хорошо развитыми пальцами клешней, число зубцов на пальцах хелицер видоспецифично и колеблется в пределах 0–3 на подвижном пальце (Dm) до 1–14 на неподвижном пальце (Df). Перитремы имеют вид желобков или трубок с продольной прорезью, внутренняя поверхность которых изредка гладкая, чаще покрыта хетоидами (пальцевидными выростами тончайшей кутикулы), в ряде таксонов модифицированными слиянием в гребни (крысы) различной ориентации и формы. Размеры и строение перитрем нередко видоспецифичны. Особые структурные образования половой системы — сперматеки — располагаются внутри тела в области, прилегающей к коксам III и IV пары ног, и, имея разнообразное, иногда сложное, строение,

служат источником надежных признаков. Ноги с коготками на лапках, часто с более или менее развитыми макрохетами или без них.

Самцы внешне подобны самкам, но мельче их. Хетом дорсума имеет топографию щетинок в целом подобную таковой у самок того же вида, но щетинки AS и PS, как правило, размещены на дорсальном щите. У самцов некоторых видов число дорсальных щетинок уменьшено за счет отсутствия пары щетинок (например, AM3 у некоторых видов *Paraseiulus*). Вентральная сторона тела покрыта двумя щитами — генитостернальным с 5 парами щетинок и вентроанальным с 4–7 парами щетинок (без учета непарной постанальной). Хетом вентральной стороны идиосомы самцов редуцирован по сравнению с таковым самок. Изменениям подвергается число щетинок на опистовентральной поверхности тела. На Dm хелицер самцов имеется половой придаток — сперматодактиль, изредка очень сложного строения, чаще в целом Г-образной или Т-образной формы, реже более или менее прямой, слабо изогнутый, с помощью которого осуществляется перенос семенной жидкости в проводящие пути половой системы самки.

Диагноз. Клещи семейства отличаются от представителей других близких таксонов гипотрихией хетомы идиосомы и конечностей, двураздельной вильчатой щетинкой на педипальпах, наличием склеротизованных сперматек, развитых пальцев хелицер, вентральным расположением анального отверстия.

Объем таксона и распространение. В составе подсемейства в мировой фауне насчитывается более 1600 видов (Chant, 1993), из которых в Палеарктике известно 440 видов.

Таблица для определения подсемейств семейства Phytoseiidae фауны Палеарктики

Key to the subfamilies of phytoseiid mites of palearctic region

- | | | |
|--------|--|------------------|
| 1 (2). | Дорсальный щит несет 3 пары щетинок в ряду | AL Amblyseiinae |
| 2 (1). | В ряду AL более трех пар щетинок | 3 |
| 3 (4). | Щетинок AL 4 пары | Cydnodromellinae |
| 4 (3). | Щетинок AL 5 пар | Phytoseiinae |

Триба Kampimodromini Kolodochka, trib. n.

Характеристика. На дорсальном щите 15–16 пар щетинок. Хетомная формула дорсальной стороны идиосомы клещей трибы (рис. 2, 1): 5–6D (D1–D6 или щетинка D5 отсутствует — род *Okiseius*), 3AL (AL1, AL3, AL4), 2AM (AM1, AM2), 1ML (ML), 2PL (PL1, PL3), 2PM (PM2, PM3), AS, PS. Щетинки AS всегда на мембране вне дорсального щита; щетинки PS — на мембране или (у видов подрода *Kampimodromellus* рода *Okiseius*) — на дорсальном щите. Вентральная сторона опистосомы несет 8 пар парных и 1 непарную щетинку (рис. 2, 2): PrA1, PrA2, V2, AdA, PsA (непарная) — на вентроанальном щите (щетинки PrA1, V2 иногда оказываются на мембране из-за редукции передней части вентроанального щита у видов рода *Eharius*), V1, MV1, MV2, PV — на мембране (у всех видов рода *Eharius* отсутствуют MV1, у некоторых видов того же рода дополнительно отсутствуют MV2). Щетинки V3 не развиты всегда. На ногах макрохеты есть или их нет. Гнатосома чаще пропорциональна размерам тела либо некоторые ее части (хелицеры) сильно удлиннены (у видов номинативного подрода рода *Eharius*). У ряда видов развита редкая для клещей семейства структура — гнатобрахиум (род *Eharius*).

Диагноз. Отсутствие щетинок PL2 при наличии двух других пар в ряду PL служит основным диагностическим признаком родов трибы и обособляет ее в подсемействе.

Объем трибы и распространение. В новую трибу включены 4 рода, представители которых найдены в пределах Палеарктики.

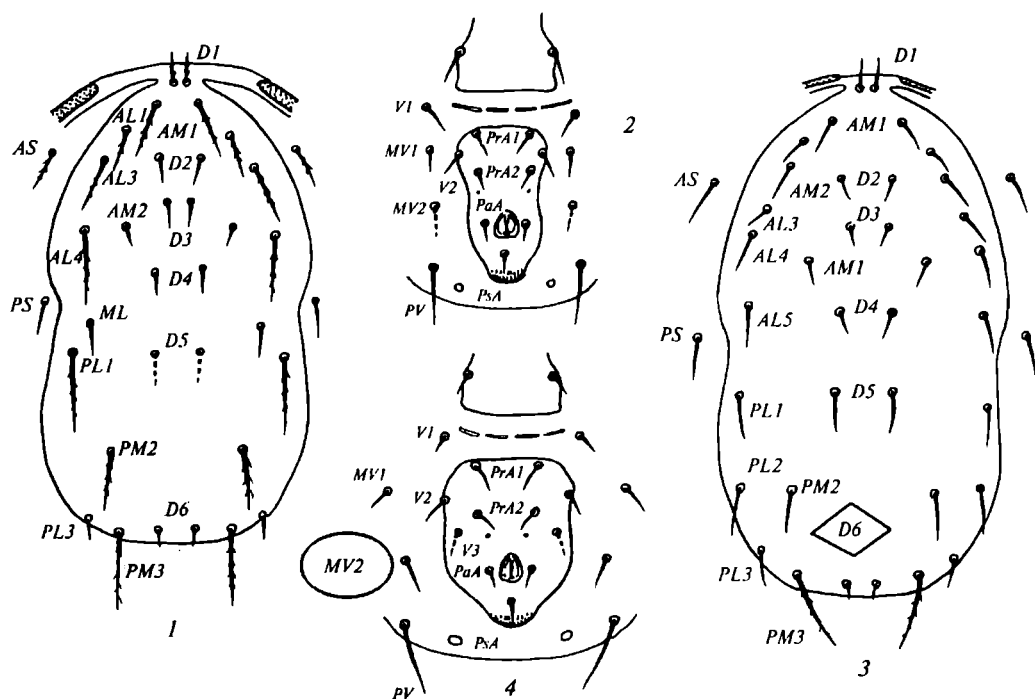


Рис. 2. Номенклатура хетома дорсальной (1, 3) и опистосомальной части вентральной (2, 4) сторон тела клещей триб *Kampimodromini* trib. n. (1, 2) и *Anthoseiini* trib. n. (3, 4). Штрихом обозначены щетинки, которые имеются не у всех родов трибы.

Fig. 2. Setae nomenclature for dorsal (1, 3) and opisthosomal parts of ventral (2, 4) body sides of mites in tribes *Kampimodromini* trib. n. (1, 2) and *Anthoseiini* trib. n. (3, 4). Only some genera of one triba have setae which are shown by touch.

З а м е ч а н и е . Вследствие неравномерности распределения по подобластям Палеарктики представителей родов трибы, данные о распространении приведены при обсуждении каждого рода.

Таблица для определения палеарктических родов трибы *Kampimodromini* Kolodochka, trib. n.
Key to the Palearctic genera of tribe *Kampimodromini* Kolodochka, trib. n.

- | | | |
|--------|--|------------------------------|
| 1 (6). | Щетинки D5 имеются на дорсальном щите | 2 |
| 2 (3). | Все дорсальные щетинки гладкие (включая PM) | <i>Indoseiulus</i> Ehara |
| 3 (2). | По крайней мере некоторые дорсальные щетинки зазубренные | 4 |
| 4 (3). | Опистовентральные щетинки MV1 имеются | <i>Kampimodromus</i> Nesbitt |
| 5 (4). | Щетинок MV1 нет | <i>Eharius</i> Tuttle & Muma |
| 6 (1). | Щетинок D5 нет | <i>Okiseius</i> Ehara |

Триба *Anthoseiini* Kolodochka, trib. n.

Характеристика. Хетомная формула дорсальной стороны идиосомы клещей родов трибы (рис. 2, 3): 6D (D1-D6), 5AL (AL1-AL5), 2AM (AM1, AM2), 0ML, 3PL (PL1-PL3), 2PM (PM2, PM3), AS, PS. Щетинки AS и PS, как правило, размещены на мембране. Опистосомальная часть дорсального щита может быть обрамлена полосой видоизмененной интерскульной мембраны, тонкая исчерченность которой в прилегающей к щиту части приобретает вид узких полосок склеротизованной кутикулы, чередующихся с нитевидными просветами не охваченной склеротизацией мембраны (род *Vittoseius*). Перитремы могут быть длинными или короткими, с хетоидами или крестом (срединный гребень). Вентральная сторона опистосомы с 8-9 парами щетинок и 1 непарной щетинкой

(рис. 2, 4): PrA1, PrA2, V2, (V3), PaA, PsA (непарная) — на вентроанальном щите, V1, MVI, MV2, PV — на мембране. Щетинки V3 отсутствуют у видов рода *Anthoseius*. Щетинки V2 и PrA1 (род *Vittoseius*) или только PrA1 (некоторые виды рода *Amblydromella*) могут быть на мембране вне щита. Анальные поры есть или их нет. Ноги обычных пропорций либо короткие, толстые. Макрохеты (если они есть) расположены на ногах IV, реже и на ногах III. Кроме них на последних члениках ног могут быть утолщенные и притупленные либо булавовидные щетинки. Гнатосома обычных пропорций. Хелицеры умеренных размеров или относительно крупные с небольшим количеством зубцов на пальцах. Иногда пальцы хелицер массивные, круто изогнутые (известно только для *Anthoseius hebetis*).

Диагноз. Новая триба характеризуется наличием у подчиненных таксонов оригинального хетоматического дорсума, присущего лишь им, и отличается от близких триб *Seiulini* и *Paraseiulini* одновременным отсутствием щетинок ML и AM3 при наличии полного набора щетинок ряда PL: PL1, PL2, PL3. Щетинки AS и PS у палеарктических видов на мембране. Изредка обе пары (у ориентального *Indodromus meerutensis* Ghai et Menon) или только AS (у африканского *Anthoseius (Clavidromus) hartlandrovei* (Evans) размещаются на дорсальном щите.

Объем трибы и распространение. В трибу здесь включены 3 рода, представители которых обнаружены в пределах исследуемого зоогеографического региона.

Таблица для определения палеарктических родов трибы Anthoseiini Kolodochka, trib. n.

Key to the Palearctic genera of tribe Anthoseiini Kolodochka, trib. n.

- | | | |
|--------|---|------------------------------|
| 1 (2). | Задняя половина дорсального щита обрамлена полосой свособразно склеротизованной мембраны. Преанальных щетинок 2 пары | <i>Vittoseius</i> Kolodochka |
| 2 (1). | Дорсальный щит окружен неизменной интерскуальной мембраной. Преанальных щетинок на вентроанальном щите самки 3-4 пары | 3 |
| 3 (4). | Преанальных щетинок 3 пары | <i>Anthoseius</i> De Leon |
| 4 (3). | Преанальных щетинок 4 пары | <i>Amblydromella</i> Muma |

Бегляров Г. А. Определитель хищных клещей фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae) фауны СССР. Ч. 1, Ч. 2 // Бюл. Вост.-палеаркт. секц. Междун. орг. по биол. борьбе с вредными животными и растениями. — 1981. — № 2. — 97 с.; № 3. — 39 с.

Вайнштейн Б. А. О системе рода *Phytoseius* Ribaga (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Зоол. журн. — 1970. — 59, вып. 11 — С. 1726–1728.

Вайнштейн Б. А. О положении рода *Evansoseius* Sheals в системе семейства Phytoseiidae (Parasitiformes) // Зоол. журн. — 1973 а. — 52, вып. 2. — С. 274–277.

Вайнштейн Б. А. Новые род и вид Phytoseiidae (Parasitiformes) // Зоол. журн. — 1973 б. — 52, вып. 6. — С. 953–955.

Вайнштейн Б. А. Новая триба семейства Phytoseiidae (Parasitiformes) // Зоол. журн. — 1976. — 55, вып. 5. — С. 696–700.

Вайнштейн Б. А., Колодочка Л. А. Новые виды рода *Anthoseius* De Leon, 1959 (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Зоол. журн. — 1974. — 53, вып. 4. — С. 628–632.

Вайнштейн Б. А., Колодочка Л. А. Новый вид рода *Phytoseius* (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Зоол. журн. — 1976. — 55, вып. 1. — С. 142–143.

Заренков Н. А. Лекции по теории систематики. — М.: Изд-во МГУ, 1976. — 140 с.

Захваткин А. А. Разделение клещей (Acarina) на отряды и их положение в системе Chelicerata // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. — 1952. — 14. — С. 5–46.

Колодочка Л. А. Новые виды клещей-фитосейид из Крыма (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Вестн. зоологии. — 1979 а. — № 2. — С. 8–13.

Колодочка Л. А. Четыре новых вида клещей-фитосейид фауны СССР (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Вестн. зоологии. — 1979 б. — № 5. — С. 32–40.

Колодочка Л. А. Новые виды клещей-фитосейид фауны СССР (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Вестн. зоологии. — 1980 а. — № 2. — С. 64–70.

Колодочка Л. А. Новые клещи-фитосейиды (Parasitiformes, Phytoseiidae) Молдавии // Вестн. зоологии. — 1980 б. — № 4. — С. 39–45.

- Колодочка Л. А. Новые клещи-фитосейиды Крыма (Parasitiformes, Phytoseiidae). Сообщение I // Вестн. зоологии. — 1981 а. — № 1. — С. 18–22.
- Колодочка Л. А. Новые клещи-фитосейиды Крыма (Parasitiformes, Phytoseiidae). Сообщение II // Вестн. зоологии. — 1981 б. — № 5. — С. 16–20.
- Колодочка Л. А. Новые клещи-фитосейиды (Parasitiformes, Phytoseiidae) из Туркмении // Вестн. зоологии. — 1982. — № 6. — С. 7–13.
- Колодочка Л. А. Три новых вида рода *Paraseiulus* (Parasitiformes, Phytoseiidae) фауны СССР и переписание *Paraseiulus incognitus* Wainstein et Arutunjan, 1967 // Вестн. зоологии. — 1983. — № 6. — С. 21–30.
- Колодочка Л. А. Новый вид рода *Chelaseius* (Parasitiformes, Phytoseiidae) из Крыма // Зоол. журн. — 1987. — 66, вып. 5. — С. 773–775.
- Колодочка Л. А. Новые род и вид клещей семейства Phytoseiidae (Parasitiformes) // Вестн. зоологии. — 1988 а. — № 4. — С. 42–45.
- Колодочка Л. А. Новый вид рода *Euseius* (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Систематика насекомых и клещей. — Л.: Наука, 1988 б. — С. 223–225. — (Тр. ВЭО; 70).
- Колодочка Л. А. Ревизия рода *Pamiroseius* (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Энтомол. обозрение. — 1989 а. — 68, № 1. — С. 221–229.
- Колодочка Л. А. Виды клещей-фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae) фауны СССР, близкие к *Amblyseius reticulatus* (Oudemans) с описанием нового вида // Вестн. зоологии. — 1989 б. — № 2. — С. 12–18.
- Колодочка Л. А. Три новых вида клещей семейства Phytoseiidae (Parasitiformes) // Новости фауистики и систематики. — Киев: Наук. думка, 1990. — С. 158–163.
- Колодочка Л. А. Новые виды клещей-фитосейид рода *Amblyseius* (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Вестн. зоологии. — 1991. — № 3. — С. 17–26.
- Колодочка Л. А. Новый подрод и два новых вида клещей семейства Phytoseiidae (Parasitiformes) с юга Украины // Вестн. зоологии. — 1992 а. — № 2. — С. 20–25.
- Колодочка Л. А. Новые виды рода *Anthoseius* (Parasitiformes, Phytoseiidae) из Крыма и Приморского края с переписанием *A. rhenanus* // Вестн. зоологии. — 1992 б. — № 6. — С. 19–27.
- Колодочка Л. А. Новые виды клещей-фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae) с переписанием *Kuzinellus bregetovae* // Вестн. зоологии. — 1993. — № 2. — С. 19–25.
- Колодочка Л. А. Ревизия рода *Eharius* (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Журн. Укр. энтомол. о-ва. — 1993 (1995). — 1, № 3–4. — С. 79–96.
- Колодочка Л. А. Ревизия рода *Paragigagnathus* (Parasitiformes, Phytoseiidae). Часть I. История и новая концепция рода // Журн. Укр. энтомол. о-ва. — 1994 (1995). — 2, № 1. — С. 3–8.
- Колодочка Л. А. Ревизия рода *Paragigagnathus* (Parasitiformes, Phytoseiidae). Ч. 2. Переписание видов // Журн. Укр. энтомол. о-ва. — 1994 (1996). — 2, № 2. — С. 3–20.
- Колодочка Л. А., Бондаренко Л. В. Растениsobитающие клещи-фитосейиды Черноморского заповедника с описанием двух новых видов рода *Amblyseius* // Вестн. зоологии. — 1993. — № 4. — С. 32–38.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. — 454 с.
- Athias-Henriot C. Contribution a l'etude des *Amblyseius* palearctiques (Acariens anactinotriches, Phytoseiidae). Bull. Sci. Bourgogne. — 1966. — 24. — P. 181–226.
- Baker E. W., Wharton G. W. An introduction to Acarology. — N.-Y.: Macmillan. — 1952. — 465 p.
- Berlese A. Centuria prima di acari nuovi // Redia. — 1914. — 12. — P. 19–66.
- Chant D. A. Immature and adult stages of some British Phytoseiidae Berl., 1916, (Acarina) // J. Linnean Soc. London. — 1957. — 43, № 294. — P. 599–643.
- Chant D. A. Generic concepts in the family Phytoseiidae (Acarina: Mesostigmata) // Canad. Entomol. — 1965. — 97, № 4. — P. 351–374.
- Chant D. A., McMurry J. A. A review of the subfamily Phytoseiinae and Typhlodrominae (Acari: Phytoseiidae) // Internat. J. Zool. — 1994. — 20, № 4. — P. 223–310.
- Chant D. A., Yoshida-Shaul E. A world review of the soleiger species group in the genus *Typhlodromus* Scheuten (Acari: Phytoseiidae) // Can. J. Zool. — 1982. — 60, № 12. — P. 1142–1157.
- Chant D. A., Yoshida-Shaul E. A world review of five similar species groups in the genus *Typhlodromus* Scheuten. Part II. The conspicuus and cornus groups (Acarina: Phytoseiidae) // Can. J. Zool. — 1983 а. — 61, № 5. — P. 1041–1057.
- Chant D. A., Yoshida-Shaul E. A world review of the simplex species group in the genus *Typhlodromus* Scheuten (Acarina: Phytoseiidae) // Can. J. Zool. — 1983 б. — 61, № 5. — P. 1142–1157.
- Chant D. A., Yoshida-Shaul E. A world review of the occidentalis species groups in the genus *Typhlodromus* Scheuten (Acari: Phytoseiidae) // Can. J. Zool. — 1984. — 62, № 9. — P. 1860–1871.

- Chant D. A., Yoshida-Shaul E. A.* New subfamily, Cydnodromellinae, in the family Phytoseiidae (Acarina: Gamasina) // *Canad. J. Zool.* — 1986. — **64**, № 12. — P. 2811–2823.
- Chant D. A., Yoshida-Shaul E. A.* A world review of the pyri species group in the genus Typhlodromus Scheuten (Acari: Phytoseiidae) // *Canad. J. Zool.* — 1987. — **65**, № 7. — P. 1770–1804.
- Chant D. A., Yoshida-Shaul E. A.* A revision of the tribe Phytoseiini Berlese with a world review of the purse-glove species groups in the genus Phytoseius Ribaga (Acari: Phytoseiidae) // *Intern. J. Acarol.* — 1992. — **18**, № 1. — P. 5–23.
- Denmark H. A.* Revision of Galendromus Muma, 1961 (Acarina: Phytoseiidae) // *Intern. J. Acarol.* — 1982. — **8**, № 3. — P. 133–167.
- Denmark H. A.* Revision of the genus Typhlodromus Scheuten (Acari: Phytoseiidae) // *Occasional Papers of the Florida St. Coll. of Arthropods, Fla. Dept. Agric. & Consumer Serv.* — 1992. — **7**. — 43 p.
- Denmark H. A., Kolodochka L. A.* Revision of the genus Chelaseius Muma and Denmark (Acari: Phytoseiidae) // *Intern. J. Acarol.* — 1990. — **16**, № 4. — P. 219–233.
- Denmark H. A., Kolodochka L. A.* Revision of the genus Indoseiulus Ehara (Acari: Phytoseiidae) // *Intern. J. Acarol.* — 1993. — **19**, № 3. — P. 249–257.
- Denmark H. A., Rather A. Q.* Revision of the genus Typhloctonus Muma, 1961 (Acarina: Mesostigmata) // *Intern. J. Acarol.* — 1984. — **10**, № 3. — P. 163–177.
- Ehara S.* A tentative catalogue of predatory mites of Phytoseiidae known from Asia, with descriptions of five new species from Japan // *Mushi.* — 1966. — **39**. — P. 9–30.
- Evans G. O.* An introduction to the British Mesostigmata (Acarina) with keys to families and genera // *J. Linn. Soc.* — 1957. — **43**. — P. 203–259.
- Hirschmann W.* Gangsystematik der Parasitiformes. // *Acarologia* Schrif. Vergleichende Milbenkunde. Hirschmann-Verlag, Furth/Bay. — 1962. — **5**, № 5-6. — 80 p.
- ICZN* — International Code of Zoological Nomenclature. Third Edition adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences. — London : Intern. Trust Zool. Nomencl.; Brit. Mus. (Nat. Hist.); Berkeley, Los Angeles: Univ. California Press, 1985. — 338 p.
- Karg W.* Zur Kenntnis der Typhlodromiden (Acarina: Parasitiformes) aus Acker und Grünlandboden // *Z. ang. Entomol.* — 1960. — **47**. — S. 440–452.
- Karg W.* Acari (Acarina) Milben Unterordnung Anactinochaeta (Parasitiformes). Die freilebenden Gamasina, 59 Teil. Jena: VEB Gustav Fischer, 1971. — 475 S.
- Karg W.* Zur Kenntnis der Überfamilie Phytoseioidea Karg, 1965 // *Zool. Jb. Syst.* — 1976. — **103**. — S. 505–546.
- Karg W.* Diagnostik und Systematik der Raubmilben aus der Familie Phytoseiidae Berlese in Obstanlagen // *Zool. Jb. Syst.*, 1982. — **109**. — S. 188–210.
- Karg W.* Systematische Untersuchung der Gattungen und Untergattungen der Raubmilbenfamilie Phytoseiidae Berlese, 1916, mit der Beschreibung von 8 neuen Arten // *Mitt. zool. Mus. Berl.* — 1983. — **59**, Heft 2. — S. 293–328.
- Kolodochka L. A., Denmark H. A.* A New Genus of Phytoseiid Mites (Acari: Phytoseiidae) // *Журн. Укр. энтомол. о-ва.* — 1993 (1995). — **1**, № 3–4. — С. 19–26.
- Kolodochka L. A., Denmark H. A.* Revision of the genus Okiseius Ehara (Acari: Phytoseiidae) // *Internat. J. Acarol.* — 1996. — **22**, № 4. — P. 231–251.
- Moraes G. J., McMurtry J. A., Denmark H. D.* A Catalog of the Mite Family Phytoseiidae. References to Taxonomy, Synonymy, Distribution and Habitat. — Brasilia: EMBRAPA-DDT, 1986. — 353 p.
- Muma M. H., Denmark H. A.* Some generic descriptions and name changes in the family Phytoseiidae (Acarina: Mesostigmata) // *Fla. Entomol.* — 1968. — **51**, № 4. — P. 229–240.
- Ragusa S., Athias-Henriot C.* Observations on the genus Neoseiulus Hughes (Parasitiformes, Phytoseiidae). Redefinition. Composition. Geography. Description of two new species // *Rev. suisse Zool.* — 1983. — **90**, № 3. — P. 657–678.
- Ribaga C.* Gamasidi planticoli // *Rivista di Patologia Vegetale.* — 1902. — **10**. — P. 175–178.
- Rowell H. J., Chant D. A.* Observations on the ontogeny of setae in the family Phytoseiidae (Acarina: Gamasina) // *Canad. J. Zool.* — 1979. — **57**, № 3. — P. 670–682.
- Vitzthum H. G.* Acarina. Klassen und Ordnungen des Tierreich. — Leipzig: Acad. Verlag. M.B.H. (H.G. Bronns, ed.). — 1941. — **5** (Abt. IV, Buch 5). — 1011 s.
- Yoshida-Shaul E., Chant D. A.* Ontogenetic development of setae in two species groups in the genus Typhlodromus Scheuten (Acarina: Phytoseiidae) // *Intern. J. Acarol.* — 1983. — **9**, № 2. — P. 81–89.

УДК 595. 752. 2

ТЛИ РОДА *BRACHYCAUDUS* (HOMOPTERA, APHIDIDAE) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

СООБЩЕНИЕ 1

А. В. Андреев¹, В. А. Мамонтова²

¹Институт зоологии и физиологии АН Республики Молдова, ул. Академика Я. С. Гросула, 1, 277028
Кишинев-28, Республика Молдова

²Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, 252601, Украина

Получено 16 января 1997

Тли рода *Brachycaudus* (Homoptera, Aphididae) в Восточной Европе. Сообщение 1. Андреев А. В., Мамонтова В. А. — На материале коллекций ведущих зоологических учреждений Европы сделан обзор 32 видов рода *Brachycaudus* Goot фауны Восточной Европы, приведены данные по систематике, распространению, растений-хозяев тлей, а также некоторые эколого-фаунистические наблюдения за наиболее распространенными и полиморфными видами.

Ключевые слова: тли, Aphididae, *Brachycaudus*, Восточная Европа, обзор видов.

Aphids of the Genus *Brachycaudus* (Homoptera, Aphididae) in the Eastern Europe. Communication 1. Andreev A. V., Mamontova V. A. — 32 Eastern European species of the genus *Brachycaudus* Goot are reviewed. This paper is based mainly on the collection of the Schmalhausen Institute of Zoology, Kiev with addition of material deposited in the Zoological Institute, St. Petersburg, Institute of Zoology, Cisinru, Moldova, and the Museum of Natural History, London, and numerous material sent from Lithuania, Czechia and France. The information on taxonomy, geographical distribution, host-plants as well as some ecological and faunistic data on the most widespread and the most polymorphic species are presented.

Key words: aphids, Aphididae, *Brachycaudus*, Eastern Europe, species review.

Brachycaudus Goot — один из наиболее крупных и таксономически сложных родов настоящих тлей (Aphidoidea). Он включает более 50 преимущественно палеарктических видов, в том числе несколько известных вредителей плодовых культур, ставших космополитами. В отношении рассматриваемого рода Восточная Европа изучена намного хуже, чем Западная. Литературные данные чаще всего касаются лишь дендрофильных видов. Правильность идентификации зачастую требует проверки, а приводимые данные о распространении — уточнения (это касается, в частности, сведений, приводимых в книге М. П. Божко (1976). В настоящей статье приводятся сведения о распространении, растениях-хозяевах и систематике 32 видов рода, о встречаемости *Brachycaudus* spp. сравнительно с иными тлями.

Наибольший вклад в познание фауны рода на юге Украины сделан М. П. Божко (1976), России и Кавказа — Г. Х. Шапошниковым (1951, 1956, 1962, 1964 а, 1964 б, 1976), правобережной Украины, особенно Закарпатья — В. А. Мамонтовой (1955, 1963). Наиболее полные данные имеются по Прибалтике и Польше (Рупайс, 1989, Szelegiewicz, 1966, 1968 а, 1968 б). Заслуживают внимания также статьи Я. Голмана (Holman, 1961, 1965, 1991, 1995) по Чехии. Из Восточной Европы описано 6 видов рода: *B. cerinthis* Bozh. (Божко, 1961); *B. divaricatae* Shap., *B. malvae* Shap., *B. virgatus* Shap. (Шапошников, 1956, 1964 б); *B. rinariatus* Andr., *B. pallidus* Andr. (Андреев, 1982, 1990).

Материал. Сообщение основано на коллекции тлей рода *Brachycaudus* (26 вида) Института зоологии НАН Украины (Киев, ИЗК) состоящей из 500 проб, собранных за 50 лет В. А. Мамонтовой, с помощью главным образом М. С. Гончаренко, Т. Е. Демидовой и Е. М. Терезниковой. Этот материал собран в различных частях Украины, юга России, на Кавказе и, отчасти, в других регионах, и, кроме 6 видов, обнаруженных до 1963 г., опубликован не был (20 видов). Для каждого из этих видов указаны номера препаратов, даты, кормовые растения и место сборов. Использованы также коллекции Зоологического института (ЗИН) РАН, Института зоологии АН Республики Молдова, более 250 проб, собранных Б. В. Верещагиным и А. В. Андреевым, а также все материалы по Восточной Европе, присланные лицами, перечисленными ниже. Для общего распространения видов использованы также литературные данные (см. список литературы).

Обширная коллекция М. П. Божко осталась недоступной авторам, кроме препаратов, переданных Институту зоологии НАН Украины и Зоологическому институту Российской Академии Наук.

Авторы выражают глубокую благодарность Г. Х. Шапошникову и А. В. Стеколышникову за возможность работать с коллекцией Зоологического института РАН, д-ру В. Истопу (D-r V. E. Eastop), Р. Л. Блэкману (D-r R. L. Blackman), д-ру П. А. Брауну (D-r P. A. Brown) за возможность изучения материалов Музея естественной истории (NHMZ, London), а также М. Х. Ахмедову (Ферганский гос. университет), Р. Х. Кадырбекову (ИЗ АН Республики Казахстан), д-ру Р. П. Ракаускасу (D-r R. P. Rakauskas — Vilnius University), д-ру Я. Голману (D-r J. Holman, — Institute of Entomologica Cherschia Academy of Sciences — Cheske-Budievice) и д-ру Г. Ремадьеру (D-r J. Remaudiere, MNHN — Paris), чьи препараты были использованы при подготовке статьи.

ОБЗОР ВИДОВ

B. (Acaudus) divaricatae Shap.

Материал. *Prunus divaricatae*: Армения: Севан, Аругунейский хр., препарат N 6908, 21. 06. 1970 (Арутюнян).

С *Prunus divaricatae* Ledeb. мигрирует на *Melandrium album* L. (Шапошников, 1962); в коллекции ЗИН имеются сборы с *Silene* sp. и *Oberna multifida* (Adam) Ikonn. Азербайджан, Армения, Грузия; Россия: Краснодарский край. Г. Х. Шапошников (1964б) сообщал, что вид известен из многих районов Северного Кавказа и Закавказья. — Малая, Передняя и юго-запад Средней Азии.

B. (Acaudus) klugkisti (Börn.)

Материал. *Melandrium silvestre*: Закарпатская обл.: 3155, 25. 06. 1959 (Мамонтова).

Однодомно на Caryophyllaceae. *Melandrium album*, *M. cineraria*, *M. dioicum* (L.) Coss et Germ., *M. lapponicum* (Simm.) Kuzen., (= *rubrum* (Weig.), *Silene noctiflora* L.

Латвия; Литва, Польша; Украина: Закарпатская обл.; Чехия. Достоверных сведений о распространении восточнее нет. — Западная Европа и запад Восточной Европы.

B. (Acaudus) lychnidis (L.)

Материал. *Melandrium album*: Украина: Днепропетровская обл.: Новомосковский р-н, с. Андреевка, 1613, 16. 06. 1956; Донецкая обл.: Амвросиевский р-н, с. Большое Мешково, 4491, 18. 06. 1962; Закарпатская обл.: Свалявский р-н, пер. Уклин, 2821, 27. 05. 1959; Запорожская обл.: с. Радионовка (берег лимана), 4040, 16. 06. 1961; Крым: Бахчисарайский р-н, с. Скалистое, 2417, 25. 05. 1958; Джангуль, с. Оленевка, 4055, 20. 06. 1961; г. Карадаг, 4081, 25. 06. 1961; Луганская обл.: Кременецкий р-н, 688, 10. 06. 1952; Львовская обл.: Сколевский р-н, с. Нижнее Синевидное, 2300, 12. 06. 1956; Черкасская обл.: Каневский заповедник, 11, 11. 07. 44; 236, 13. 06. 1945; 418а, 13. 06. 1946; Херсонская обл.: Черноморский заповедник, Соленоозерный уч., 3682, 07. 06. 1960; 8115, 26. 07. 1981; 8270, 15. 06. 1982; Россия: Краснодарский край: Туапсинский р-н, с. Кривенко, 4837, 26. 05. 1963 — *Melandrium boissieri*: Крым: Караби-Яйла, 5376, 25. 06. 1964. *Melandrium viscosum*: Украина: Киевская обл.: с. Староселье, 3997, *Inula* sp: Украина: Херсонская обл.: Черноморский заповедник, Соленоозерный уч., 7296, 08. 07. 1978; 8115, 26. 07. 1981 (Мамонтова).

Однодомно на Caryophyllaceae. 77% сборов — с *Melandrium album*. Отмечен на *Agrostemma githago* L., *Coronaria coriacea* (Moench) Schisch. et Gorshk., *Lychnis pratensis*, *M. dioicum*, *M. divaricatum* (Reichend.) Fenzl., *Oberna behen* (L.) Ikonn., *O. wallichiana* (Klotzch) Ikonn., *Silene noctiflora*, *S. viscosa* (L.) Pers., *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rausohert.

Сообщение М. П. Божко (1957 б) о находке в Кировоградской обл. (Украина) на *Cucubalis baccifer* L., видимо, относится на самом деле к *B. lychnicola*. В Грузии тли найдены на *Oberna multifida* (= *S. multifida*) (Джибладзе, 1960); не исключено, что это *B. divaricatae* или иной вид.

Армения, Венгрия, Грузия, Польша, Латвия, Литва, Молдова, Россия: Владимирская обл., Волгоградская обл., Московская обл., Краснодарский край, Рязанская обл.; Румыния; Украина: Днепропетровская обл., Донецкая обл., Закарпатская обл., Киевская обл., Крым, Кировоградская обл., Луганская обл., Львовская обл., Николаевская обл., Одесская обл., Сумская обл., Харьковская обл., Херсонская обл., Черкасская обл.; Чехия. — Европа: Кавказ; Юго-Вост. Казахстан, юг Зап. Сибири.

B. (Acaudus) lychnicola H. R. L.

Однодомно на Caryophyllaceae. В коллекции ЗИН есть 3 образца, определенные как *B. lychnidis*, 2 из России: Белгородская обл., *Silene* sp., (leg. М. П. Божко); Московская обл., *S. baccifer* L., (leg. Б. Б. Родендорф); и один из Украины — Кировоградская обл., *Cucubalis baccifer* L., leg. М. П. Божко; — Чехия, на *Coronaria flosculi* (L.) A. Br., (leg. et det. J. Holman). — Вероятно, умеренный пояс Европы.

B. (Acaudus) pallidus Andr.

Однодомно на Caryophyllaceae. *Silene nutans* L. Молдова.

Известен только по первоописанию. Возможно, в отличие от других видов подрода, заселяет только подземные части растения.

B. (Acaudus) populi (Guerc.)

Материал. *Melandrium album*: Азербайджан: Нахичеваньская АО, окр. с. Хурс, 7669, 24. 08. 1979 (Мамонтова).

Однодомно на Caryophyllaceae. Чаше *Oberna behen* L. Встречается на *O. czerei* (Baumg.) Ikonn., *Silene littoralis* (Rupr.) Ikonn., *S. uniflora* (Roth) Ikonn., *S. schafta* S. G. Gmel. ex Hohen.

Латвия; Россия: Новгородская обл.; Украина: Черкасская обл., Крым. Находки в Норвегии (Stenseth, 1987) и Азербайджане (Нахичеванская автономная обл.) на *M. album* показывают отрывочность сведений и неясность ареала. — Западная Европа, северо-запад и влажные районы юга Восточной Европы; Кавказ.

B. (Appelia) cerinthis Bozh.

Материал. *Cerinthe minor* L. Украина: Донецкая обл.: Тимирязевский лесхоз, с. Грабовое, 4405, 15. 06. 1962; Киевская обл.: г. Белая Церковь, дендропарк "Александрия", 1080, 05. 06. 1954; Крым: Симферополь, 1635, 26. 06. 1956; Балаклавский р-н, с. Широкое, 1820, 24. 07. 1956; Луганская обл.: Краснолучинский р-н, с. Ново-Павловка, 4454, 19. 06. 1962; 4455, 20. 06. 1962; Россия: Краснодарский край: Крымский р-н, с. Нижне-Баканское, 4940, 04. 06. 1963 (Мамонтова).

Однодомно на Boraginaceae. Только *Cerinthe minor* L.

Венгрия, Молдова; Россия: Краснодарский край (на одном растении с *B. bicolor*), Ставропольский край; Украина: Донецкая обл., Киевская обл., Луганская обл., Николаевская обл., Крым; Чехия. — Западная Европа, зап. и юг Восточной Европы.

B. (Appelia) prunicola (Kalt.)

Материал. *Amygdalus nana*: Украина: Донецкая обл.: Новоазовский р-н, Хомутовская степь, 4363, 19. 06. 1962; Кировоградская обл.: Черный Ташлык, 1294, 20. 07. 1954 (Трезникова); Харьковская обл.: Дубава, 684, 07. 06. 1952). *Galium intermedium*: Закарпатская обл.: оз. Синевир, 3151, 25. 06. 1959. *Lonicera xylosteum*: Закарпатская обл.: Мукачево, 1933, 21. 07. 1957. *Prunus spinosa*: Днепропетровская обл.: Ново-Московский р-н, Самарский бор, 672, 05. 06. 1952; Закарпатская обл.: Берегово, 2698, 21. 07. 1958; Вереский перевал, 3202, 29. 06. 1959; Ужгородский р-н: с. Геевцы, 3223, 02. 07.

1959 (Мамонтова); с. Доманинцы, 2067, 15. 07. 1957; Великий Березный, 2530, 10. 06. 1958 (Терезникова); Киевская обл.: Пуша-Водица, 102, 18. 08. 1948; Крым: Севастопольский р-н, Бельбек, 1339, 20. 05. 1955; Балаклавский р-н, с. Широкое, 1823, 24. 07. 1956; Луганская обл.: Стрелецкая степь, 576, 23. 08. 1951; Черкасская обл.: Каневский заповедник, 265а, 14. 06. 1945; Херсонская обл.: Черноморский зап., Ивано-Рыбальчанский уч., 7371, 19. 07. 1978; 8028, 12. 06. 1981; Соленоозерный уч., 7417, 30. 07. 1978; 8265, 13. 06. 1982 (Мамонтова); с. Благодатное, 1214, 17. 07. 1954 (Терезникова). Россия: Дагестан: Серго Кале, 6518, 31. 05. 1972 (Мамонтова).

Однодомно, возможно с факультативной миграцией на *Tragopogon* sp. В коллекции ИЗ НАНУ 80% сборов с *Prunus spinosa* L., 4 — с *Prunus domestica* L., и 16 — с *Amygdalus nana* L.; случайно на *A. communis* Lam., *Pyrus communis* L., *Lonicera xylosteum* L.

Азербайджан, Армения (“*B. tragopogonis* на сливе” — Мирзоян, 1977), Венгрия, Молдова, Польша; Казахстан: Уральская обл.; Россия: Волгоградская обл., Владимирская обл., Краснодарский край, Дагестан; Румыния; Украина: Днепропетровская обл., Донецкая обл., Закарпатская обл., Киевская обл., Кировоградская обл., Луганская обл., Львовская обл., Николаевская обл., Сумская обл., Харьковская обл., Херсонская обл., Черкасская обл., Крым. — Средняя Азия и Казахстан, юг Зап. Сибири; занесен в Сев. Америку.

B. (Appelia) schwartzi (Börn.)

Материал. *Persica vulgaris*: Украина: Закарпатская обл.: Береговский р-н, с. Доброселье, 2144, 8. 08. 1957 (Терезникова).

Однодомно на *Persica vulgaris* Mill., возможно с факультативной миграцией на *Tragopogon* sp. Венгрия, Польша, Чехия. Единственный сбор на Украине с персика сделан в Закарпатской обл. . По-видимому, эти тли не относятся к *B. schwartzi* и заселяли алычовый подвой, как было в случае также единственной находки *Appelia* на персике в Молдове (Верещагин, Андреев, 1981). Сообщение Г. Х. Шапошникова (1951) о “*B. prunicola* (= *persicae-niger* Smith)” на персике и миндале в Крыму связано с устаревшей номенклатурой и касается *B. persicae* (Pass.); здесь же сообщается о единственном препарате “*B. tragopogonis* (Kalt.)” из Крыма с персика от 23. VII., неизвестного сборщика, и что сам автор в южном Крыму этот вид не нашел, то есть и этот образец скорее связан с какой-либо случайностью. Holman, Pintera (1981) на персике в Румынии не находили *Appelia*, а все цитированные ими старые сообщения можно отнести к другим видам.

По существу, это означает отсутствие *B. schwartzi* на большей части Восточной Европы, где основные регионы возможного возделывания персика (юг) отделены от Польши, Чехии и Венгрии, с одной стороны, и от Северного Кавказа, с другой, широкими горными массивами или территориями с холодной зимой.

Отсутствуют данные о тлях подрода *Appelia* на персике в Грузии и Армении. Единственное сообщение (Везилов, 1960), из Закавказья (“*B. prunicola* и *B. tragopogonis*”), которое можно отнести к *B. schwartzi* — по Нахичевани (Азербайджан). Однако, Д. А. Колесова (1983) для опытов брала тлей с персика в Краснодарском крае (Россия). — Западная Европа; Кавказ; занесен в Сев. Америку.

B. (Appelia) tragopogonis (Kalt.)

Материал. *Tragopogon livescens*: Украина: Черкасская обл.: Каневский зап., 153а, 16. 09. 1944. *Tragopogon borystenicum*: Херсонская обл.: Черноморский запов., Соленоозерный уч., 556, 08. 06. 1951; Цюрулинский р-н, с. Раденское, 1270, 09. 07. 1954. *Tragopogon major*: Закарпатская обл.: Виноградов, Черная гора, 2898, 03. 06. 1959; Крым: Керченский п-ов, Казантипский залив, 1664, 01. 07. 1956; Керченский п-ов, оз. Тобечинское, 4091, 30. 06. 1961. *Tragopogon pratensis*: Закарпатская обл.: Воловецкий р-н, с. Нижние Ворота, 2863, 30. 05. 1959. *Tragopogon dasyrhynchus*: Луганская обл.:

Свердловский р-н, с. Привалье, 4527. *Tragopogon* sp.: Закарпатская обл.: Береговский р-н, с. Мужиево, 1907, 11. 07. 1957; Мукачево, 2692, 20. 07. 1958 (Мамонтова); Перечин, 2000, 20. 06. 1958 (Терезникова); Крым: Алуштинский р-н, с. Приветное, 1757, 13. 07. 1956; Дагестан: Серго-Кале, 6513, 31. 05. 1972; Херсонская обл.: Черноморский запов., Соленоозерный уч., 3683, 07. 06. 1960; 7439, 08. 08. 1978; Ивано-Рыбальчанский уч., 8030, 12. 06. 1981; Черкасская обл.: Каневский зап., 302а, 22. 06. 1945; 1543, 12. 09. 1954 (Мамонтова).

Однодомно на Asteraceae. *Tragopogon borystenicus* Artemcz., *T. dasyrhynchus* Artemcz., *T. dubius* Scop., *T. pratensis* L., *T. tauricus* Klok. На *Scorzonera hispanica* L. и *S. sp.* найден только в Польше и Венгрии; случайно на *Galium intermedium* Schult. (Rubiaceae). Латвия, Литва; Казахстан: Уральская область; Молдова;

Россия: Краснодарский край, Дагестан; Румыния; Украина: Закарпатская обл., Луганская обл., Сумская обл., Херсонская обл., Черкасская обл., Крым; Чехия. — Европа и Кавказ; возможно, проникает в Азию, где ареал совмещается с ареалом *B. (Ap.) setosa* H. R. L.; занесен в Южную Америку.

B. (Brachycaudina) aconiti (Mordv.)

Материал. *Aconitum* sp.: Украина: Закарпатская обл.: Свалявский р-н, пер. Уклин, 3038, 15. 06. 1959 (Мамонтова). *Aconitum lasiostomum*: Донецкая обл.: Славянский р-н, Маяцкий лес, 4667, 04. 06. 1962 (Дубовик). *Aconitum nemorosum*: Киевская обл.: г. Белая Церковь, 6918, (Мамонтова). *Delphinium* sp.: Львовская обл.: Львов, 3651, 29. 06. 1959 (Загайкевич). *Artemisia* sp.: Россия: Краснодарский край: Крымский р-н, с. Нижнебаканское, 4931, 03. 06. 1963 (Мамонтова).

Однодомно на Ranunculaceae. *Aconitum barbatum* Pers., *A. fischeri* Reichenb., *A. lasiostomum* Reichenb., *A. leucostomum* Worosch., *A. napellus* L., *A. nemorosum* Bieb. ex Reichenb., *A. soongaricum* Stapf., *A. vulgaris*, *Delphinium confusum* M. Pop., *D. dictiocarpum* DC., *D. elatum* L., *D. rotundifolium* Afan. Сообщение М. П. Божко (1957 б) о находке *B. napelli* на *A. lasiostomum* (= *roglovich*) в Кировоградской обл. (Украина), по-видимому, относится к *B. aconiti*.

Латвия; Россия: Московская обл., Краснодарский край; Украина: Донецкая обл., Закарпатская обл., Киевская обл., Львовская обл.; Чехия. Вероятно, вид широко распространен в европейской части России, на Украине и в Белоруссии. — Европа (кроме наиболее сухих районов), Зап. Сибирь и Кавказ.

B. (Brachycaudina) napelli Schr.

Однодомно на Ranunculaceae. *A. callibotryon* Rchb., *A. variegatum*, *A. kirilovii*. Вид, в отличие от *B. aconiti*, мало распространен в Восточной Европе. Латвия, Литва, Польша, Чехия.

Западная Европа, сев.-зап. Восточной Европы.

B. (Brachycaudus s. str.) helichrysi (Kalt.)

Материал. *Achillea millefolium*: Украина: Киев, 61, 27. 07. 1948; Закарпатская обл.: Хустский р-н, с. Березово, 3079, 18. 06. 1959; Н. Быстрый, 3096, 19. 06. 1959; Межигорский р-н, оз. Синевир, 3168, 26. 06. 1959; Верещкий пер., 3187, 26. 06. 1959; Раховский р-н, Менчиль, 3313, 08. 07. 1959. *Achillea pannonica*: Крым: Караби-яйла, 4111, 04. 07. 1961. *Achillea ptarmica*: Черкасская обл.: Каневский зап., 383, 03. 08. 1945. *Achillea setacea*: Украина: Крым: Крымский зап., 1799, 19. 07. 1956; г. Ай-Петри, 2500, 12. 06. 1958; Закарпатская обл.: Перечинский р-н, Полонина ровная, 3437а, 17. 07. 1959 (Мамонтова). *Achillea* sp.: Грузия: Лагодехи, 3448, 02. 06. 1959 (Гончаренко). *Alchimilla jajla*: Крым: г. Ай-Петри, 2497, 12. 06. 1958. *Amygdalus communis*: Крым: Севастополь, Малахов курган, 1314, 18. 06. 1955. *Antennaria diodica*: Закарпатская обл.: Перечинский р-н, Полонина ровная, 2632, 13. 07. 1958. *Anthemis ruthenica*: Закарпатская обл.: Свалявский р-н, пер. Уклин, 3130, 21. 06. 1959; Хустский р-н, Н. Быстрый, 3093, 19. 06. 1959 (Мамонтова). *Armeniacia vulgaris*: Украина: Херсонская обл.: Скадовский р-н, б/н, 18. 06. 1961 (Ключко). *Artemisia* sp.: Россия: Краснодарский край: Лазаревский р-н, с. Лазар, 4803, 24. 05. 1963. *Capsella bursa-pastoris*: Закарпатская обл.: Свалявский р-н, пер. Уклин, 3285, 06. 07. 1959. *Chrysanthemum indicum*: Киевская обл.: г. Киев, Сырецкое цветоводство, 4667. *Chrysanthemum leucanthemum*: Закарпатская обл.: Новые Ворота, 2852, 30. 05. 1959. *Chrysanthemum* sp.: Грузия: Боржомский р-н, с. Цхрацхаро, 7847, 19. 07. 1980. *Chrysanthemum vulgare*: Закарпатская обл.: Хустский р-н, с. Березово, 3060, 17. 06. 1959. *Cineraria* sp.: Украина: Киев, Ин-т зоологии, 4763,

01.06.63. *Erigeron canadensis*: Закарпатская обл.: Хустский р-н, с. Березово, 3049, 17. 06. 1959. *Eupatorium cannabinum*: Закарпатская обл.: Раховский р-н, Менчиль, 3337, 09. 07. 1959. *Gnaphalium caucasicum*: Россия: Краснодарский край: Майкопский р-н, ст. Абая, 4688, 12. 08. 1962. *Gnaphalium norvegicum*: Украина: Закарпатская обл.: Свалявский р-н, пер. Уклин, 3412, 15. 07. 1959; Перечинский р-н, полонина Ровная, 3438а, 17. 07. 1959 (Мамонтова). *Helianthus annuus*: Киевская обл.: б/н, 09. 07. 1965 (Ряховский); Закарпатская обл.: Виноградов, 2883, 03. 06. 1959. *Helianthus annuus*: Закарпатская обл.: Виноградов, 2888, 03. 06. 1959. *Homogyne alpina*: Закарпатская обл.: Перечинский р-н, 2634, 13. 07. 1958. *Inula helenium*: Закарпатская обл.: Хустский р-н, с. Березово, 3043, 17. 06. 1959. *Jasione montana*: Херсонская обл.: Черноморский заповедник, 6156, 16. 06. 1970. *Leucanthemum vulgare*: Крым: Старый Крым, 1695, 06. 07. 1956; г. Ай-Петри, 2509, 13. 06. 1958. *Matricaria discoidea*: Закарпатская обл.: Свалявский р-н, пер. Уклин, 3111, 21. 06. 1959. *Matricaria* sp.: Закарпатская обл.: Виноградов, Черная гора, 2905, 04. 06. 1959; Крым: Алуштинский р-н, с. Лучистое, 5170, 25. 06. 1963. *Myosotis caespitosa*: Черкасская обл.: с. Прохоровка, (2), 03. 06. 1948. *Myosotis palustris*: Закарпатская обл.: Межигорский р-н, оз. Синевир, 2741, 26. 07. 1958; 3173, 26. 06. 1959; Свалявский р-н, пер. Уклин, 2843, 29. 05. 1959. *Myosotis* sp.: Закарпатская обл.: Свалявский р-н, пер. Уклин, 3032, 15. 06. 1959; Раховский р-н, Менчиль, 3318, 08. 07. 1959; 3341, 09. 07. 1959 (Мамонтова); Грузия: Лагодехи, 3462, 09. 06. 1959 (Гончаренко). *Plantago media*: Украина: Закарпатская обл.: Хустский р-н, Н. Быстрый, 3099, 19. 06. 1959; Верещин пер., 3196, 29. 06. 1959 (Мамонтова). *Prunus domestica*: Донецкая обл.: (12), 10. 09. 1968; (19), 12. 05. 1968 (Повзун); Киевская обл.: Борисполь, б/н, 16. 09. 1955 (Свищук); *Prunus glandulosa*: Украина: Киев, Ботсад им. Фомина, 376, 30. 05. 1950. *Prunus spinosa*: Украина: Черкасская обл.: Каневский зап., Марына гора, 1972, 02. 10. 1956. *Pyrethrum corembosum*: Крым: г. Ай-Петри, 2499, 12. 06. 1958. *Pyrethrum subcorembosum*: Украина: Закарпатская обл.: Межигорский р-н, оз. Синевир, 3157, 25. 06. 1959. *Senecio fuchsii*: Украина: Закарпатская обл.: Межигорский р-н, оз. Синевир, 3169, 26. 06. 1959. *Senecio nemorensis*: Украина: Закарпатская обл.: Раховский р-н, Менчиль, 3325, 08. 07. 1959. *Senecio platyphyllus*: (Мамонтова) Россия: Московская обл.: Ленинский р-н, (41), 08. 07. 1965 (Носырев). *Senecio* sp.: Украина: Закарпатская обл.: Раховский р-н, Менчиль, 3424, 08. 07. 1959; Грузия: Адигени, 7729, 05. 07. 1980. *Solidago virgaurea*: Украина: Закарпатская обл.: Свалявский р-н, пер. Уклин, 3123, 21. 06. 1959; Перечинский р-н, полонина Ровная, 3433, 17. 07. 1959. *Stenactis annua*: Закарпатская обл.: Виноградов, Черная гора, 2884, 03. 06. 1959; 2902, 04. 06. 1959; Хустский р-н, с. Березово, 3050, 17. 06. 1959; 3051, 17. 06. 1959. *Tripleurospermum inodorum*: Крым: Байдарская яйла, 5338, 18. 06. 1964. *Zinnia elegans*: Киев, (2), 13. 07. 1960 (Мамонтова).

Вид часто отмечался в восточноевропейской литературе на персике, сливе и терне под наименованием *B. amygdalinus*.

Первичные растения-хозяева. Так как сборы проводились, как правило, в природных местообитаниях, соотношение числа находок на первичных хозяевах, включающих садовые культуры, на которых этот вид встречается значительно чаще, мало о чем говорят и не приведены. *Amygdalis communis* L., *Armeniaca vulgaris* Lam., *Persica vulgaris* Mill., *Prunus divaricata* Ledeb., *P. domestica* L., *P. glandulosa*, *P. spinosa* L.

Материалы о травянистых растениях-хозяевах по коллекции ИЗ представляют собой мало смещенную выборку с большой территории Украины и России, поэтому даем их с указанием числа находок на каждом виде; многочисленные литературные данные опущены.

Вторичные растения-хозяева Asteraceae. *Achillea millefolium* L. — 7, *A. ptarmica* L. — 1, *A. setacea* Waldst. et Kit. — 2, *Adenostylus platyphyllus* (Somm. et Levier) Czer. — 1, *Antennaria dioica* (L.) Gaerth. — 2, *Anthemis ruthenica* Bieb. — 2, *Erigeron canadensis* L. — 2, *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb. — 1, *Eupatorium cannabinum* L. — 1, *Gnaphalium norvegicum* Gumm. — 1, *Helichrysum graveolens* (Bieb.) Sweet — 1, *Homogyne alpina* (L.) Cass. — 1, *Inula helenium* L. — 1, *Leucanthemum vulgare* L. — 3, *Matricaria perforata* Merat — 1, *Omalotheca caucasica* (Somm. et Levier) — 1, *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop. — 1, *P. clusii* Fisch. et Reichenb. — 1, *Senecio fuchsii* C. C. Gmel. — 1, *S. nemorensis* L. — 1, *Solidago virgaurea* L. — 2, *Stenactis annuus* Nees — 4. Boraginaceae. *Myosotis caespitosa* K. F. Schultz — 1, *M. palustris* (L.) L. — 3. Brassicaceae. *Capsella bursa-pastoris* L. — 1. Campanulaceae. *Jasione montana* L. — 1. Plantaginaceae. *Plantago media* L. — 2. Rosaceae. *Alchemilla fajla* Juz. — 1.

Из культурных травянистых растений вид отмечен на Asteraceae: *Chrysanthemum indicum* L., *Helianthus annuus* L., *Zinnia elegans* Jacq.

Азербайджан, Армения, Венгрия, Грузия, Латвия, Литва, Молдова, Польша; Россия: Волгоградская обл., Московская обл., Краснодарский край; Румыния; Украина: Донецкая обл., Закарпатская обл., Киевская обл., Луганская обл., Николаевская обл., Херсонская обл., Черкасская обл., Крым; Чехия, Эстония. Несомненно, вид распространен по всей Украине и в значительной части России. — Всесветно, кроме наиболее холодных регионов, куда иногда заносится ветрами.

B. (s. str.) salicinae (Börn.)

Материал. *Inula aspera*: Украина: Крым: г. Демерджи, 2517, 16. 06. 1958; Караби-Яйла, 5386, 26. 06. 1964; Симферопольский зап., 5428, 04. 07. 1964. *Inula britannica*: Луганская обл.: Краснолучинский р-н, с. Ново-Павловка, 4467, 20. 06. 1962. *Inula grandiflora*: Россия: Краснодарский край: г. Фишт, 4736, 22. 08. 1962. *Inula* sp.: Украина: Николаевская обл., с. Трикраты, 5879, 14. 06. 1968; Россия: Краснодарский край: Лазаревский р-н, с. Небуг, 4811, 24. 05. 1963 (Мамонтова).

Однодомно на Asteraceae. *Aster amellus* L., *Inula aspera* Poir., *I. britannica* L., *I. ensifolia* L., *I. germanica*, *I. grandiflora* Willd., *I. hirta* L., *I. oculus-christi* L., *I. salicina* L., *I. stricta*, *I. vrbeliana*. Чаше встречается на *I. salicina*. Венгрия, Молдова, Польша; Россия: Волгоградская обл., Московская обл., Краснодарский край; Румыния; Украина: Луганская обл., Николаевская обл., Крым; Чехия. — Европа; юго-запад Средней Азии.

B. (s. str.) spiraeae (Börn.)

Материал. *Spiraea arguta*: Украина: Киев, ботсад, 776, 10. 10. 1952. *Spiraea salicifolia*: Киев, Пуша-Водица, 379, 31. 05. 1950; 423, 30. 07. 1950; 432, 07. 10. 1950; Голосеево, 584, 26. 10. 1951; Ровенская обл.: с. Дубровица, 3979, 17. 08. 1960. *Spiraea* sp.: Киев, 8644, 29. 07. 85 (Мамонтова).

Однодомно на *Spirea* spp. (Rosaceae). *S. alba* Duroi, *S. arguta*, *S. chamaedryfolia* L., *S. hypericifolia* L., *S. salicifolia* L., *S. vanhouttei* (Briot) Zab. Чаше всего на *S. salicifolia*; *S. vanhouttei*, интродуцент с Востока, возможно, следует рассматривать как случайное растение-хозяин: в Молдове оно очень распространено в насаждениях населенных пунктов, дикие виды *Spiraea* встречаются редко, а *B. spiraeae* до сих пор не обнаружена.

Грузия, Казахстан: Уральская область; Латвия, Литва, Польша; Россия: Ленинградская обл., Калининградская обл., Московская обл.; Украина: Киевская обл., Ровенская обл.; Чехия, Эстония. Западная Европа, зап., сев. - зап. и юго-вост. Восточной Европы; Средняя Азия и Казахстан; занесен в Сев. Америку.

B. (Nevskyaphis) bicolor (Nevsky)

Материал. *Myosotis* sp.: Украина: Крым: Чатырдаг, 4126, 06. 07. 1961. *Cerinthe minor*: Россия: Краснодарский край: Крымский р-н, с. Нижне-Баканское, 4940, 04. 06. 1963 (Мамонтова).

Неполноцикло. *Anchusa officinalis* L., *Cerinthe minor* L., *Cynoglossum officinale* L., *Myosotis palustris* (L.) L., (Boraginaceae). *Centaurea phrygia* L. (Asteraceae). Указание "на листьях *Ephedra vulgaris*", на одном из препаратов, хранящихся в ЗИН, видимо, связано с ошибкой. Грузия; Россия: Краснодарский край (на одном экземпляре растения вместе с *B. cerinthis*); Румыния; Украина: Закарпатская обл., Николаевская обл., Одесская обл., Крым. — Западная Европа, крайний юг Восточной Европы, от передней до центр. Средней Азии.

B. (Nevskyaphis) ballotae (Pass.)

Однодомно. Только на *Ballota nigra* L. (Lamiaceae). Венгрия, Польша, Чехия, Молдова. Несомненно, вид обитает во многих регионах Восточной Европы,

недостаток данных связан со скрытым образом жизни на подземных частях растения. — Юг и восток Зап. Европы, юго-зап. Восточной Европы.

B. (Nevskyaphis) lamii (Koch)

Однодомно. *Lamium album* L., *L. maculatum* (L.) L., *L. purpureum* L. (Lamiaceae). Латвия, Молдова, Польша, Румыния, Словакия. Живет, как и *B. ballotae*, скрытно; ареал неясен. — Центральная Европа и юго-запад Восточной Европы, Япония.

B. (Nevskyaphis) lucifugus Müll.

Материал. *Plantago lanceolata*: Украина: Закарпатская обл.: Вереский перевал, 3197, 29. 06. 1959; с. Воловец, 3288, 06. 07. 1959 (Мамонтова).

Однодомно. *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae). Венгрия, Чехия (Каменица). На Украине встречен лишь дважды в Закарпатской обл. (leg. В. А. Мамонтова, 1963), восточнее пока не обнаружен, несмотря на обычность растения-хозяина. — Западная Европа по Закарпатье.

B. (Nevskyaphis) malvae Shap.

Однодомно. *Malva plebea*, *M. sp.* (Malvaceae).

Армения; Россия: Ставропольский край; Украина: Донецкая обл., Одесская обл., Крым. — Англия, Пиренейский п-ов, крайний юг Восточной Европы; Кавказ; Киргизия.

B. (Nevskyaphis) virgatus Shap.

Материал. *Anchusa* sp.: Украина: Херсонская обл.: Черноморский заповедник, Соленоозерный уч., 7965, 31. 05. 1981 (Мамонтова).

Однодомно. Boraginaceae: *A. gmelini* Ledeb., *A. italica* Retz., *A. pseudochroleuca* Ledeb. (наиболее часто); Asteraceae: *Adenostyles platyphylloides* (Somm. et Levier) Czer., *Senecio fluviatilis* Wallr., *Symphitum* sp.

Армения, Грузия, Молдова; Россия: Волгоградская обл.; Румыния; Украина: Херсонская обл. — Юг Восточной Европы; Кавказ.

B. (Prunaphis) cardui cardui (L.)

Материал. *Achillea millefolium*: Украина: Закарпатская обл.: Виноградов, 2883, 03. 06. 1959. *Anchusa officinalis*: Харьковская обл.: Петровский р-н, Петровское лес-во, 854, 01. 06. 1953; Черкас-ская обл.: Каневский зап., 309а, 22. 06. 1945. *Anthemis tinctoria*: Крым: Ангарский пер., 4207, 21. 07. 1961. *Arctium* sp.: Киев, Голосеево, (43), 12. 07. 1948 (Мамонтова). *Armeniacae vulgaris*: Киевская обл.: г. Борисполь, (25), 08. 05. 1955; 14. 07. 1955 (Свищук). *Carduus acanthoides*: Украина: Луганская обл.: Стрелецкая степь, 579, 24. 08. 1951; Россия: Краснодарский край.: Майкопский р-н, с. Гузерипль, 4713, 16. 08. 1962. *Carduus albiolus*: Украина: Крым: Севастопольский р-н, Бельбек, 1325, 19. 05. 1955; Алуштинский р-н, с. Приветное, 1449, 01. 06. 1955; с. Рыбачье, 2446, 31. 05. 1958. *Carduus* sp.: Закар-патская обл.: Виноградов, 2927, 05. 06. 1959 (Мамонтова); Крым: Ай-Петри, 2239, 06. 06. 1957 (Гон-чаренко); Херсонская обл.: Черноморский заповедник, Потиевский уч., 6227, 06. 07. 1970. *Chrysanthemum leucanthemum*: Закарпатская обл.: Свалявский р-н, пер. Уклин, 2817, 27. 05. 1959. *Chrysanthemum vulgare*: Закарпатская обл.: Свалявский р-н, пер. Уклин, 3276, 05. 07. 1959 (Мамонто-ва). *Cineraria* sp.: Киев, Ботсад Киевского университета, закрытый грунт, 6/н, 19. 11. 1979; 6/н, 11. 12. 1979; (47), 19. 05. 1979 (Чумак). *Cirsium canum*: Россия: Краснодарский край.: Майкопский р-н, с. Тыбга, 4699, 14. 08. 1962 (Мамонтова). *Cirsium pauciflorum*: Украина: Закарпатская обл.: Полонина Руно, 2024, 29. 06. 1959 (Терезникова); Межигорский р-н, оз. Синевир, 3170, 26. 06. 1959. *Cirsium* sp.: Крым: г. Чатырдаг, 4153, 10. 07. 1961; Крымский зап., Большая поляна, 4166, 12. 07. 1961; Херсон-ская обл.: Херсонский р-н, Токаревское лес-во, 1569, 16. 05. 1955. *Echinops ruthenicus*: Крым: Алуш-тинский р-н, с. Лучистое, 5187, 26. 06. 1963. *Eupatorium cannabinum*: Грузия: Красная поляна, 7683, 29. 08. 1979. *Helichrysum* sp.: Киев, Ботсад, 107, 18. 08. 1948. *Inula helenium*: Киев, Святошино, 92, 11. 08. 1948. *Leucanthemum vulgare*: Закарпатская обл.: Свалявский р-н, с. Верхняя Грабовница, 2590, 09.

07. 1958. *Lithospermum officinale*: Крым: Алуштинский р-н, Крымский зап., 1415, 29. 05. 1955. *Matricaria inodora*: Закарпатская обл.: Виноградов, 2885, 03. 06. 1959 (Мамонтова). Киев, Теремки, 369, 22. 05. 1950 (Вязовченко); *Matricaria* sp.: Закарпатская обл.: Перечин, 2001, 20. 06. 1957; Тячевский р-н, ст. Усть-Черная, 2087, 19. 07. 1957 (Терезникова). *Myosotis* sp.: Черкасская обл.: с. Прохоровка, 6/н, 03. 06. 1948. *Onopordon acanthium*: Черкасская обл.: Каневский зап., 6/н, 12. 07. 1945; 28а, 12. 07. 1945. *Prunus divaricata*: Киевская обл.: с. Томиловка, (31), 26. 04. 1951 (Мамонтова). *Prunus domestica*: Закарпатская обл.: с. Иршава, 2220, 04. 06. 1956 (Бровдий); Киевская обл.: г. Белая Церковь, дендропарк "Александрия", 252, 30. 05. 1949 (Мамонтова); Львовская обл.: с. Боголюбы, 2328, 16. 06. 1950; с. Новый Двор, 2345, 24. 06. 1950 (Здун); Черкасская обл.: Каневский зап., 6/н, 26. 05. 1945; 26. 05. 1945; *Prunus* sp.: Киевская обл.: г. Белая Церковь, дендропарк "Александрия", 6/н, 25. 04. 1951; 399, 05. 06. 1950 (Мамонтова). *Prunus spinosa*: Закарпатская обл.: Великий Березный, 2530, 10. 06. 1958 (Терезникова). Крым: Бахчисарайский р-н, Глубокий яр, 1311, 15. 05. 1955; Балаклавский р-н, с. Морозовка, 1364, 22. 05. 1955; Киев, Ботсад, 224, 15. 05. 1949; (226), 17. 08. 1949; Харьковская обл.: с. Печенеги, 730, 16. 06. 1952; Хмельницкая обл.: хутор Чемеровский, с. Дубовка, 612, 10. 05. 1952; *Senecio arenarius*: Крым: Ангарский пер., 4069, 23. 06. 1961; 4204, 21. 07. 1961. *Senecio campestris*: Крым: Алуштинский р-н, Крымский зап., г. Роман-Кош, 4170, 13. 07. 1961. *Senecio cineraria*: Крым: Никитский ботсад, 1804, 22. 07. 1956. *Senecio grandidentatus*: Крым: Старокрымский р-н, с. Мичурино, 1491, 03. 06. 1955; Карадаг, 1734, 10. 07. 1956; Балаклавский р-н, с. Морозовка, 1827, 26. 07. 1956; Донецкая обл.: Краснолиманский р-н, с. Лаврентьевка, 4634, 05. 07. 1962. *Senecio jacobaeae*: Луганская обл.: г. Луганск, 4509, 25. 06. 1962 (Leg. Мамонтова). *Senecio rivularis*: Закарпатская обл.: Раховский р-н, Полонина Менчул, 2103, 27. 07. 1957 (Терезникова). *Senecio vernalis*: Крым: Батилиман, 2408, 24. 05. 1958. *Symphitum officinale*: Киевская обл.: г. Белая Церковь, дендропарк "Александрия", 392, 05. 06. 1950. Черкасская обл.: Каневский зап., 373, 29. 07. 1946; *Symphitum tauricum*: Крым: Алуштинский р-н, Крымский зап., 1786, 16. 07. 1956. *Tanacetum vulgare*: Киев, 6/н, 11. 07. 1948; 91, 08. 1948; Закарпатская обл.: Перечинский р-н, Турья Поляна, 2616, 11. 07. 1958 (Мамонтова).

Первичные растения-хозяева *Armeniaca vulgaris* Lam., *Prunus divaricata* Ledeb., *P. domestica* L., *P. spinosa* L. Вторичные растения-хозяева: как и в случае с *B. helichrysi*, приводим материал о травянистых растениях-хозяевах с указанием числа находок на каждом виде растения по коллекции ИЗК, опуская другие данные.

Asteraceae. *Achillea millefolium* L. — 2 пробы, *Anthemis tinctoria* L. — 1, *Carduus acanthoides* L. — 2, *C. albidus* Bieb. — 3, *Cirsium canum* (L.) All. — 1, *C. waldsteini* Rouy — 2, *Echinops ruthenicus* Bieb. — 1, *Eupatorium cannabinum* L. — 1, *Inula helenium* L. — 1, *Leucanthemum vulgare* L. — 2, *Matricaria perforata* Merat — 2, *Onopordon acanthium* L. — 3, *Senecio bicolor* (Willd.) Tod. — 1, *S. erucifolius* L. — 1, *S. grandidentatus* Ledeb. — 6, *S. integrifolius* (L.) Clairv. — 1, *S. jacobaeae* L. — 1, *S. rivularis* (Waldst. et Kit.) DC. — 1, *S. vernalis* Waldst. et Kit. — 1, *Tanacetum vulgare* L. — 3. Boraginaceae. *Anchusa officinalis* L. — 2, *Lithospermum officinale* L. — 1, *Symphitum officinale* L. — 1, *S. tauricum* Willd. — 1.

Из декоративных растений вид отмечен на Asteraceae: *Chrysanthemum* sp., *Cineraria* sp.

Армения, Венгрия, Грузия; Казахстан: Уральская обл.; Латвия, Литва, Молдова, Польша; Россия: Волгоградская обл., Калининградская обл., Краснодарский край, Ставропольский край, Карачаево-Черкесия; Румыния; по всей Украине, отмечен в Донецкой обл.; Закарпатская обл., Киевская обл., Луганская обл., Львовская обл., Николаевская обл., Одесская обл., Сумская обл., Харьковская обл., Херсонская обл., Хмельницкая обл., Черкасская обл., Крым; Чехия, Эстония. — Сев. Африка; Европа; Кавказ; Малая и Передняя Азия; найден в Японии и Сев. Америке.

B. (Prunaphis) cardui turanica Mordv.

Материал. *Echinops* sp.: Армения: 15 км. от Гарни, р. Ашот, 7807, 13. 07. 1980 (Мамонтова).

Как и *B. c. cardui*, мигрирует с *Prunoidea* на многочисленные травянистые растения. Asteraceae: *Carduus* sp., *Cirsium* sp., *Echinops* sp., Boraginaceae: *Borago* sp., *Symphitum* sp. Армения, Грузия, Россия: Ставропольский край, Карачаево-

Черкесия. — Кавказ; Малая, Передняя и Средняя Азия по Западную Сибирь; Индия.

B. (Prunaphis) iranicus Dav. et Rem.

Материал. *Chrysanthemum maximum* (Asteraceae) — Армения: Ереван, Ботсад, 6968, 27. 06. 1967 (Артунян).

Однодомно. Указание этого вида как часто встречающегося на юге европейской части СССР и Северном Кавказе М. П. Божко (1959 а, 1959 б) явно ошибочно, и в поздней работе (Божко, 1976) он уже не приводится. — Передняя Азия, Закавказье.

B. (Prunaphis) jacobi Stroyan

Однодомно. Упоминание *Aphis symphiti* Schrk. на *Myosotis sylvatica* Ehr. ex Hoffm. (Boraginaceae) в Румынии (Ворсеа, 1910), отнесенное к *B. jacobi* (Holman, Pintera, 1981), в равной степени может касаться *B. cardui cardui*. Точных указаний на присутствие в Восточной Европе нет. — Западная Европа.

B. (Prunaphis) mordvilkoii H. R. L.

Материал. *Anchusa officinalis*: Украина: Херсонская обл.: Черноморский заповедник, Солёноозёрный уч., 3690, 07. 06. 1960. *Echium vulgare*: Черкасская обл.: Каневский зап., 146, 08. 08. 1945; 3096, 26. 06. 1945; Ставропольский край.: с. Б. Теберда (Мамонтова). *Hieracium pilosella*: Закарпатская обл.: Ужгородский р-н, с. Доманицы, 2073, 15. 07. 1957 (Терезникова). *Solenanthus biebersteinii*: Крым: ур. Барла-Кош, 5420, 03. 07. 1964 (Мамонтова).

Однодомно. Обычно на *Echium vulgare* L., а также *Anchusa officinalis* L., *E. biebersteinii* Lacaita, *Solenanthus biebersteinii* DC. (Boraginaceae), отмечен на *Hieracium pilosella* L. (Asteraceae). Венгрия, Латвия, Литва, Молдова, Польша; Россия: Ставропольский край; Румыния; вероятно вся Украина: отмечен в Закарпатская обл.; Кировоградская обл.; Одесская обл., Херсонская обл., Черкасская обл., Крым; Чехия. — Восток Зап. Европы и юго-восточная Европа.

B. (Scrophulaphis) linariae Stroyan

Материал. *Linaria genistifolia*: Украина: Донецкая обл.: Амвросиевский р-н, Белый яр, 4442, 18. 06. 1963. *Linaria* sp.: Херсонская обл.: Черноморский заповедник, Солёноозёрный уч., 6172, 28. 06. 1970 (Мамонтова).

Однодомно. Чаше на *Linaria genistifolia* L., а также на *L. vulgaris* L. (Scrophulariaceae). Вид отмечен в Латвии (Рупайс, 1989), Польше (Szelegiewicz, 1968b) и Румынии (Holman, Pintera, 1981), но возможно, что это *B. rinariatus*. Венгрия, Молдова, Украина: Донецкая обл., Херсонская обл. — Западная Европа, сев.-запад и юг Восточной Европы.

B. (Scrophulaphis) persicae persicae (Pass.)

Материал. *Prunus spinosa*: Украина: Крым: Севастопольский р-н, Бельбек, 1339, 20. 05. 1955; Старокрымский р-н, с. Мичурино, 1461, 03. 06. 1955; Алуштинский р-н, с. Рыбачье, 2381, 18. 05. 1958; Белогорск, Белая скала, 2384, 18.05. 1958; Херсонская обл.: Черноморский заповедник, Солёноозёрный уч., 8128, 27. 06. 1981; Харьковская обл.: Запорожский вал, 825, 25. 05. 1953; Россия: Краснодарский край.: Геленджикский р-н, Солнцедар, 4855, 28. 05. 1963 (Мамонтова).

Неполноцикло. Почти все указания вида на персике на континенте относятся к Западной и Южной Европе. По аналогии с *B. schwartzii*, проникающим с запада в Чехию, Венгрию и Польшу, находки вида под наименованием *B. mimeuri* Rem. на *Ortanthia* (= *Odontites*) *lutea* A. Kerner ex Weest в Венгрии (Szelegiewicz, 1968 а) и в Польше на *Euphrasia stricta* D. Wolff et J. F. Lehm. и *Odontites vulgaris* (= *rubra*) Moench. (Olesinski, Szelegiewicz, 1974) можно

было отнести к *B. p. persicae*. Но вероятно, что это *B. p. semisubterraneus*, в Венгрии известный на *Prunus domestica*. Указание *B. prunicola* ("черная персиковая тля") на персике в Армении (Мирзоян, 1977), скорее всего, относится к *B. p. persicae*, как и *B. prunicola* (= *persicae-niger*) в Крыму (Шапошников, 1951). Украина, Грузия. — Западная Европа, занесен в Сев. Америку, Австралию, Южную Африку и др.

B. (Scrophulaphis) p. semisubterraneus (Börn.)

Неполноцикло. *Armeniaca vulgaris* Lam., *Prunus divaricata* Ledeb., *P. domestica* L., *P. spinosa* L. Венгрия; все находки в европейской части бывшего СССР сделаны в южных регионах — Молдова; Украина: Харьковская обл., Херсонская обл., Крым; Россия: Краснодарский край (в основном на *P. spinosa*); Армения ("*B. prunicola* на *P. domestica*"), Азербайджан, Грузия. — Западная Европа и юг Восточной Европы; Кавказ. Занесен в Сев. Америку и Австралию.

B. (Scrophulaphis) rinariatus Andr.

Материал. *Linaria vulgaris*: Украина: Херсонская обл.: Черноморский заповедник, Ивано-Рыбальчанский уч., 6141, 24. 06. 1970 (Мамонтова).

Однодомно. *Linaria vulgaris* L. (Scrophulariaceae).

Венгрия, Молдова; Украина: Херсонская обл.; Россия: Московская обл. — Восток Зап. Европы, юг и центр Восточной Европы.

B. (Thuleaphis) amygdalinus (Schout.)

Материал. *Amygdalus communis*: Украина: Крым: Севастополь, 1314, 18. 05. 1955 (Мамонтова).

В Закавказье и Средней Азии обитает на *Amygdalus communis* L., *Armeniaca vulgaris* Lam., *Persica vulgaris* Mill., *Prunus domestica* L., но в Молдове, на юге Украины и России — лишь на *A. communis* и *Persica*; в Венгрии сделана единственная известная находка вида на *A. nana* (Szelegiewicz, 1968). Мигрирует на *Polygonum argyroleon* Steud. ex G. Kunze и *P. persicaria* L. Многие упоминания *B. amygdalinus* на самом деле относятся к *B. helichrysi*. Азербайджан, Грузия, Г. Х. Шапошников (1972) указывает все Закавказье; Латвия, Молдова, Польша; Украина: Крым. — Южная и Средняя Европа, крайний юг Восточной Европы; Кавказ; Малая, Передняя и от Средней Азии до юга Зап. Сибири; Африка.

B. (Thuleaphis) rumexicolens (Patch)

Материал. *Rumex acetosella*: Украина: Киев, Пуша-Водица, 71, 28. 07. 1948. *Rumex* sp.: Херсонская обл.: Черноморский заповедник, Соленоозерный уч., 7373, 22. 07. 1978 (Мамонтова).

Однодомно. Обычно на *Rumex acetosella* L., отмечен на *R. alpinus*, *R. arcticus* Tutin., *R. crispus*. Г. Х. Шапошников (1972) указывает все Закавказье, центр, юго-запад и юг европейской части СССР, но сборы в Закавказье могут относиться на самом деле к *B. aegyptiacus* Hall. Азербайджан, Грузия, Польша; Россия: Московская обл.; Украина: Киевская обл., Херсонская обл.; Чехия. — Европа, Средняя Азия и Казахстан; многие указания, включая Зап. Европу, Индию, Сев. и Южн. Америку и др. могут относиться также к *B. (Th.) aegyptiacus* Hall.

В коллекции ИЗ НАН Украины есть также ряд сборов из Средней Азии, из которых необходимо упомянуть *B. (Acaudus)* sp. (не принадлежит ни к одному из описанных видов), 1 крылатая вместе с крылатыми *B. helichrysi* на растении с местным названием "Кымздык" 14. 07. 82. Таджикистан, хр. Джиргиталь, Тындыкум (Демидова). Тлей из подрода *Acaudus* Goot, за исключением *B. divaricatae*, в Средней Азии долгое время не находили (Нарзикулов, Даниярова, 1990), хотя *B. (A.) lychnidis* все же есть в Казахстане. Находка в Таджикистане *B. gentianae*

Дан. на *Gentiana* sp. (Gentianaceae) (12. 06. 1982, хр. Джиргиталь, Тындыкум, Демидова), видимо, является второй после первоописания.

- Андреев А. В. *Brachycaudus* (*Scrophulaphis*) *rinariatus* subgen. n., sp. n. (Homoptera, Aphidoidea) // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. — 1982. — № 1. — С. 30–34.
- Андреев А. В. *Brachycaudus* (*Acaudus*) *pallidus* sp. n. (Homoptera, Aphidoidea) и определение близких видов. // Вестн. зоологии. — 1990. — № 1. — С. 3–6.
- Божко М. П. К познанию фауны тлей (Aphidoidea) юга Правобережной Украины и Молдавии // Тр. НИИ биол. и биол. фак-та Харьк. ун-та. — 1957 б. — 30. — С. 223–240.
- Божко М. П. Фауна попелиц (Aphidoidea) відкритих просторів півдня європейської частини СРСР та Північного Кавказу // Пробл. ентомології на Україні. — Київ, 1959 а. — С. 20–24.
- Божко М. П. Фауна попелиц (Aphidoidea) гірсько-лісового поясу західного Кавказу // Пробл. ентомології на Україні. — Київ, 1959 б. — С. 24–27.
- Божко М. П. Новый род и новые виды тлей (Homoptera, Aphidoidea) с юга Украины, Молдавии и Предкавказья // Тр. Всесоюз. энтомол. о-ва. — 1961. — 48. — С. 5–37.
- Божко М. П. Тли кормовых растений. — Харьков: Вища шк., 1976. — 134 с.
- Везири Н. Д. Тли (Aphidoidea, Homoptera), вредящие плодовым культурам Нахичеваньской АССР // Изв. АН АзССР. Сер. биол. и хим. наук. — 1960. — № 3. — С. 93–101.
- Верещагин Б. В., Андреев А. В. Тли (Homoptera, Aphidoidea), повреждающие сливовые в Молдавии // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. — 1981. — № 5. — С. 36–41.
- Джибладзе А. А. К фауне тлей западной части Главного Кавказского хребта // Тр. Ин-та зоол. АН ГССР. — 1960. — № 17. — С. 20–30.
- Колесова Д. А. Родственные связи группы полосатых тлей *Brachycaudus prunicola* Kalt. с козл-обородника, косточковых деревьев и кустарников. // Систематика и экология тлей — вредителей растений: Тез. докл. I Межреспубл. афидолог. симп. — Рига: Зинатне, 1983. — С. 40–42.
- Мамонтова В. А. Дендрофильные тли Украины // Из-во АН УССР. — Киев, 1955. — 89 с.
- Мамонтова В. А. Нові дані про фауну попелиц (Homoptera, Aphidoidea) України // Праці Ін-ту зоології АН УРСР. — Киев, 1963. — 19. — С. 11–40.
- Мирзоян С. А. Дендрофильные насекомые лесов и парков Армении. — Ереван: Айасиан, 1977. — 452 с.
- Нарзикулов М. Н., Даниярова М. М. Тли Таджикистана и сопредельных районов Средней Азии (Homoptera, Aphidinea, Aphidinae, Aphidini) // Фауна Таджикской ССР. — Душанбе: Дониш, 1990. — Т. 9, ч. 3. — 270 с.
- Рупайс А. А. Тли (Aphididae) Латвии. — Рига: Зинатне, 1989. — 329 с.
- Шапошников Г. Х. Тли (Aphidoidea) плодовых деревьев Южного Крыма // Тр. Всесоюз. Энтомол. О-ва. — 1951. — № 43. — С. 7–36.
- Шапошников Г. Х. Филогенетическое обоснование системы короткохвостых тлей (Anuraphidina) с учетом их связей с растениями // Труды зоол. ин-та АН СССР. — 1956. — 22. — С. 215–320.
- Шапошников Г. Х. Тли с сокращенным жизненным циклом и летне-зимним диапаузированием // Чтения памяти Н. А. Холодковского. — М.; Л.: Изд. АН СССР, 1962. — С. 79–95.
- Шапошников Г. Х. Aphidinea — тли // Определитель насекомых европейской части СССР. — М.; Л.: Наука, 1964 а. — Т. 1. — С. 489–616.
- Шапошников Г. Х. Тли (Aphidinea), повреждающие алычу и вишню // Энтомол. обозрение. — 1964 б. — Т. 43, вып. 1. — С. 145–151.
- Шапошников Г. Х. Подотряд Aphidinea — тли // Насекомые и клещи — вредители сельскохозяйственных культур. — М.; Л.: Наука, 1972. — Т. 3. — С. 149–189.
- Borcea I. Contribuțiuni la Catalogul Aphidelor din România // Publicațiunile Fondului Vasile Adamachi. — București Librăria Soc. et Komp., 1910. — Vol. 4 — P. 221–262.
- Holman J. (Голман Я.) К изучению фауны тлей сем. Aphididae Южного и горного Крыма // Acta Faun. Entomol. Mus. Nat. Pragae. — 1961. — 7, № 62. — P. 109–128.
- Holman J. Some unrecorded Middle European aphids // Acta Faun. Entomol. Mus. Nat. Pragae. — 1965. — 11, № 107. — P. 96–105.
- Holman J. Aphids (Homoptera, Aphidoidea) and their host plants in the Botanical Garden of Charles University in Prague // Acta Univ. Carolinae Biologica. — 1991. — 35. — P. 19–55.
- Holman J. Stenorrhyncha: Aphidinea // Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masarykianae Brunensis, Biologia. — 1995. — 92. — P. 189–200.
- Holman J., Pintera J. Übersicht der Blattläuse (Homoptera-Aphidoidea) der Romanischen Socialistischen Republic. Studia ČSAV — Praha: Academia, 1981 — c. 15. — S. 125.
- Olesinski L., Szelegiewicz H. Mczyce (Homoptera, Aphidoidea) okolic Chzanowa // Fragn. Faun. — 1968. — 19, № 2. — P. 319–349.
- Stenseth C. *Brachycaudus* spp. to the Norwegian fauna (Homoptera, Aphidoidea) // Fauna norw. Ser. — 1986. — 34. — P. 19–21.
- Szelegiewicz H. Ergänzungen zur Blattlaus-Fauna (Homoptera: Aphidoidea) von Ungarn // Acta Zool. Acad. Sc. Hung. — 1966. — 12, № 1-2. — P. 181–182.
- Szelegiewicz H. Faunistische Übersicht der Aphidoidea (Homoptera) von Ungarn // Fragn. Faun. — Warszawa: Panst. Wyd-wo Nauk, 1968 а. — 15, № 7. — P. 57–98.
- Szelegiewicz H. Mszyce, Aphidodea // Katalog Fauny Polski. — Warszawa: Panst. Wyd-wo Nauk, 1968 б. — С. 21, zes. 4. — 316 p.

УДК 569(551.782)(477)

БИОЗОНАЛЬНАЯ МИКРОТЕРИОЛОГИЧЕСКАЯ СХЕМА (СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ — INSECTIVORA, LAGOMORPHA, RODENTIA) НЕОГЕНА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ВОСТОЧНОГО ПАРАТЕТИСА

В. А. Топачевский¹, В. А. Несин¹, И. В. Топачевский²

¹Палеонтологический музей НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина

²Геологический музей НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина

Получено 19 июня 1997

Биозональная микротериологическая схема (стратиграфическое распределение мелких млекопитающих — Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) неогена северной части Восточного Паратетиса. Топачевский В. А., Несин В. А., Топачевский И. В. — В работе приводятся — биозональная схема и результаты анализа изучения истории развития миоцен-плиоценовых мелких млекопитающих (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) из более чем пятидесяти местонахождений Восточной Европы, в основном Украины.

Ключевые слова: Микромаммалии, неоген, биостратиграфия, Украина.

Biozonal Microtheriological Schema (Stratigraphic Distribution of Small Mammals — Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of the Neogene of the Northern Part of the East Parathetis. Topatchevsky V. A., Nesin V. A., Topatchevsky I. V. — In the paper biostratigraphic scheme and results of analysis of study of historical development of Miocene-Pliocene small mammals (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) from more than fifty locations of East Europe, basically of Ukraine, are adduced.

Key words: Micromammals, Neogene, biostratigraphy, Ukraine.

В предыдущем сообщении был сделан обобщенный комплексно-ассоциационный анализ мелких млекопитающих (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) Восточного Паратетиса (Северное Причерноморье) для отрезка времени средний сармат—акчагыл включительно, в его историко-фаунистическом, биостратиграфическом и палеогеографическом преломлении (Топачевский и др., 1997). Это в сущности может служить преддверием к публикации собственно биозональной микротериологической схемы для данного региона, которая в полной мере отражает последовательность палеофаунистических событий — коренных изменений микротериофауны во времени на уровне преимущественно родовых градаций, а для некоторых групп до видов. Поэтому, кроме сводной таблицы 2, даны таблицы 3—5, содержащие, где это возможно, повидовые распечатки родовых группировок перечисленных выше семейств микротерий. Комплексы, подкомплексы и ассоциации мелких млекопитающих даны в привязке к полному перечню изученных местонахождений в сопряжении последних с ярусно-подъярусными градациями восточноевропейской шкалы неогена. В свою очередь, микротериологические данные являются базисом для корреляции этой шкалы с соответствующими западноевропейскими шкалами — континентальной и MN. Соответствующие комплексы и подкомплексы микротерий имеют зоны прямой корреляции с морскими отложениями сарматского, мзотического, понтического и акчагильского (куяльницкого) ярусов. Исключением является молдавский микротериокомплекс, таковых пока не имеющий, но четко фиксирующийся в континентальных, преимущественно аллювиальных толщах как промежуточная фаза между позднепонтическими и акчагильскими градациями.

Таблица 1. Биозональная микротериологическая схема неогена северной части Восточного Паратетиса и стратиграфическое положение местонахождений микротериофауны Украины и прилегающих регионов

Table 1. Biozonal microtheriological schema of the Neogene of the Northern Part of the East Paratethis and stratigraphic position of the microtheriological localities of Ukraine and adjacent regions

Эпоха	Региорус	Подърус	Градации континентальной шкалы	Зоны MN	Местонахождение	Фаунистический комплекс		1
						Подкомплекс		
Плиоцен	Акчагыл (Куяльник)		Виллафранкий	16	Котловина-верхний слой (виллангийная) Котловина-средний слой (виллангийно-плиомисно-сплацидная) Черевычное-средний слой (виллангийно-плиомисная) Крыжановка-нижний слой Жевахова -11 гора-средний слой (виллангийно-крицетидная) Жевахова гора-15 нижний слой (виллангийно-муридная) Ливенцовка (мимомисная) Обуховка -1 Шпрокино (мимомисно-виллангийная)	Хапровский	Поздний	2
							Развитый	3
							Древний	4
	Киммерий	верх- ний сред- ний ниж- ний	Русциний	15	Одесса (катакомбы) Виноградовка- 3 Котловина (нижний слой), гравелиты Сальчи и Кагула, Лучешты, Виноградовка- 2 Обуховка- 2 Гребеники- 2	Молдавский	Поздний	5
							Развитый	6
							Древний	7
	Понт	верхний нижний	14	Краснополь, Великомихайловка, Новопетровка, Фрунзовка- 1, Войничево, Трудомировка, Юровка Виноградовка- 1 Фрунзовка- 2 Орловка Одесса (лектостратотип понта)	Кучурганский		8	
					Виноградовский		9	
					Фрунзовский		10	
					Фонтановский		11	
Миоцен (верхний)	Мэотис	верх- ний сред- ний ниж- ний	Туролий	13	Ореховка Новоукраинка-1 Андреевка	Черевычанский		12
				12	Протопоповка- 3 Новоелизаветовка- 3 Новоукраинка- 2 Черевычное-3 (нижний слой)	Белкин-ский	Белкинский	13
					Новоелизаветовский		14	
	Сармат	верхний	11	Новоелизаветовка- 2 Михайловка- 2 Михайловка- 1	Берислав-ский	Гребениковский	15	
						Бериславский	16	
		средний	Валлезий	10 9	Калфа Бужоры Грицев Климентовичи	Михайловский		17
						Калфинский		18
	Грицевский					19		

Т а б л и ц а 2. Распространение микротернофауны отрядов Insectivora, Lagomorpha, Rodentia в неогене Украины

Table 2. Distribution of micromammals (orders Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) in the Neogene of Ukraine

Insectivora																								
1	Erinaceidae				Desmanidae				Talpidae				Dimylidae	Soricidae										
	<i>Schizogalerix</i>	<i>Lanthanotherium</i>	<i>Amphechinus</i>	<i>Erinaceus</i>	<i>Mygalinia (Ruemkella)</i>	<i>Desmana (Archaeodesmana)</i>	<i>Desmana (Pliodesmana)</i>	<i>Desmana Galemodesmana)</i>	<i>Proscaphanus (=Alloscaphanus)</i>	<i>Domnionoides</i>	<i>Urotrichini gen. 1</i>	<i>Urotrichini gen. 2</i>	<i>Talpa</i>	<i>Plesiodymylus</i>	<i>Dinosorex</i>	<i>Miosorex</i>	<i>Sulimskia</i>	<i>Episoriculus</i>	<i>Neomisorex</i>	<i>Paenelimoecus</i>	<i>Beremendia</i>	<i>Amblicoptus</i>	<i>Anourosoricodon (=Crasafantina)</i>	<i>Paranousorex</i>
2				■			■	■					■								■			
3				■				■					■								■			
4				■				■					■								■			
5				■				■					■										■	
6				■				■					■											
7				■				■					■						■					■
8								■					■											
9					■	■																		
10	■				■	■																		■
11	■				■	■																		
12	■		■		■	■											■							
13	■		■		■	■											■					■		
14	■		■		■	■										■	■			■		■		
15	■		■		■	■											■					■		
16	■		■		■	■																■		
17	■		■		■	■																		
18	■		■												■								■	
19	■	■	■						■	■	■	■		■	■			■					■	

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Lagomorpha												Rodentia											
1	Palaeo- lagidae	Leporidae					Ochotonidae					Pteromyidae			Sciuridae				Castoridae				
	<i>Amphilagus</i>	<i>Veterilepus</i>	<i>Serengetilagus</i>	<i>Trischizolagus</i>	<i>Alilepus</i>	<i>Pliopentalagus</i>	<i>Pliolagus</i>	<i>Prolagus</i>	<i>Pseudobellatona</i>	<i>Proochotona</i>	<i>Pliolagomys</i>	<i>Ochotona</i>	<i>Miopetaurista</i>	<i>Pliopetaurista</i>	<i>Criptopterus</i>	<i>Sciurini</i> gen.	<i>Sciurotamias</i> (=Spermophilinus)	<i>Tamias</i>	<i>Citellus (Urocitellus)</i>	<i>Monosaulax</i>	<i>Stencofiber</i>	<i>Trogontherium</i>	<i>Castor</i>
2																							
3																							
4																							
5																							
6																							
7																							
8																							
9																							
10																							
11																							
12																							
13																							
14																							
15																							
16																							
17																							
18																							
19																							

Примечание: ■ — доминантные таксоны в данных ассоциациях

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Rodentia																					
1	Eomyidae			Hystriidae	Gliridae				Zapodidae		Dipodidae							Spalacidae			
	<i>Leptodontomys</i>	<i>Estramomys</i>	<i>Eomyidae</i> gen	<i>Hystrix</i>	<i>Myoglis</i>	<i>Glirulus</i>	<i>Muscardinus</i>	<i>Myomimus</i>	<i>Driomymus</i>	<i>Eozapus</i>	<i>Sicista</i>	<i>Lophocricetus</i>	<i>Paralactaga</i>	<i>Allactaga</i>	<i>Pseudoalactaga</i>	<i>Pliopygerethmus</i>	<i>Plioscirtopoda</i>	<i>Scirtodipus</i>	<i>Anomalomys</i>	<i>Prosopax</i>	<i>Nannospalax</i>
2		■									■			■	■		■				■
3		■							■				■			■	■				■
4																					■
5				■		■															■
6								■													■
7								■	■				■								■
8												■									■
9																				■	
10												■	■					■		■	
11							■	■													■
12			■																	■	■
13																					■
14						■	■			■		■									
15						■				■		■									
16																					
17																					
18												■							■		
19	■				■	■						■							■		

Примечание: ■ — доминантные таксоны в данных ассоциациях

Таблица 2 (продолжение)

		Rodentia																								
1		Muridae								Cricetidae																
		<i>Progonomys</i>	<i>Occitanomys</i>	<i>Orientalomys</i>	<i>Parapodemus</i>	<i>Valerimys</i> ?	<i>Rhagapodemus</i>	<i>? Apodemus</i>	<i>Apodemus</i>	<i>Micromys</i>	<i>Democricetodon</i>	<i>Ruscinomys</i>	<i>Byzantinia</i>	<i>Cricetulodon</i>	<i>Kowalskia</i>	<i>Pseudocricetus</i>	<i>Sylocricetus</i>	<i>Odessamys</i>	<i>Cricetinus</i>	<i>Allocricetus</i>	<i>? Cricetus</i>	<i>Sarmatomys</i>	<i>Ischymomys</i>	<i>Microtoscopes</i>	<i>Trilophomys</i>	
2				■			■		■	■										■					■	
3				■			■		■	■										■						
4				■			■		■	■										■						
5				■			■		■									■	■						■	
6				■			■		■									■							■	
7		■					■											■			■					
8		■												■												
9								■						■												
10		■												■	■								■			
11				■			■								■											
12							■								■											
13				■						■		■			■	■										
14				■	■							■			■	■								■		
15				■										■		■										
16				■												■							■			
17				■												■							■			
18	■										■															
19													■									■				

Примечание: ■ — доминантные таксоны в данных ассоциациях

Т а б л и ц а 2 (окончание)

Rodentia												
1	Cricetidae (окончание)											Lophiomyidae
	<i>Ungaromys</i>	<i>Ellobius</i>	<i>Baranarvionomys</i>	<i>Polonomys</i>	<i>Promimomys</i>	<i>Mimomys</i>	<i>Pliomys</i>	<i>Clethrionomys</i>	<i>Dolomys</i>	<i>Villanyia</i>	<i>Pseudomeriones</i>	<i>Microlophiomys</i>
2		■			■	■	■	■	■	■		
3					■	■	■		■	■		
4					■	■	■		■	■		
5					■		■		■		■	
6					■		■		■			
7	■				■							
8				■								
9			■									
10												
11			■									
12											■	
13												
14												■
15												■
16												
17												
18												
19												

П р и м е ч а н и е : ■ — доминантные таксоны в данных ассоциациях

Таблица 3. Распространение видовых форм грызунов семейств Zapodidae, Dipodidae, Spalacidae, Muridae в неогене Украины

Table 3. Distribution of specific forms of rodents of families Zapodidae, Dipodidae, Spalacidae, Muridae in the Neogene of Ukraine

1	Zapodidae		Dipodidae											Spalacidae										
	<i>Eozapus</i> sp..	<i>Sicista</i> sp	<i>Lophocricetus</i> cf. <i>gabunii</i>	<i>Lophocricetus</i> <i>gabunii</i>	<i>Lophocricetus</i> <i>complicidens</i>	<i>Lophocricetus</i> <i>sarmaticus</i>	<i>Lophocricetus</i> <i>maeoticus</i>	<i>Lophocricetus</i> cf. <i>vinogradovi</i>	<i>Lophocricetus</i> sp.	<i>Paralactaga</i> <i>complicidens</i>	<i>Allactaga</i> <i>ucrainica</i>	<i>Allactaga</i> sp. (мелкая форма)	<i>Pseudoalactaga</i> <i>minuta</i>	<i>Pliopygerethmus</i> sp.	<i>Scirotodipus</i> sp.	<i>Plioscirotopoda</i> sp.	<i>Anomalomys</i> <i>gailardi</i>	<i>Prospalax</i> sp.	<i>Prospalax</i> cf. <i>rumanus</i>	<i>Prospalax</i> <i>rumanus</i>	<i>Nannospalax</i> <i>compositodontus</i>	<i>Nannospalax</i> <i>macoveii</i>	<i>Nannospalax</i> <i>odessanus</i>	
2		■									■		■			■								■
3										■	■	■		■		■								■
4																								■
5																								■
6																						■	■	
7										■												■		
8									■											■		■		
9																			■					
10								■		■					■									
11																					■			
12																		■			■			
13																					■			
14	■							■																
15	■				■	■																		
16																								
17																								
18				■													■							
19			■														■							

Примечание: ■ — доминантные таксоны в данных ассоциациях

Таблица 3 (окончание)

1	Muridae												
	<i>Progonomys cathalai</i>	<i>Parapodemus cf. lugdunensis</i>	<i>Parapodemus gaudrii</i>	<i>Valerimys(?) sp.</i>	<i>Occitanomys sp.</i>	<i>Occitanomys adroveri</i>	<i>Orientalomys similis</i>	<i>Rhagapodemus cf. freuensis</i>	Проблематичные <i>Arodemus</i> (крупная форма)	<i>Arodemus cf. jenteli</i>	<i>Arodemus cf. dominans</i>	<i>Arodemus sp.</i>	Проблематичные <i>Microtus</i>
2							■	■				■	■
3							■	■				■	■
4							■	■				■	
5							■	■				■	
6							■	■				■	
7						■		■					■
8						■							
9	■												
10					■								
11									■	■	■		
12			■						■				
13			■										
14			■	■									
15			■										
16		■											
17		■											
18	■												
19													

Примечание: ■ — доминантные таксоны в данных ассоциациях

Таблица 4. Распространение видовых форм грызунов семейств Cricetidae и Lophiomyidae

Table 4. Distribution of specific forms of rodents of families Cricetidae and Lophiomyidae

1	Cricetodontinae				Cricetinae																					
	<i>Bizantinia aff. pikermiensis</i>	<i>Democricetodon aff. minor</i>	<i>Cricetulodon complicidens</i>	<i>Sarmatomys podolicus</i>	<i>Kowalskia progressa</i>	<i>Kowalskia cf. falbuschi</i>	<i>Kowalskia complicidens</i>	<i>Kowalskia sp. (мелкая форма)</i>	<i>Kowalskia aff. magna</i>	<i>Kowalskia sp. (очень кр. форма)</i>	<i>Pseudocricetus antiquus</i>	<i>Pseudocricetus orienteuropaeus</i>	<i>Pseudocricetus kormoschi</i>	<i>Pseudocricetus sp.</i>	<i>Pseudocricetus sp. (мелк. форма)</i>	<i>Sillocricetus meoticus</i>	<i>Sillocricetus sp.</i>	<i>Odessamys simionescui</i>	<i>Odessamys palatocristatus</i>	<i>Allocricetus anterolophidens</i>	<i>Allocricetus ehiki</i>	<i>Allocricetus praebursae</i>	<i>Cricetinus gritzai</i>	<i>?Cricetus (aff. angustidens)</i>	<i>Ischymomys quadriradicatus</i>	<i>Ischymomys ponticus</i>
2																										
3																										
4																										
5																										
6																										
7																										
8																										
9																										
10																										
11																										
12																										
13																										
14																										
15																										
16																										
17																										
18																										
19																										

Примечание: ■ — доминантные таксоны в данных ассоциациях

Т а б л и ц а 4 (окончание)

1	Cricetinae		Microtinae																				Gerbillinae	Lophomyidae		
	<i>Microscopites</i> sp.	<i>Trilophomys</i> sp.	<i>Ungaromys</i> sp.	<i>Ellobius</i> sp.	<i>Baranarvomyomys admirabilis</i>	<i>Polonomys insuliferus</i>	<i>Dolomys gromovorum</i>	<i>Dolomys odessanus</i>	<i>Dolomys nehringi</i>	<i>Dolomys milleri</i>	<i>Dolomys ondatroides</i>	<i>Pliomys kowalskii</i>	<i>Pliomys jalpugensis</i>	<i>Pliomys ucrainicus</i>	<i>Clethrionomys</i> sp.	<i>Villanyia petenyii</i>	<i>Villanyia feiervaryi</i>	<i>Promimomys constantinovae</i>	<i>Promimomys moldavicus</i>	<i>Mimomys pliocaenicus</i>	<i>Mimomys hintoni</i>	<i>Mimomys rex</i>	<i>Mimomys reidi</i>	<i>Pseudomeriones</i> sp.	<i>Microlophomys vorontsovi</i>	
2		■		■					■	■	■		■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		
3				■										■		■				■	■		■			
4														■		■				■	■					
5		■																							■	
6		■					■	■				■						■	■							
7			■																■							
8		■				■																				
9					■																					
10																										
11					■																					
12																								■		
13																										
14	■																									■
15																										
16																										■
17																										
18																										
19																										

Примечание: ■ — доминантные таксоны в данных ассоциациях

Таблица 5. Распространение видовых форм зайцеобразных семейств Palaeolagidae, Leporidae, Ochotonidae в неогене Украины

Table 5. Distribution of specific forms of lagomorphs of families Palaeolagidae, Leporidae, Ochotonidae in the Neogene of Ukraine

1	Palaeolagidae				Leporidae												Ochotonidae									
	<i>Amphilagus sarmaticus</i>	<i>Amphilagus</i> sp.	<i>Amphilagus</i> sp. (крупная форма)	<i>Pliolagus</i> sp.	<i>Pliolagus</i> aff. <i>brachygnathus</i>	<i>Pliolagus brachygnathus</i>	<i>Trischizolagus kutschurganicus</i>	<i>Trischizolagus ucrainicus</i>	<i>Trischizolagus tanaiticus</i>	<i>Trischizolagus dumitrescu</i>	<i>Trischizolagus</i> sp.	<i>Veterilepus lascarevi</i>	<i>Veterilepus hungaricus</i>	<i>Serengeitlagus</i> sp.	<i>Serengeitlagus orienteuropaeus</i>	<i>Alilepus ucrainicus</i>	<i>Pliopentalagus moldavicus</i>	<i>Prolagus crusafonti</i>	<i>Proochotona calfense</i>	<i>Proochotona</i> aff. <i>calfense</i>	<i>Proochotona eximia</i>	<i>Ochotona antiqua</i>	<i>Ochotona pseudopusilla</i>	<i>Ochotona</i> sp.	<i>Pliolagomys kujalnikensis</i>	<i>Pliolagomys danubicus</i>
2						■																		■		■
3					■																			■	■	
4					■																			■		
5																■										
6										■							■									
7		■							■													■	■	■		
8				■			■	■							■								■	■		
9				■							■							■								
10														■				■				■	■			
11													■					■				■				
12													■					■				■				
13												■						■				■				
14												■						■				■				
15												■						■								
16																			■							
17			■																■							
18		■																	■							
19	■																									

Примечание: ■ — доминантные таксоны в данных ассоциациях

УДК 594.3

EVALUATION OF ANATOMICAL CHARACTERS AND THEIR APPLICABILITY FOR RECONSTRUCTING PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS IN THE PALAEARCTIC SPECIES OF *PISIDIUM* S. L. (MOLLUSCA, BIVALVIA)

A. V. Korniushev

The Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, vul. B. Khmel'nits'kogo, 15, Kiev-30 MSP UA-252601, Ukraine

Accepted 2 September 1997

Evaluation of anatomical characters and their applicability for reconstructing phylogenetic relationships in the Palaearctic species of *Pisidium* s. l. (Mollusca, Bivalvia). Korniushev A. V. — Anatomical study of the small clams traditionally included in the genus *Pisidium* revealed new taxonomically and phylogenetically significant characters. Plesio- and apomorphic states are determined for these characters whenever possible. Synapomorphies in anatomical characters support some intrageneric groups established earlier and encourage to suggest the new affinities between species.

Key words: anatomy, *Pisidium*, phylogeny, Palaearctic

Значимость анатомических признаков для реконструкции филогенетических отношений видов рода *Pisidium* s. l. (Mollusca, Bivalvia) фауны Палеарктики. Корнишев А. В. — Исследование анатомии мелких двусторчатых моллюсков, традиционно включаемых в род *Pisidium*, выявило новые таксономически и филогенетически значимые признаки. Определены плезиоморфные и апоморфные состояния этих признаков. Синапоморфии по анатомическим признакам подтверждают монофилию некоторых внутриродовых группировок, установленных по конхологическим признакам, и выявляют неизвестные ранее родственные связи между видами.

Ключевые слова: анатомия, *Pisidium*, филогения, Палеарктика

Introduction. Palaearctic fauna of the smallest freshwater clams traditionally included in the large genus *Pisidium* is rather well known, since several review papers were published (Zeissler, 1971; Stadnichenko, 1984; Piechocki, 1989 et al.). At the same time, reliable data on phylogenetic relations of species represented in this region are still lacking. The main reason is scarcity of taxonomic characters available to earlier reviewers. Among the first attempts to present phylogeny of the group, the paper of Meier-Brook (1986) is the most notable.

In the course of anatomical studies carried out by the author (1990, 1992, 1995a, b, 1996a, b, 1997a, b), new taxonomically significant characters were found. These characters were reviewed most completely in the recently published monograph (Korniushev, 1996b). However, the obtained results appeared to be largely unavailable to the majority of the malacological community because of incompatibility of the system accepted in the countries of the former Soviet Union and based on the ideas of the "Leningrad-School" (Starobogatov & Streletskaja, 1967; Pirogov & Starobogatov, 1974; Korniushev, 1990, 1992) and that used in Western countries (Kuiper, 1962). The principal differences between the mentioned systems concern the number of species recognized as valid and the ranks of higher taxa. Discussion between the supporters of different taxonomic approaches has lasted for several decades and this is not the place here for details. In these circumstances, it seems very important to resume mutual understanding between specialists from different countries and therefore attempts to interpret the new morphological data in the framework of traditional taxonomic approach were undertaken (Korniushev, 1995a).

Application of the new anatomical characters for taxonomy is also hindered by lack of their phylogenetic interpretation. A variety of states was described in the characters of mantle, gill, brood pouch and nephridium (Korniushev, 1992 et al.), but the use of Hennigian approach, proved to be a reliable theoretical basis for phylogenetic analysis in the course of last decades (Meier-Brook, 1986), was rather limited.

The principal purpose of this paper is to show applicability of the anatomical characters for phylogenetic analysis. Plesio- and apomorphic states were defined whenever possible. These results provided additional support for the grouping outlined in earlier publications and encouraged to suppose some other taxo-

nomic affinities. Thus, application of anatomical data in the phylogenetic investigation of *Pisidium* seems to be rewarding.

However, some patterns of the constructed trees are still not clear. Taxonomic ranks of the intragenetic groups distinguished within *Pisidium s.l.* are not defined for this reason. Complete phylogenetic analysis using all available characters of shell and anatomy as well as relevant computer software is planned for the next stage of research.

Material and Methods. This paper is based on materials reviewed in the mentioned monograph (Korniushin, 1996b), therefore no collection details are presented here. For the reasons explained in the Introduction, traditional view on species delimitation is accepted in this paper (contrary to my earlier publications) and the genus *Pisidium* is interpreted in the broadest sense (Kuiper, 1962). In order to stress on the broad understanding of the genus, the designation *Pisidium s. l.* is used. The list of the species studied is provided below:

<i>Pisidium amnicum</i> (Müller, 1774)	<i>P. henslowanum</i> (Sheppard, 1823)
<i>P. moitessierianum</i> Paladilhe, 1866	<i>P. supinum</i> A. Schmidt, 1851
<i>P. tenuilineatum</i> Stelfox, 1918	<i>P. lilljeborgi</i> Clessin, 1886
<i>P. stewarti</i> Preston, 1909	<i>P. waldeni</i> Kuiper, 1975
<i>P. dancei</i> Kuiper, 1962	<i>P. subtruncatum</i> Malm, 1855
<i>P. subtilestriatum</i> Lindholm, 1909	<i>P. pulchellum</i> Jenyns, 1832
<i>P. personatum</i> Malm, 1855	<i>P. nitidum</i> Jenyns, 1832
<i>P. casertanum</i> (Poli, 1791)	<i>P. pseudosphaerium</i> Favre, 1927
<i>P. globulare</i> Clessin in Westerlund, 1873	<i>P. milium</i> Held, 1836
<i>P. obtusale</i> (Lam., 1818)	<i>P. hibernicum</i> Westerlund, 1894
<i>P. hinzi</i> Kuiper, 1975	<i>P. conventus</i> Clessin, 1877

Applicability of generic and subgeneric units proposed by Russian taxonomists alongside those widely accepted in the West is discussed, but their rank is not determined. *Pisidium globulare* is considered distinct species because of the peculiarities of its gill structure and development (Korniushin, 1996b, 1997a).

The methods of anatomical study were also described elsewhere (Korniushin, 1992, 1995b, 1996b). While analysing anatomical characters, I followed the scheme of Meier-Brook (1986) and Mansur & Meier-Brook (1992). The trends of evolution was observed for each of the studied characters and probability of parallelism was evaluated. The characters proved to be the most informative from this point of view were selected for the further analysis. Identification of plesio- and apomorphic states was based mainly on the outgroup criterion; the proper outgroups were selected for each level of analysis. All cladograms presented in this paper were constructed "by hand". Phylogenetic software was not used at this stage because of limited number of selected characters.

Results and Discussion

Evaluation of taxonomic characters. The shell. Only the principal shell characters which have considerable influence on anatomy are observed here. The most remarkable trend of shell evolution is the diminution of size (Boettger, 1961). Posterior position of umbo, peculiar for the species of *Pisidium s. l.*, is not common among bivalves, therefore might be a synapomorphy of the mentioned group. However, some cases of posterior shift of umbo in *Sphaerium s. lato* species are known: Kuiper & Hinz (1984) demonstrated this feature for *Sphaerium forbesii* (Philippi) and Korniushin (1995b) for *Musculium incommutatum* (Kuiper). Since the species mentioned live on different continents (in South America and Africa respectively) and are different in many other characters, the similar position of umbo in them should be regarded as parallelism. Thus, parallel development of this character in *Pisidium s. l.* also cannot be excluded.

Type of ligament has been applied in taxonomy of *Pisidium s.l.* by Kuiper (1962) as a crucial taxonomic character for subgeneric division. The principal types of ligament are: exterior (subgenus *Afropisidium* Kuiper), enclosed (*Pisidium s. str.* and *Neopisidium* Odhner), and introverted (*Odhneripisidium* Kuiper). However, Meier-Brook (1994) mentions that some transitional types of ligament are distinguishable in *Pisidium*, especially in *P. (N.) moitessierianum* and *P. (O.) tenuilineatum*. Thus, char-

acters of ligament need more careful investigation, but it is clear now that their value should not be over-estimated.

Mantle. Arrangement of siphons is also a character already in use (Odhner, 1921; Kuiper, 1962). Distinguished are the 3 types: *Sphaerium* s. l. species have two long tubular siphons, most of the *Pisidium* species – the short funnel-like anal siphon and a branchial opening; the species belonging to subgenera *Neopisidium*, *Odhneripisidium* and *Afropisidium* – only the rudimentary anal siphon.

Arrangement of siphonal retractors described by Korniushev (1992) can also be applied in phylogeny. The general plan of siphonal musculature (one pair of retractors for the anal siphon, 1 or 2 pairs for the branchial one) was not found elsewhere and seems to be a good apomorphy for the large group (family or superfamily) including *Eupera*, *Sphaerium*, *Musculium*, and *Pisidium*. As to the branchial siphon retractors, the historical sequence of states can be reconstructed as follows: branchial siphon with 2 pairs of retractors (*Eupera*, *Sphaerium*, *Musculium*), branchial opening with 1 pair of

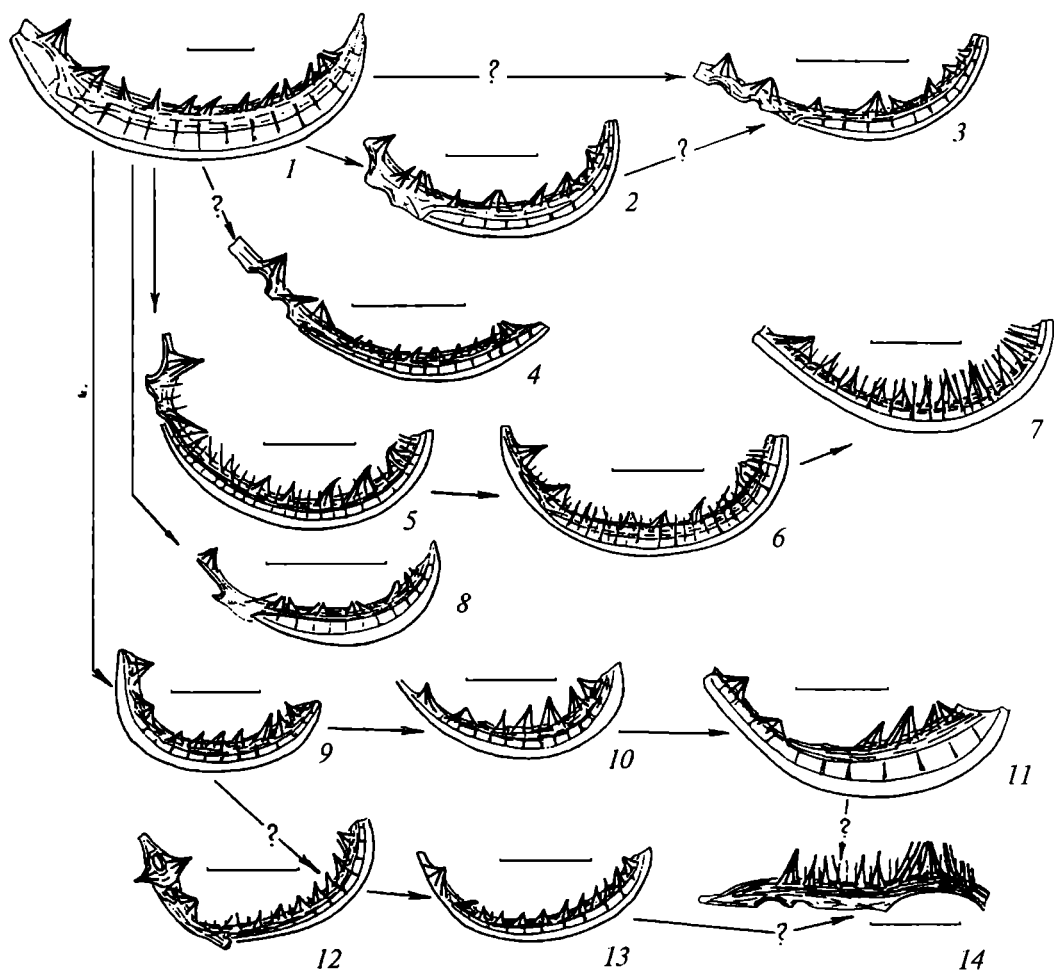


Fig. 1. Probable evolutionary transitions between the types of mantle musculature in *Pisidium* s. l.: 1 – *P. casertanum* (initial type), 2 – *P. personatum*, 3 – *P. obtusale*, 4 – *P. hibernicum*, 5 – *P. lilljeborgi*, 6 – *P. henslowanum*, 7 – *P. supinum*, 8 – *P. conventus*, 9 – *P. pulchellum*, 10–11 – *P. subtruncatum*, 12 – *P. nitidum*, 13 – *P. pseudosphaerium*, 14 – *P. milium*. Scale bar 1 mm.

retractors (most of *Pisidium* s. l.), joining of the branchial opening to the pedal slit with retaining a pair of retractors (*P. moitessierianum* + *P. (Afropisidium) spp.* + *P. (Odhneripisidium) spp.*). Parallel reduction of siphons probably took place in *P. conventus*. Position of the branchial siphon retractors (in this species they are rudimentary) indicates that branchial opening was overgrown by the presiphonal suture of mantle (for details see Korniushev, 1996b).

The long pre-siphonal fusion (suture) of mantle was first noticed in some species of *Pisidium* by Odhner (1929). Meier-Brook (1986) considered it a synapomorphy for *P. pulchellum*, *P. subtruncatum*, *P. pseudosphaerium* and *P. milium*. However, this condition was found in *P. nitidum* as well (Korniushev, 1992).

The author has demonstrated that elongation of the suture is associated with certain rearrangement of the pedal slit musculature, particularly of the inner radial muscle bundles. Probable evolutionary relationships between the types of the mantle muscles arrangement are shown in the Fig. 1.

The following condition is the most common in *Sphaerium*, *Musculium*, and *Pisidium* (found in *P. amnicum*, *P. subtilestriatum*, *P. casertanum*) (Fig. 1, 1): no shortening of pedal slit, many bundles of equal size evenly arranged along its edge. The mentioned groups are not closely related and thus the described condition well represents plesiomorphic state. Principal derived conditions found in *Pisidium* s. l. are the following:

- concentration of muscles in a few bundles with the strongest ones being placed in the middle part of pedal slit: *P. personatum*, *P. hinzi*, *P. obtusale* (Fig. 1, 2-3); the similar pattern is observed in *P. conventus* (Fig. 1, 8);
- general reduction of inner radial mantle muscles with desintegration of their bundles, especially in the posterior section of pedal slit: *P. lilljeborgi*, *P. henslowanum*, *P. supinum* (Fig. 1, 5-7);
- strong anterior concentration of muscles due to elongation of pre-siphonal fusion: *P. pulchellum* and *P. subtruncatum* (Fig. 1, 9-11);
- elongation of pre-siphonal fusion followed by some reduction of inner radial muscle bundles and their even concentration along the pedal slit: *P. nitidum*, *P. pseudosphaerium* (Fig. 1, 12-13); this condition may be derived from that taking place in *P. pulchellum* where anterior concentration of muscles is not so advanced as in *P. subtruncatum*.

The case observed in *P. milium* is similar to that of *P. subtruncatum* in a very short pedal slit and strong concentration of muscles. However, no anterior shift of bundles (so peculiar in *P. subtruncatum*) is visible (Fig. 1, 14). In this aspect, the "milium" type of musculature is more related to that occurring in *P. nitidum* and *P. pseudosphaerium*, and probably might originate from the common ancestor of these species.

Considerable reduction of muscle bundles takes place in *P. hibernicum* as well. However, the pattern of their arrangement is quite specific and its independent development is highly probable (Fig. 1, 4).

Gills. It is assumed usually that general trend of ctenidium evolution in sphaeriids is reduction (Meier-Brook, 1970). Korniushev (1996a) suggested to evaluate the outer demibranch reduction quantitatively, by counting filaments between the anterior edges of the inner and outer demibranchs. Statistically significant differences in these characters were found between many species of *Pisidium* s. l. (Korniushev, 1997a).

Heterogeneity of gill characters within *P. casertanum* is also notable (Korniushev, 1997a). In particular, the form identified with *Pisidium globulare* Clessin is distinguished by large outer demibranch, which makes it possible to suppose specific status of the latter.

It is also important that in *P. amnicum* the outer demibranch is much more reduced than in *P. subtilestriatum*; it is more shifted posteriorly and appears later in on-

togenesis (Korniushev, 1996a, 1997a). The second lamella of the outer demibranch is constantly present in *P. subtilestriatum*, but not in *P. amnicum* (Korniushev, 1996b).

It is generally assumed, that the more reduced is outer demibranch – the more advanced is the phylogenetic position of the taxon. From this I conclude, that the initial (ancestral) position of the outer demibranch in *Pisidium* s.l. is at the 7th or 8th filament of the inner one. This condition is the most common and occurs in *P. subtilestriatum*, *P. obtusale*, *P. henslowanum*, *P. hibernicum*, *P. nitidum* and *P. pseudosphaerium* (Korniushev, 1997a). This seems to be an important apomorphy, because in *Sphaerium* and *Musculium* the outer demibranch begins at the 5th filament of the inner one (Korniushev, 1996a, 1997a). Parallel reduction of gills in less closely related taxa is highly probable. It is shown, that the outer demibranch in *P. globulare* appears in rather late stages of development (Korniushev, 1996a) and in the course of ontogenesis evidently enlarges anteriorly. Therefore, the conspicuous size of the organ should be considered in this case an apomorphy.

Complete reduction of the outer demibranch is observed in the group, described by Odhner (1921) as a subgenus *Neopisidium*. Heterogeneity of the siphonal muscles patterns and brood pouch arrangement (see below) in this group indicate, that in *P. conventus* reduction occurred independently from the other species.

Brood pouch. Taxonomic significance of this organ was first analysed by Meier-Brook (1970), who discovered different locations of brood pouch anlagen in *Pisidium* s. l. Korniushev (1992) distinguished between 4 types of brooding in Pisidiidae. Euperid type (incubation of large eggs in the inter-lamellar space without any brood pouch) was considered an ancestral, pisidiid (one brood pouch in the upper part of inner demibranch), euglesid (one pouch, but with lower position) and sphaeriid (several brood pouches) types being derived from that. The latter type was considered to be the most advanced. On the contrary, Mansur & Meier-Brook (1992) considered the multi-pouch condition of *Sphaerium* and *Musculium* plesiomorphic.

It is necessary to mention that *P. amnicum* and *P. subtilestriatum* considered closely related since Odhner (1940) have different types of brood pouches: in the latter species they are of euglesid, not of pisidiid type.

Some new facts were revealed in the meantime. Oogenesis in *Eupera* appeared to be quite peculiar (Mansur & Meier-Brook, in press), there was no evidence that *Sphaerium* had such an ancestor. Simultaneous incubation of several broods without formation of brood pouch (in the interlamellar space of the inner demibranch) was discovered in corbiculids, namely in *Neocorbicula limosa* (Maton) (Ituarte, 1994). Close relationship between corbiculids and sphaeriids is still not evident (Mansur & Meier-Brook, 1992) and we do not think that the latter might originate from *Neocorbicula*. But parallel evolution of breeding habits in 2 families seems to be very probable and the common ancestor of *Sphaerium* and *Pisidium* might have the mode of brooding similar to that in the mentioned species. The sphaeriid type might develop on this base and thus should be considered plesiomorphic. The other argument in favour of plesiomorphic nature of this state is that it is always associated with plesiomorphic condition of siphons and gills (in *Sphaerium* and *Musculium*). Transition from the multi-pouch state to the uni-pouch one might be caused by size reduction, as supposed by Meier-Brook (1970).

Despite the different views on evolution of the brooding organs, Meier-Brook (1970) and Korniushev (1992) agreed that the upper position of the brood pouch anlage described in *Pisidium amnicum*, *P. moitessierianum*, *P. (Afropisidium)* and *P. (Odhneripisidium)* species, is plesiomorphic in respect to the lower position common to other *Pisidium* s.l. In the light of the new hypothesis presented here, another aspect of the problem appears. The lower position is similar to that in *Sphaerium* and *Musculium* and may be derived from such directly. If this is true, then the lower position of the brood pouch anlage is plesiomorphic. Thus, the apo/plesiomorphic condition in

position of the brood pouch anlage cannot be determined with certainty. This problem needs further investigation.

Peculiar brood sac structure (only each 2nd filament contributes to its formation) was noticed in *P. henslowanum* and *P. lilljeborgi* by Odhner (1929). Meier-Brook (1970, 1986) considered condition observed in these two species unique in the genus and that's why regarded it as an apparent apomorphy. However, Korniushtin (1992) found it also in *P. amnicum* and *P. subtilestriatum* and concluded that it should be a plesiomorphy. Alternating filament participation in the brood sac in *P. amnicum* and *P. subtilestriatum*, as well as in *P. supinum* and *P. waldeni*, was confirmed by Korniushtin (1996b). Despite the primitive state of many characters in *P. amnicum* and *P. subtilestriatum*, I assume that arguments for plesiomorphic nature of their filament arrangement are not sufficient. Convergent evolution of this condition is highly probable.

Nephridium. Taxonomic and phylogenetic significance of nephridium characters is discussed by Mansur & Meier-Brook (1992) and Korniushtin (1997b). Remarkable similarity between *Musculium* and *Pisidium* s. l. should be mentioned in this respect. The distinct type of nephridium with the lateral loop lying on the dorsal surface reported for *P. moitessierianum*, *P. (Afropisidium)* and *P. (Odhneripisidium)* (Korniushtin, 1997b) is probably an apomorphy in respect to that known for the majority of *Pisidium* s. l. Some other similarities and differences in the dorsal lobe characters between species were also described by the author. Distinguished were the closed type of nephridium with the branches of dorsal lobe tightly adjoining each other and the open one where a small part of pericardial tube is visible between these branches. The first type was considered a plesiomorphic state in *Pisidium* s. l. (Korniushtin, 1997b). Some differences in proportions of the dorsal lobe were noted. It is evident, that configuration of the dorsal lobe may provide additional support for grouping, but plesiomorphic vs apomorphic state in this case can hardly be decided on.

The anatomical data presented above are summarized (with a certain degree of simplification) in the following list:

I. Subgeneric characters:

1. Siphons: 1.1 – two siphons, both tubular, 1.2 – upper (anal) siphon and a branchial opening, 1.3 – branchial opening merged to the pedal slit;
2. Siphonal musculature: 2.1 – three pairs of retractors (a pair by the anal siphon and two pairs by the branchial one), 2.2 – two pairs of retractors (one pair by each opening);
3. Structure of outer demibranch: 3.1 – both lamellae (inner and outer) normally developed, 3.2 – inner lamella reduced, 3.3 – only outer lamella present, 3.4 – outer demibranch absent;
4. Brood pouches: 4.1 – multiplied pouches (sphaeriid type), 4.2 – single pouch;
5. Brood pouch position: 5.1 – upper (pisidiid type), 5.2 – lower (euglesid type);
6. Position of nephridium lateral loop: 6.1 – ventral, 6.2 – latero-dorsal.

II. Specific characters:

1. Presiphonal suture: 1.1 – short, 1.2 – elongated;
2. Development of inner radial muscles: 2.1 – strong bundles, 2.2 – weak bundles, 2.3 – profound reduction with desintegration of some bundles;
3. Arrangement of muscle bundles: 3.1 – even, 3.2 – concentration in the middle part of mantle, 3.3 – concentration in the anterior part, 3.4 – concentration in two large bundles;
4. Position of outer demibranch: measured by ordinal number of the inner demibranch filament corresponding to the anterior edge of the outer demibranch;
5. Structure of brood pouch: 5.1 – each filament contributes to its formation, 5.2 – only each second filament contributes;
6. Type of nephridium: 6.1 – closed, 6.2 – open;
7. Proportions of the dorsal lobe: 7.1 – elongated, 7.2 – square, 7.3 – broad.

Phylogenetic implications. 1. Relations between the major subgroups of *Pisidium* s. l. Character states found in these taxa are shown in the Table 1. Genus *Musculium* regarded as a sister taxon of *Pisidium* s. l. by Mansur & Meier-Brook (1992) was selected as an outgroup for this analysis. The group under consideration is characterized by reduced state of several organs and structures: mantle edge and its musculature, gills and brood pouches (Table 1, Fig. 2). Repetition of each reduction is

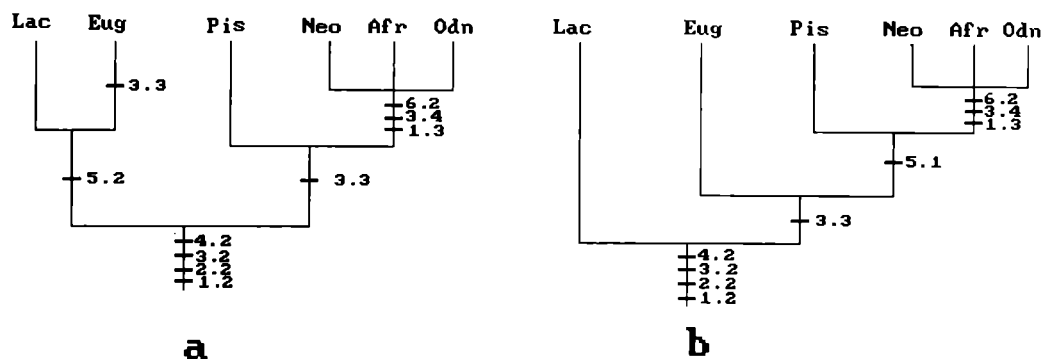


Fig. 2. Phylogenetic relations of the major groups distinguished within *Pisidium* s. l.: Lac — *Lacustrina*, Eug — *Euglesa*, Pis — *Pisidium* s. str., Neo — *Neopisidium*, Afr — *Afropisidium*, Odn — *Odhneripisidium*; Principal apomorphies are shown, their numbers correspond to those in the Table 1.

Table 1. States of anatomical characters in subgeneric groups distinguished within *Pisidium* s. l. (the first figure is the number of character, the second indicates its state, explanations are in the list of characters)

Characters	1	2	3	4	5	6
<i>Musculium</i> (outgroup)	1.1	2.1	3.1	4.1	5.2	6.1
<i>Lacustrina</i>	1.2	2.2	3.2	4.2	5.2	6.1
<i>Euglesa</i>	1.2	2.2	3.3	4.2	5.2	6.1
<i>Pisidium</i> s. str.	1.2	2.2	3.3	4.2	5.1	6.1
<i>Neopisidium</i>	1.3	2.2	3.4	4.2	5.1	6.2
<i>Odhneripisidium</i>	1.3	2.2	3.4	4.2	5.1	6.2
<i>Afropisidium</i>	1.3	2.2	3.4	4.2	5.1	6.2

proposed. If the pisidiid type is plesiomorphic, we have 2 sister groups (Fig. 2a). One group comprises *P. amnicum* and *P. moitessierianum*, together with *Odhneri-* and *Afropisidium*. Here only the reduced descending lamella of outer demibranch might be a synapomorphy, but the same state should independently derive in the other group (*Euglesa*). If one excludes *P. amnicum*, the remaining group will be well defined by reduction of the outer demibranch, merging of branchial opening with the pedal slit and a peculiar type of nephridium. The other large group includes *P. subtilestriatum*, all traditional species of *Eupisidium* (sensu Odhner, 1940) and *P. conventus* and is defined by the lower position of brood pouch.

If the lower position of the brood pouch (euglesid type of breeding) is a plesiomorphy (Fig. 2b), then *P. subtilestriatum* with its well developed outer demibranch would become a sister group of that group which includes all the remaining species. In this case, upper position of the pouch would be a good synapomorphy for the group including *P. amnicum*, *Neopisidium* and related taxa.

In the both cases, we have four major species groups (subgenera or even higher taxa), with their relationships not yet clarified. *Pisidium* s. str. is represented in Palearctic only by *P. amnicum*. The next group includes species of the following subgenera in the sense of Kuiper (1962): *Neopisidium* (except *P. (N.) conventus*), *Odhneripisidium* and *Afropisidium*. If accept Boettgers (1961) point of view on type species designation in *Neopisidium*, the latter name is available for the whole group.

Contrary to the cladograms suggested by Meier-Brook (1986), I consider the group including *P. subtilestriatum* and North American *P. idahoense* Roper not closely related to *P. amnicum*. Distinct phylogenetic position of the first two species is supported by the larger size of the outer demibranch, presence of second lamella in it and lower position of the brood pouch. *P. idahoense* is the type species of *Lacustrina* Sterki, which may be attributed to the group as a generic or subgeneric name (Starobogatov & Streletskaia, 1967). It is necessary to mention here, that identity of *P. di-*

possible, but parallel development of their peculiar combination seems to be improbable, thus monophyly of *Pisidium* s. l. is well supported.

As shown above, it is not clear now which position of the brood pouch (upper or lower) represents apomorphic state. Therefore, two different cladograms on subgeneric level are

Table 2. States of anatomical characters in species of the group *Euglesa* (character 4 is the number of filament where outer demibranch anterior edge is placed, other designations are the same as in the character list)

Characters	1	2	3	4	5	6	7
<i>Pisidium subtilestriatum</i> (outgroup)	1.1	2.1	3.1	7-8	5.2	6.1	7.1
<i>P. casertanum</i>	1.1	2.1	3.1	10-15	5.1	6.1	7.2
<i>P. globulare</i>	1.1	2.1	3.1	5-6	5.1	6.1	7.2
<i>P. personatum</i>	1.1	2.1	3.2	8-12	5.1	6.1	7.2
<i>P. obtusale</i>	1.1	2.1	3.2	8-10	5.1	6.1	7.2
<i>P. hinzi</i>	1.1	2.1	3.2	7-8	5.1	6.1	7.2
<i>P. nitidum</i>	1.2	2.2	3.2	7-8	5.1	6.2	7.3
<i>P. pseudosphaerium</i>	1.2	2.2	3.2	7-8	5.1	6.2	7.2
<i>P. milium</i>	1.2	2.1	3.4	9-11	5.1	6.2	7.3
<i>P. subtruncatum</i>	1.2	2.1	3.3	9-11	5.1	6.1	7.3
<i>P. pulchellum</i>	1.2	2.1	3.3	9-11	5.1	6.1	7.3
<i>P. hibernicum</i>	1.1	2.2	3.1	7-8	5.1	6.1	7.2
<i>P. henslowanum</i>	1.1	2.3	3.1	7-9	5.2	6.2	7.2
<i>P. supinum</i>	1.1	2.3	3.1	7-9	5.2	6.2	7.2
<i>P. lilljeborgi</i>	1.1	2.2	3.1	8-11	5.2	6.2	7.2
<i>P. waldeni</i>	1.1	2.2	3.1	7-9	5.2	6.2	7.2
<i>P. conventus</i>	1.1	2.2	3.2	—	5.1	6.1	7.2

latatum Westerlund, 1897 and *P. subtilestriatum* was shown (Starobogatov & Streletskaja, 1967) and in Russian literature *P. subtilestriatum* is referred to as *Lacustrina dilatata* (Westerlund).

The name for remaining group is a painful problem. The eldest available name is *Euglesa* Leach 1851 (Pirogov, Starobogatov, 1974), but it is not unanimously recognised as valid (Kuiper, 1995). A lot of other names are used in the recent literature: *Casertiana* Fagot 1892 (Adler, 1994), *Cymatocyclas* Dall 1903 (Zeissler, 1971), etc. The final decision on this matter can be made only after thorough analysis of all alternatives. Until it is completed, the group is provisionally designated below as *Euglesa* accepting this name in the sense of Pirogov & Starobogatov (1974).

2. Affinities of species within *Euglesa*. As shown above, *P. subtilestriatum* represent a distinct taxon closely related to the group observed here. Therefore it is selected as an outgroup (Table 2). Concluding from the analysis of plesio/apomorphies, the hypothetic common ancestor of *Euglesa* can be described as follows: shell relatively large, umbo near the middle position, prae-siphonal fusion of the mantle short, pedal slit with not less than 7 bundles of radial muscles, evenly arranged and of equal size; outer demibranch with one lamella, its anterior edge approximately at the 7th filament of the inner one; nephridium of the closed type, its dorsal lobe elongated or rectangular. *Pisidium casertanum* is rather similar to this groundplan, but has more reduced outer demibranchs.

Several species groups can be distinguished on different levels of affinity in the taxon under consideration. The group comprising *P. henslowanum*, *P. supinum*, *P. lill-*

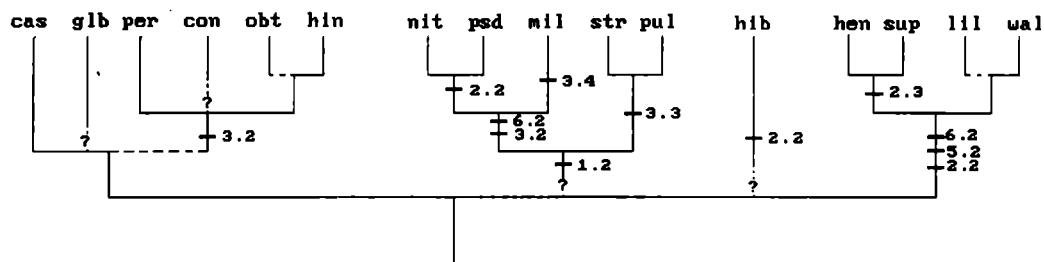


Fig. 3. Phylogenetic relations of species within the subgenus *Euglesa*: cas — *P. casertanum*, glb — *P. globulare*, per — *P. personatum*, con — *P. conventus*, obt — *P. obtusale*, hin — *P. hinzi*, nit — *P. nitidum*, psd — *P. pseudosphaerium*, mil — *P. milium*, str — *P. subtruncatum*, pul — *P. pulchellum*, hib — *P. hibernicum*, hen — *P. henslowanum*, sup — *P. supinum*, lil — *P. lilljeborgi*, wal — *P. waldeni*

jeborgi and *P. waldeni* is well defined by a peculiar structure of the brood sac, by the common trend of mantle musculature reduction and by the open type of nephridium (Table 2, Fig. 3). If this group is regarded as a taxon, the name *Henslowiana* Fagot 1892 should be attributed to it. Among the species mentioned, *P. lilljeborgi* and *P. waldeni* share plesiomorphic condition of mantle musculature (relatively strong bundles), but no reliable synapomorphies were found in these species earlier considered closely related (Meier-Brook, 1986). In *P. henslowanum* and *P. supinum*, the bundles are especially weak, which is probably a synapomorphy (umbonal folds are the another tentative synapomorphy).

Another two well defined species pairs are *P. pulchellum* — *P. subtruncatum* and *P. nitidum* — *P. pseudosphaerium*. Each pair is characterized by some derived type of mantle musculature; the available names are *Pseudeupera* Germain 1913 and *Cingulipisidium* Pirogov et Starobogatov 1974.

P. milium has some similarities to *P. subtruncatum*, *P. nitidum* and *P. pseudosphaerium*, but its connection with the *P. nitidum* — *P. pseudosphaerium* group seems to be more probable. Besides mantle musculature discussed above, similarity in nephridium configuration should be mentioned (Korniushtin, 1997b). Thus, *P. milium* can be tentatively included in *Cingulipisidium*. All five species with the elongated mantle fusion (*P. pulchellum*, *P. subtruncatum*, *P. nitidum*, *P. pseudosphaerium* and *P. milium*) can be also connected on a certain level.

Relations between the remaining species are rather intricate. *P. obtusale* and *P. hinzi* (the group *Cyclocalyx* Dall 1903) are traditionally considered to be related with the following similarities: small inflated shell and short hinge. However, phylogenetic status of these characters was not investigated. Korniushtin (1996b) reported for both species reduced number of mantle muscle bundles. The latter character is probably an apomorphy also shared by *P. personatum*. On the other hand, *P. personatum* is similar to *P. casertanum* conchologically, variation ranges in many characters touch each other or even overlap (Korniushtin, 1996b). However, no synapomorphies were found for this pair. If the similarity between *P. personatum*, *P. obtusale* and *P. hinzi* in mantle musculature is a synapomorphy, then there is another distinct group of 4 species (*Euglesa* s.str.): *P. casertanum*, *P. personatum*, *P. hinzi* and *P. obtusale*. The distinct position of *P. globulare* should be noted, but its affinities are not defined.

No reliable affinities of *Pisidium hibernicum* can currently be defined. Having reduced muscle bundles, it shows some similarity to the group of *P. henslowanum*, but parallelism seems to be more probable in this case, as mentioned above.

The same situation is with *P. conventus*. It is characterized by lower position of brood pouch and is surely derived from a common ancestor of *Euglesa*. Relatively strong muscles of the pedal slit resemble those of *P. casertanum* and *P. personatum*. This similarity is certainly due to symplesiomorphy. Certain reduction of the muscle bundles number is probably a synapomorphy with *P. personatum* group. Profound reduction of siphons and gills observed in this species in all probability was independent from the reductions taking place in the other *Neopisidium* species, therefore it should be excluded from the mentioned subgenus and observed within the group *Euglesa*.

Since most of the species included in subgenus *Odhneripisidium* are distributed outside Palearctic, their relations are beyond the framework of this paper.

Acknowledgements. The author is greatly indebted to Dr. Claus Meier-Brook (Tropenmedizinisches Institut, Universität Tübingen) for the kind attention to this investigation and, particularly, for the numerous comments and suggestions on the manuscript and cladograms. The visit to Tübingen was facilitated by Deutsche Akademische Austauschdienst (DAAD). The work was also supported by the joint grant of the International Science Foundation and Ukrainian Government (#K23100).

- Adler M.* Zur Systematik der europäischen Sphaeriiden // Corresp.-Blad. Ned. Malac. Ver. — 1994. — № 278. — S. 58–63.
- Boettger C. R.* Zur Systematic der in die Gattung *Pisidium* C.Pfeiffer gerechneten Muscheln // Archiv für Molluskenkunde. — 1961. — **90**, № 4/6. — S. 227–248.
- Iltuarte C. F.* Corbicula and Neocorbicula (Bivalvia: Corbiculidae) in the Parana, Uruguay and Rio de la Plata Basins // Nautilus. — 1994. — **107**, № 4. — P. 129–135.
- Korniushin A. V.* Taxonomic revision and phylogeny of *Euglesa* s. lato (Bivalvia: Euglesidae) // Zool. zhurn. — 1990. — **69**, № 7. — P. 42–54. (Russ., with Engl. summary).
- Korniushin A. V.* Anatomical aspects of the taxonomy and phylogeny of Pisidioidea (Bivalvia) / C.Meier-Brook (ed.). Proceedings of the 10th International Malacological Congress (Tübingen, 1989). — Tübingen, 1992. — P. 601–605.
- Korniushin A. V.* Generic and subgeneric division of pill clams (genus *Pisidium* s. l.) on the base of anatomical characters // Corresp.-blad Ned. Malac. Ver. — 1995a. — № 282. — P. 1–5.
- Korniushin A. V.* Anatomy of some pill clams from Africa, with the description of new taxa // Journ. Moll. Stud. — 1995b. — **61**. — P. 163–172.
- Korniushin A. V.* Growth and development of the outer demibranch in freshwater clams: a comparative study // Annales Zool. — 1996a. — **46**. — P. 11–124.
- Korniushin A. V.* Bivalve molluscs of the superfamily Pisidioidea in the Palearctic region. Fauna, systematics, phylogeny. — Kiev: Schmalhausen Institute of Zoology, 1996b. — 176 pp. (In Russian).
- Korniushin A. V.* Patterns of gill structure and development as taxonomic characters in bivalve molluscs (Mollusca Bivalvia) // Ann. Zool. — 1997a. — **46**. — P. 245–254.
- Korniushin A. V.* A comparative investigation of nephridia in fingernail and pill clams (Bivalvia: Pisidioidea) // Malacol. Rev. — 1997b. — Suppl. 7. — P. 53–63.
- Kuiper J. G. J.* Note sur la systématique des pisidies // J. Conchyliol. — 1962. — **102**, № 2. — P. 53–57.
- Kuiper J. G. J.* De subgenera van *Pisidium*, een conclusie // Corresp.-blad. Ned. Malac. Ver. — 1995. — № 284. — S. 66–69.
- Kuiper J. G. J. & Hinz W.* Zur Fauna der Kleinmuscheln in den Anden (Bivalvia: Sphaeriidae) // Archiv für Molluskenkunde. — 1983 (1984). — **114**, № 4/6. — S. 137–156.
- Mansur M.-C. D. & Meier-Brook C.* Morphology of Eupera Bourguignat, 1854 and Byssanodonta Orbigny, 1843 and the phylogenetic affinities within the family Sphaeriidae (Bivalvia, Veneroidea) / Giusti, F. & Manganelli, G. (eds). Abstracts of the 11th International Malacological Congress. — Siena: Unitas Malacologica, 1992. — P. 335–336.
- Meier-Brook C.* Untersuchungen zur Biologie einiger *Pisidium*-Arten // Arch. Hydrobiol. Suppl. (Stuttgart). — 1970. — **38**. — S. 73–150.
- Meier-Brook C.* The question of subgrouping in *Pisidium* (Eulamellibranchiata: Sphaeriidae). Proceedings of the 8th International Malacological Congress (Budapest, 1983). — Budapest, 1986. — P. 157–160.
- Meier-Brook C.* Zehn Subgenera für achtzehn *Pisidium*-Arten? // Corresp.-Blad. Ned. Malac. Ver. — 1994. — № 276. — S. 8–14.
- Odhner N.* On the some species of *Pisidium* in the Swedish State Museum // Journ. Conchol. — 1921. — **16**, № 7. — P. 218–223.
- Odhner N.* Die Molluskenfauna des Tåkerns // Utgiven av K. Svenska vetenskapsakademien. — 1929. — **8**. — S. 1–130.
- Odhner N.* Über *Pisidium* aus Süd-Schweden // Arkiv för Zoologi. — 1940. — **32A**, № 11. — S. 1–15.
- Piechocki A.* The Sphaeriidae of Poland (Bivalvia, Eulamellibranchia) // Ann. Zool. — 1989. — **42**, № 12. — P. 249–320.
- Pirogov V. V. & Starobogatov Y. I.* Small bivalves of the family Pisidiidae from the Bolshoi Karabulak bayou in the Volga Delta // Zool. zhurn. — 1974. — **53**, № 3. — P. 325–337. (Russ., with Engl. summary).
- Stadnichenko A. P.* Perlivnyitsevi. Kulkovi. (Unionidae. Cycladidae) / Fauna Ukrayiny (Fauna of the Ukraine). T. 29. Molluski, vyp. 9. — Kiev: Naukova Dumka, 1984. — 384 pp. (Ukrainian).
- Starobogatov Y. I. & Streletskaia E. A.* Composition and zoogeographical characteristics of freshwater malacofauna of the East Siberia and northern part of the Far East // Trudy Zool. Inst. Akademii Nauk SSSR. — 1967. — **42**. — P. 221–268. (Russ., with Engl. summary).
- Zeissler H.* Die Muschel *Pisidium* Bestimmungstabelle für die Mitteleuropäischen Sphaeriacea // Limnologica. — 1971. — **8**, № 2. — S. 453–503.

УДК 574.8: 594

ГОМЕОМОРФИЯ: СУТЬ ЯВЛЕНИЯ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНЕТИКИ (НА ПРИМЕРЕ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ) *

В. В. Анистратенко

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина.

Получено 23 октября 1997

Гомеоморфия: суть явления и его значение для систематики и филогенетики (на примере брюхоногих моллюсков). Анистратенко В. В. — Явление гомеоморфии рассматривается как результат конвергентного или параллельного развития морфологически сходных форм из систематически необязательно родственных групп. Обсуждаются содержание термина, толкования его различными авторами и связь с понятиями конвергенция, параллелизм и дивергенция. Приводятся примеры, показывающие, что данное явление — одна из основных объективных причин серьезных затруднений как в систематике, так и в филогенетических реконструкциях конкретных групп. Широкое распространение гомеоморфии объясняется многократным и независимым формированием и последующим "тиражированием" оптимального для данных условий развития шаблонов формы и размеров организмов. Предложено объяснение причины многочисленности гомеоморф в пределах некоторых групп животных, которое сформулировано как *принцип процветания "средних"*: на всех этапах эволюции крупных таксонов процветают средние по уровню организации группы их форм.

Ключевые слова: Mollusca, Gastropoda, гомеоморфия, конвергенция, параллелизм, дивергенция, развитие, сходство, родство, систематика, филогения, эволюция, палеонтология.

Homeomorphy: the essence of phenomena and its significance for systematics and phylogeny (Gastropods as a model). Anistratenko V. V. — Homeomorphy is considered a result of convergent or parallel development of morphological similarity in organisms which are not closely related. The essence of term "homeomorphy", its interpretations by different authors and relations with the terms "convergence", "parallelism" and "divergence" are discussed. Particular examples showing the great confusing role of homeomorphy both in systematics and phylogenetical reconstructions are given. Wide prevalence of homeomorphy is explained by multiple and independent development of optimal patterns of shape and size in organisms with subsequent "printing" of these patterns. Explanation of the reason of numerous homeomorphies within some groups of animals is proposed. This explanation is formulated as a *Principle of prosperity of the ordinary*: during all stages of evolution of large taxons ordinary groups of their forms were more successful.

Key words: Mollusks, Gastropoda, homeomorphy, convergence, parallelism, divergence, development, similarity, relationship, systematics, phylogeny, evolution, paleontology.

...очень сходная по внешнему виду раковины нередко появляются у форм, далеко не близких между собой.

А. Борисьяк
"Курсь палеонтології" 1905, с. 207.

Термины и их определения. Связь гомеоморфии с сопряженными понятиями (конвергенция, параллелизм, дивергенция). Одной из непростых задач, которые приходится решать систематику, является выяснение причин расхождения (подчас весьма резкого) взглядов различных исследователей на видовое разнообра-

* Автор искренне признателен коллегам А. Н. Пиндрусу и проф. В. И. Монченко за участие в обсуждении данной работы, что помогло более четко сформулировать ее основные положения.

зие и классификацию тех или иных таксономических групп. Многочисленность случаев объединения под одним видовым названием двух и более видов, отнесения к одному роду форм, принадлежащих к разным родам, семействам и даже отрядам моллюсков (Анистратенко, 1990), вынуждает нас обсудить эту проблему более подробно. Следует признать, что расхождение во взглядах на самостоятельность или конспецифичность многих номинальных видов животных лишь отчасти базируется на исследовательской "субъективности". Последнюю следует понимать как различную оценку таксономического значения особей, уклоняющихся от "типичного" облика вида вследствие ненулевой изменчивости. Значительную роль в этом мы должны отвести широко распространенному (особенно среди беспозвоночных, имеющих наружный скелет — брахиопод, моллюсков, членистоногих и других групп) явлению конвергентного сходства форм, не связанных непосредственным родством, т. е. сходства, сформировавшегося на основе независимого развития приспособлений к сходным условиям обитания.

Для такого явления давно существует термин **"гомеоморфия"**, предложенный английским палеонтологом С. Бакменом для обозначения близкого внешнего сходства юрских брахиопод (Buckman, 1895). С тех пор термин довольно широко употребляется, преимущественно в палеонтологической литературе (Cloud, 1941, 1948; Шиманский, 1958, 1961; Ager, 1963; Lehmann, 1964; Cooper, 1972; Рауп, Стэнли, 1974; Багдасарян, 1975; Ильина и др., 1976; Невеская и др., 1986 и др.), применительно и к другим группам организмов. Однако общепринятого и однозначного толкования понятия "гомеоморфия" и сопряженных с ним понятий (конвергенция, дивергенция, параллелизм) не существует до сих пор, хотя необходимость этого очевидна. Как очевидна и необходимость подробного обсуждения связанного с этим явлением комплекса семантических и терминологических сложностей (Афанасьева, 1977, 1978; Амитров, 1978; Анистратенко, 1990).

Разберем вначале вопросы о содержании понятия, обозначаемого термином "гомеоморфия", и его связи с сопряженными понятиями и терминами.

Многочисленные определения гомеоморфии различными авторами довольно подробно обсуждает Г. А. Афанасьева (1977). Приведем некоторые из них, заимствованные у этого автора.

"Гомеоморфия — явление общего внешнего сходства, но различия в частных структурных деталях. Г. может встречаться в пределах или между таксономическими границами какого-либо отряда" (Cloud, 1941, с. 899).

"Гомеоморфия — сходство, иногда очень значительное, форм, принадлежащих одной группе организмов, но не связанных друг с другом непосредственно" (Шиманский, 1961, с. 119).

Гомеоморфия трактуется как сходство, сформировавшееся в результате либо конвергентной, либо параллельной эволюции (George, 1962).

Гомеоморфия — явление, при котором "одинаковые морфологические типы появляются снова и снова в различных стволах и, по-видимому, предполагают подобный образ жизни" (Ager, 1963, с. 48).

"Гомеоморфия — подобие по форме гомологичных органов; они могут быть изохронными или гетерохронными" (Lehmann, 1964, с. 138).

"Гомеоморфия — сходство организмов близких филогенетических ветвей, возникшее в результате параллельного развития в более или менее общих условиях обитания" (Коробков, 1966, с. 24).

"Гомеоморфия или конвергенция внешней формы" (Cooper, 1972, с. 1).

Легко видеть, что определение У. Лемана подразумевает обязательное происхождение групп, где обнаруживается гомеоморфия, от общего предка, а в определении Дж. Купера понятия "гомеоморфия" и "конвергенция" просто ото-

ждествляются, что означает возможность толкования в качестве гомеоморфных структур, сходных у неродственных организмов.

В работе Д. Раупа и С. Стенли "Основы палеонтологии" (1974) находим: "В ходе эволюции между двумя неродственными группами, ведущими сходный образ жизни, может возникнуть морфологическое сходство. Это явление называется *адаптивной конвергенцией*; сходные таксоны называются *гомеоморфами*. Некоторые биологи называют гомеоморфами два вида, представители которых неразличимы для неопытного наблюдателя. Но палеонтологи, как правило, используют этот термин просто для обозначения очень схожих между собой видов. Гомеоморфия иногда возникает в результате так называемой *параллельной эволюции* (или *параллелизма*), при которой две близкородственные группы с небольшими морфологическими различиями подвергаются с течением времени сходным эволюционным изменениям" (Рауп, Стэнли, 1974, с. 292).

В итоге спектр характеристик, определяющих гомеоморфию, получается весьма широким и в большой степени неопределенным. При этом ни одно из приведенных выше определений нельзя принять в их неизменной форме из-за неполноты и (или) серьезных противоречий, так же нелепо предлагать в качестве операционального определения некую среднюю сумму из различных трактовок понятия.

Безусловно, основная причина такого разночтения заключается в том, что С. Бакмен не дал четкого и однозначного определения предложенного им термина, и понимание "гомеоморфии" последующими исследователями складывалось интуитивно-произвольно. Тем не менее, можно попытаться на основе реконструкции авторского (принадлежащего Бакмену) понимания термина, с учетом современного состояния теоретических представлений в биологии, сформулировать определение термина "гомеоморфия" — как это сделала Г. А. Афанасьева (1977), а также обсудить значение и причины появления гомеоморф. Согласно Г. А. Афанасьевой (1977, 1978), из анализа авторского толкования данного термина следует, во-первых, что понятие "гомеоморфия" **не отражает процесс**, результатом которого является сходство, а **только фиксирует само наличие сходства** (результат); во-вторых, **степень родства** (по С. Бакмену) **не играет роли** при выявлении гомеоморфии. Добавлю, что С. Бакмен не оговаривает специально сходство условий обитания, как необходимый залог формирования гомеоморфии. Подводя итог в обсуждении термина, Г. А. Афанасьева (1977, с. 120) формулирует реконструированное определение "гомеоморфии" по С. Бакмену: "общее внешнее сходство (при различии в деталях) форм, не принадлежащих одному виду одного и того же рода, существующих одновременно (изохронная гомеоморфия) или в разное время (гетерохронная гомеоморфия)". Затем, ссылаясь на существенные изменения, произошедшие в систематике брахиопод за истекшее время, Г. А. Афанасьева предлагает современную модификацию определения: "...общее внешнее сходство (при различии во внутреннем строении и деталях наружного строения) форм, не принадлежащих одному и тому же таксону в пределах класса..." (там же, с. 121). Характерно, что модификация состоит в предложении принять **класс** в качестве наиболее крупного таксона, внутри которого развито явление гомеоморфии. Очевидно, что и в этом случае степень родства остается тем же камнем преткновения, что и в других определениях, кроме Бакменова, где степень родства не играет роли (см. выше). Следовательно, принять такое определение тоже затруднительно.

Итак, из авторского толкования "гомеоморфии", а также из определения Г. А. Афанасьевой, видно: гомеоморфия — **результат** (явление, эффект) некоего **процесса** формирования внешнего сходства у представителей даже неродственных групп. Между тем для такого **процесса** (в результате которого по-

являются гомеоморфы) существует название, предложенное Ч. Дарвином — *конвергенция*.

Конвергенция в Дарвиновском толковании — это "...близкое сходство строения в изменившихся потомках очень далеко отстоящих одна от другой форм. Форма кристаллов определяется исключительно игрой молекулярных сил, и потому неудивительно, если несходные вещества принимают иногда сходные формы." (Дарвин, 1952, с. 172). Не случайно многими исследователями (см., например, определение Дж. Купера — Соорег, 1972) гомеоморфия и конвергенция просто отождествляются. Конечно, неслучайность такого отождествления не делает его правомерным, поскольку вполне очевидно, что процесс (в данном случае — конвергенция) и его результат (гомеоморфия) — отнюдь не одно и то же, и должны обозначаться разными терминами. Вообще, представляется в принципе неправомерным отождествление, в том числе терминологическая омонимизация, любого процесса и его результата.

Если признать, что процессом, в результате которого появляются гомеоморфы, является **конвергенция**, автоматически будет необходимо снять всякие таксономические ограничения с области применения термина "гомеоморфия". Из того, что процесс конвергентного развития сходства (конвергенция) не имеет и в принципе не может иметь каких-либо таксономических пределов, следует то же самое для результата данного процесса.

Гомеоморфами, как представляется, можно именовать сходные по облику формы, возникшие в результате не только конвергенции. "Истинный параллелизм обусловлен реакцией организмов с общей наследственностью на сходные давления отбора. В случаях, когда нет общей наследственности, эволюционный параллелизм правильнее называть конвергенцией" (Майр, 1974, с. 403). Анализ многих других определений и примеров параллелизма (в том числе Дарвиновских) показывает, что формирование внешнего сходства на основе "кровного" родства *по результату* невозможно отделить от такового при конвергентном формировании сходства. Поэтому результаты **параллельного** развития (при условии, конечно, формирования более или менее выраженного сходства) вполне резонно также именовать гомеоморфиями.

Кстати, термин "гомеоморфия" применяется также "...для обозначения крайних степеней независимо приобретенного сходства отдельных негомологичных структур организма" (Палеонтологический словарь, 1965, с. 92).

Итак, поскольку в определении гомеоморфии степень родства не имеет значения (по Бакмену) и, поскольку гомеоморфию вполне правомерно рассматривать как результат конвергентного или параллельного формирования внешнего сходства (облика), можно предложить следующее определение:

Гомеоморфия — результат конвергентного или параллельного развития или усиления внешнего сходства (облика) у представителей необязательно родственных таксонов.

В такой формулировке определение гомеоморфии: 1) не противоречит авторскому пониманию термина; 2) позволяет четко отделить внешнее сходство от процессов, приведших к его формированию; 3) подчеркивая необязательность родства, охватывает как "конвергенции", так и "параллелизмы"; 4) не ограничивает гомеоморфию рамками каких-либо таксонов; 5) не оговаривая причины формирования внешнего сходства (например, сходных условий обитания и т. п.), позволяет считать гомеоморфными сходные по облику организмы из разных экологических групп.

О. В. Амитров (1978) справедливо рассматривает гомеоморфию как частный случай конвергентного сходства. Это вполне понятно, поскольку гомеоморфия обозначает только **внешнее** сходство. Имеется множество примеров конвергентно возникшего (или сохранившегося при параллельном развитии) сходства

в анатомических, тканевых, физиологических, биохимических и других признаках (Воробьева, 1980, 1985; Иорданский, 1982; Рыжиков, Ошмарин, 1985; Татаринов, 1985; Иванов, 1988; Иванов, Старобогатов, 1990; Старобогатов, 1990 и др.). Именовать эти случаи сходства гомеоморфиями, конечно, нет оснований. Очень вероятно, что для данного явления со временем потребуется ввести особый термин, от "навязывания" которого пока следует воздержаться. Замечу только, что для части подобных случаев (а именно — для явления вторичного усиления сходства гомологичных *органов* в результате параллельной эволюции), давно существует особый термин — "*гомойология*" (предложен Л. Платэ в 1922 г.).

В то же время "гомеоморфию", как показано, не следует ограничивать обозначением внешнего сходства, возникшего конвергентно, а использовать также для обозначения сходства, возникшего параллельно. Гомеоморфиями вполне могут быть названы также и результаты формирования сходства на основе гомоплазии — вторичной гомологии или сходства по признакам, отсутствовавшим у общих предков. Гомоплазия возникает в процессе параллельной эволюции как независимое проявление комплекса свойств, унаследованных от общих предков каждым из независимых потомков (Палеонтология..., 1995, с. 66).

"Конец достигается один и тот же, но пути его достижения, хотя по внешнему виду и кажутся теми же самыми, существенно различны. Принцип, ранее указанный под названием *аналогичных изменений*, вероятно, часто проявляется в этих случаях, т. е. члены одного и того же класса, хотя и связанные только отдаленным родством, унаследовали так много общего в своем строении, что способны под влиянием сходных причин и изменяться сходным образом; а это, очевидно, способствует приобретению путем естественного отбора частей или органов, весьма похожих друг на друга, независимо от прямой унаследованности от общего предка" (Дарвин, 1952, с. 404).

Явлением, противоположным конвергенции, считается дивергенция (или расхождение признаков), трактуемая Ч. Дарвином как "...возникновение все более *разнообразных* (курсив мой — В. А.) существ в потомствах от общей родоначальной формы" (Дарвин, 1952, с. 162). Более широкое понимание — возникновение и усиление различий (уменьшение сходства) между таксонами в процессе эволюции, позволяет толковать расхождение таксонов от общего предка, как частный случай дивергенции (Амитров, 1978). Надо признать, что для **результата** процесса дивергенции, а именно — усиления различий (или, что то же самое — уменьшения сходства) между таксонами, происходящими от общего предка, пока нет отдельного термина, "симметричного" (однопланового и противоположного) термину "гомеоморфия". Конечно, нужда в таком термине не бесспорна, однако в ряде случаев, видимо, будет удобно обозначать охарактеризованный выше результат **дивергентного развития внешних отличий у представителей обязательно родственных таксонов "гетероморфией" или "дивергоморфией"**.

Значение гомеоморфии для конкретных систематических ревизий. Вопрос о значении гомеоморфии (как бы ее не называли) при конкретных попытках систематических ревизий и филогенетических реконструкций был актуальным всегда.

Ч. Дарвин подчеркивал, что имеется "...важное различие между действительным сходством (обусловленным близким "кровным" родством — В. А.) и сходством аналогичным или обусловленным приспособляемостью" (Дарвин, 1952, с. 403). И далее: "При воззрении, что действительное значение признаков для классификации измеряется тем, насколько они указывают на происхождение, можно легко понять, почему аналогичные признаки или особенности при-

способления, будучи весьма важными для благоденствия живых существ, почти не имеют значения в глазах систематика. Животные, принадлежащие к двум весьма различным линиям происхождения, могут приспособиться к сходным условиям и потому приобрести большое внешнее сходство, но *такого рода сходство не указывает на кровное родство, а скорее скрывает его*" (курсив мой — В. А.) (там же, с. 403).

Однозначно путающее значение гомеоморфии особенно отчетливо при построении системы и филогении, когда исследователь привлекает палеонтологический материал, исходно ограниченный внешней морфологией (раковины, отпечатки, следы и т. п.) организмов.

Случаи гомеоморфии среди ископаемых беспозвоночных давно и широко известны в литературе. Так, "...во всех справочниках и учебниках по палеонтологии отмечается сходное бокаловидное очертание брахиопод (*Richgofenia*), кораллов (*Rugosa*) и моллюсков (*Rudista*)" (Чельцов, 1964, с. 72).

Примерами необычайного сходства в очертаниях и внешнем облике раковины могут служить акчагыльские двустворчатые моллюски родов *Mastra* и *Avicardium* (из разных семейств); такое поразительное и сильно затрудняющее работу систематика сходство — нередкий случай (Чельцов, 1964). Морфологическое сходство многих олигоценовых, миоценовых и плиоценовых кардииид обусловлено не непосредственным родством, а конвергенцией. Огромное количество гомеоморф известно из разных групп моллюсков, развивавшихся в сменявшихся друг друга бассейнах Паратетиса, что зачастую приводит к серьезным погрешностям в реконструкции их генетических связей. Возникновение и широкое развитие гомеоморфии у моллюсков в неогеновых бассейнах восточного Паратетиса считается обусловленным сходной генетической основой родоначальных видов и их развитием в сходных условиях (Багдасарян, 1975; Ильина и др., 1976; Парамонова, 1979; Невеская и др., 1986). Л. Ш. Давиташвили (1970) рассматривает эволюцию сарматской и акчагыльской фауны как пример параллелизма, осуществлявшийся на основе аналогической (по Дарвину) или гомологической (по Вавилову) изменчивости.

В ряде случаев внешнее сходство (гомеоморфия) сочетается с таковым во внутреннем устройстве. В пределах надотряда *Ammonoidea* известно значительное количество случаев поразительного сходства внешнего и внутреннего строения таксонов моллюсков, принадлежащих к разным отрядам или семействам. Имеются прямые данные, свидетельствующие о независимом и негомологичном развитии большого числа сходных признаков у поздних представителей далеких по родству ветвей аммоноидей. Представители подотрядов *Pinacoceratina* и *Prolecanitina* сходны не только по внешней форме раковины, но и по ее внутреннему строению: и те и другие имеют обычно вентральное положение сифона на всех стадиях онтогенеза (Захаров, 1977). Характерно, что некоторые из признаков аммоноидей, возникшие параллельно в разных отрядах, коррелятивно связаны между собой (например, форма раковины и число гидростатических камер).

Имеется множество примеров конвергенций в эволюционном развитии радул гастропод (Старобогатов, 1990) и цефалопод (Иванов, Старобогатов, 1990). Строго говоря, сходство во внутреннем строении разных таксонов нельзя называть гомеоморфным (по определению). Часть таких случаев следует именовать **гомойологией**, а часть (тканевые, биохимические и др. сходства), вероятно, нуждаются в особом термине (см. выше).

С обсуждаемой проблемой нам неоднократно приходилось сталкиваться при систематической ревизии ряда групп из подкласса гребнежаберных моллюсков (*Gastropoda*, *Pectinibranchia*). Гомеоморф среди гребнежаберников изученных отрядов довольно много (Анистратенко, 1990; Анистратенко, Стадниченко,

1995). Виды рода *Hydrobia* почти неотличимы по облику раковины и размерам от видов рода *Pseudopaludinella*. Обособленность данных родов строго доказывается существенными различиями в устройстве половой системы и биологии этих животных — гидробии развиваются со стадией пелагической личинки, псевдопальюдинеллы — без таковой. Виды рода *Mutiturbella* считались принадлежащими семейству Rissoidae; анализ особенностей их анатомии убеждает в принадлежности данного рода к семейству Haurakiidae (отряд Rissoiformes). Один из видов этого рода — *M. rufostriata* — даже числился в семействе Assimineidae, входящего в состав другого отряда (Littoriniformes). Моллюски рода *Thalassobia*, несомненно принадлежащие к семейству Littoridinidae (отряд Littoriniformes), до недавнего времени относили к группе *Hydrobia* s. l. (отряд Rissoiformes) или не находили конкретного места в системе. На основе конхологических признаков *Setia pulcherrima* недавно относили к семейству Onobidae, но, как свидетельствуют данные по анатомии половой системы, вид следует относить к семейству Rissoidae. Виды рода *Pusillina* (на том же основании) перемещены из семейства Rissoidae в семейство Haurakiidae (Anistratenko, Starobogatov, 1994).

Существуют яркие примеры гомеоморфного сходства видов, принадлежащих к разным классам типа Mollusca. Раковины многих *Brochina* и *Caecum* (отряд Littoriniformes класс Gastropoda) сходны по облику (имеют форму слабо изогнутой тонкой трубки) с раковинами ряда лопатоногих моллюсков (класс Scaphopoda). Не случайно типовые виды родов *Brochina* и *Caecum* были описаны под названиями *Dentalium glabrum* Montagu, 1803 и *Dentalium trachea* Montagu, 1803 (*Dentalium* — номинальное родовое название в классе Scaphopoda).

Даже из этого, далеко не полного, перечня случаев неестественного размещения гомеоморф в системе моллюсков, видно, какую серьезную путаницу в систематику (а равно и в филогенетические реконструкции) вносит внешнее (здесь — конхологическое) сходство видов, различающихся по внутреннему устройству (половой, пищеварительной и другим системам органов).

Причины широкого распространения гомеоморфии (у гастропод). Наконец, важным представляется рассмотрение вопроса о причинах значительного количества гомеоморф в одних группах и относительной их малочисленности в других.

Вполне очевидно, что объяснение следует искать в особенностях эволюции каждой конкретной группы или филогенетической ветви. При этом важно установить, относится ли изучаемая группа к архаичным, высокоспециализированным группам или имеющим относительно средний уровень организации. Это можно сделать (конечно, в достаточной мере условно) на основе учета комплекса признаков анатомии, особенностей онтогенеза и др.

Из отрядов Trochiformes, Littoriniformes, Rissoiformes и Coniformes первый объединяет формы, обладающие рядом архаичных черт и считается группой, послужившей исходной в эволюции подкласса Pectinibranchia (Голиков, Старобогатов, 1989). Число гомеоморф в пределах Trochiformes относительно невелико (Анистратенко, 1990). Несмотря на значительное видовое разнообразие Coniformes — отряда, объединяющего высокоспециализированных моллюсков, число гомеоморф здесь также очень невелико.

Среди двух других отрядов гомеоморфы встречаются наиболее часто. Эти отряды занимают по уровню организации примерно срединное положение в пределах подкласса Pectinibranchia. Такой вывод основан на сравнительном анализе целого комплекса признаков и степени продвинутой половой, пищеварительной, нервной, дыхательной и других систем (Fretter, Graham, 1963; Старобогатов, Ситникова, 1983; Голиков, Старобогатов, 1989; Анистратенко, Стадниченко, 1995). Существенно, что в этих отрядах преобладают виды, имеющие

размеры, близкие к средним для всех брюхоногих моллюсков (Голиков, Старобогатов, 1989), и что именно эти отряды содержат весьма значительное число видов по сравнению с другими. Иными словами, средний уровень организации, таксономическое разнообразие (в том числе и видовое) и обилие гомеоморф, вероятно, связаны. Следует отметить также и удивительную эврибионтность представителей многих семейств отрядов Littoriniformes и Rissoiformes.

Основой высокого разнообразия форм, относящихся к обсуждаемым отрядам, можно считать их относительную неспециализированность. Эмпирическое правило, согласно которому новые группы организмов происходят не от высших специализированных представителей предковых групп, а от малоспециализированных форм, сохраняющих эволюционную пластичность, именуется законом Э. Копа.

Объяснение причины многочисленности гомеоморф (по крайней мере среди Pectinibranchia) можно сформулировать в виде следствия из закона Копа.

Принцип процветания "средних": на всех этапах эволюции крупных таксонов процветают средние по уровню организации группы их форм.

Основой для процветания (широкого распространения, эвритопности, большого видового разнообразия) здесь служит, в отличие от процветания специализированных форм, именно их неспециализированность. "Неспециализированный организм не значит "неприспособленный", а означает лишь приспособленность к более широким условиям существования" (Шмальгаузен, 1983, с. 258). Обитание в широком спектре условий — хороший залог бурного видообразования (занятия новых экологических лицензий — Я. И. Старобогатов, 1988). Этот процесс сопровождается, с одной стороны, усиленным "тиражированием" оптимального в данных условиях шаблона размеров и формы раковины, с другой стороны, непрерывной специализацией вследствие конкуренции, которая в дальнейшем ведет к теломорфозу (Шмальгаузен, 1983). Многократное и независимое формирование в разных группах оптимального шаблона формы раковины (pattern), его многократное "тиражирование" приводят к умножению сходных по форме неродственных или отдаленно родственных организмов, то есть гомеоморф.

Не исключено, что определенную роль при этом играют проявления генетической гомологии — закон генетической гомологии сформулирован И. А. Захаровым (1987). Давно показано, что многие гены различных животных (в том числе сильно удаленных в смысле родства) имеют совершенно гомологичные и идентичные участки. Гомологичность выражается в сходстве (или идентичности) последовательности нуклеотидов. По некоторым оценкам 5 % аминокислот в белке заменяется в результате мутаций за 100 млн. лет. Фактически — это скорость потери гомологии генов, которая может долгое время оставаться практически неизменной (Захаров, 1987).

Идею о реализации и широком распространении небольшого числа *банальных шаблонов* (=паттернов) формы-облика раковины гастропод обсуждают многие авторы (Thompson, 1942; Raup, 1966 и др.). При этом важно, что речь идет о реализации шаблонов формы из числа в принципе возможных — теоретически рассчитанных при помощи математических моделей. Оказывается, реализованных природой (воплощенных в конкретных видах) шаблонов раковины значительно меньше, нежели возможных (Raup, Michelson, 1965; Raup, 1966; Raup, Стэнли, 1974). Природа любит повторяться в своих удачных находках ?

** По В. И. Вернадскому, формулы закономерностей типа закона Копа и сходных с ним по уровню обобщения, являются не *законами*, а *сложными эмпирическими фактами* (=научными эмпирическими обобщениями). В отличие от *законов* они не дают объяснения, а сами нуждаются в нем.

Многократное и независимое "тиражирование" оптимального стандарта структур происходит не только в отношении раковины. Так, половой аппарат определенного типа (свойственный семейству Rissoidae) наиболее распространен не только в пределах надсемейства Rissooidea, но и среди гребнежаберных гастропод вообще (Славошевская, 1980). При этом важно, что половой аппарат, по устройству наиболее близкий к исходному типу для Pectinibranchia, а также аппарат наиболее "продвинутый", встречаются среди подкласса заметно более редко (Анистратенко, Стадниченко, 1995).

Тиражирование удачного шаблона зачастую характерно и для процесса экологической специализации: из нескольких направлений экологической эволюции генеральным для переднежаберных гастропод оказывается одно — в группе эпибионтов, среди которых и обнаруживается наибольшее разнообразие жизненных форм. Любопытно, что среди последних четко выделяется наиболее популярная (башенковидная) жизненная форма, распространенная наиболее часто и свойственная 14 семействам (Свешников, Станкявичюс, 1987). Можно согласиться с Э. Майром (1974, с. 403): "Мир животных, так же как и мир растений, полон конвергенций... Если существует только одно эффективное решение для данной функциональной проблемы, то весьма различные генные комплексы дадут одно и то же решение независимо от того, сколь бы ни были различны избранные пути. Поговорка "все дороги ведут в Рим" столь же верна в применении к эволюции, как и в житейских делах."

Амитров О. В. К определению конвергенции // Бюл. МОИП. Отд. геол. — 1978. — 53, вып. 5. — С. 156.

Анистратенко В. В. Гребнежаберные моллюски отрядов Trochiformes, Littoriniformes, Rissoidae и Coniformes Черного и Азовского морей (фауна, систематика, зоогеография). Автореф. дис...канд. биол. наук. — Киев, 1990. — 18 с.

Анистратенко В. В., Стадниченко А. П. Литторинообразные. Риссоидобразные (Littoriniformes, Rissoidae). — Киев: Наук. думка, 1995 (1994). — 175 с. — (Фауна Украины: в 40-а т. Т. 29, вып. 1, кн. 2.)

Афанасьева Г. А. О термине "гомеоморфия" // Палеонтол. журн. — 1977. — Вып. 4. — С. 119–122.

Афанасьева Г. А. О гомеоморфии // Бюл. МОИП. Отд. геол. — 1978. — 53, вып. 5. — С. 156.

Бадасарян К. Г. Некоторые случаи параллельного развития и конвергенции в истории миоценовых кардиид и значение их для построения филогенетической системы // Моллюски их система, эволюция и роль в природе. — Л.: Наука, 1975. — С. 195–198.

Воробьева Э. И. Параллелизмы и конвергенции в эволюции кистеперых рыб // Морфологические аспекты эволюции. — М.: Наука, 1980. — С. 7–28.

Воробьева Э. И. Вопросы структурной перестройки позвоночных в связи с выходом на сушу // Морфологические исследования животных. — М.: Глав. ред. изданий для зарубежных стран изд-ва "Наука", 1985. — С. 34–54.

Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Вопросы филогении и системы переднежаберных брюхоногих моллюсков // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1989 (1988). — 187. — С. 4–77.

Давиташвили Л. Ш. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Тбилиси: Мещниерсба, 1970. — 255 с.

Дарвин Ч. Присхождение видов. — М.: Гос. изд-во сельхоз. лит., 1952. — 483 с.

Захаров И. А. Генетическая гомология: от Вавилова до эпохи генной инженерии // Природа. — 1987. — № 10. — С. 59–65.

Захаров Ю. Д. Онтогенез цератитов рода *Pinosoceras* и особенности развития подотряда *Pinosocera* // Палеонтол. журнал. — 1977. — № 4. — С. 59–66.

Иванов А. В. Монофилия таксонов и параллельная эволюция систем органов // Дарвинизм: история и современность. — Л.: Наука, 1988. — С. 104–107.

Иванов Д. Л., Старобогатов Я. И. Радуга в классе головоногих моллюсков (Cephalopoda) // Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радужного аппарата) / Под ред. О. Л. Россоломо. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — С. 142–149.

Ильина Л. Б., Невесская Л. А., Парамонова Н. П. Закономерности развития моллюсков в опресненных бассейнах неогена Евразии. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1976. — //155. — 288 С.

Иорданский Н. Н. Форма, функция и биологическая роль органов и структур. К методологии морфофункционального анализа // Проблемы развития морфологии животных. — М.: Наука, 1982. — С. 112–121.

Коробков И. А. Палеонтологические описания — Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. — 126 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция — М.: Мир, 1974. — 460 с.

- Невесская Л. А., Гончарова И. А., Ильина Л. Б., Парамонова Н. П., Попов С. В. и др. История неогеновых моллюсков Паратетиса // Тр. Палеонтол. Ин-та АН СССР. — 1986. — 220. — 208 с.
- Палеонтологический словарь. Под ред. Г. А. Безносовой и Ф. А. Журавлевой. — М.: Наука, 1965. — 616 с.
- Палеонтологія, палеоекологія, еволюційна теорія, стратиграфія: Словник-довідник /За ред. В. П. Макридіна та І. С. Барскова. — Харків: Око, 1995. — 288 с.
- Парамонова Н. П. О гомеоморфии двустворчатых моллюсков в неогеновых бассейнах восточного Паратетиса // Моллюски. Основные результаты их изучения. — Л.: Наука, 1979. — С. 53–55.
- Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. — М.: Мир, 1974. — 390 с.
- Рыжиков К. М., Ошмарин П. Г. Конвергенция у гельминтов и вопрос о взаимоотношении понятий "конвергенция" и "параллелизм" // Морфологические исследования животных. — М.: Глав. ред. изданий для зарубежных стран изд-ва "Наука", 1985. — С. 179–188.
- Свешников В. А., Станкявичус А. Б. Система жизненных форм морских переднежаберных брюхоногих моллюсков // Докл. АН СССР. — 1987. — 295, № 5. — С. 1268–1272.
- Славошевская Л. В. Морфолого-систематический анализ морских Rissoacea (Mollusca, Gastropoda) со специальным исследованием видов из Японского моря: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Л., 1980. — 23 с.
- Старобогатов Я. И. О соотношении между микро- и макроэволюцией // Дарвинизм: история и современность. — Л.: Наука, 1988. — С. 138–145.
- Старобогатов Я. И. Эволюционные преобразования радул // Эволюционная морфология моллюсков (Закономерности морфофункциональных перестроек радулярного аппарата) / Под ред. О. Л. Россолимо. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — С. 48–91.
- Старобогатов Я. И., Ситникова Т. Я. Система отряда Littoriniformes (Gastropoda Pectinibranchia) // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. — Л.: Наука, 1983. — С. 18–22.
- Татаринев Л. П. Палеонтология и теория эволюции. Параллелизмы // Морфологические исследования животных. — М.: Глав. ред. изданий для зарубежных стран изд-ва "Наука", 1985. — С. 229–247.
- Чельцов Ю. Г. Явление конвергенции у акчагыльских мактрин и кардиид // Палеонтол. журн. — 1964. — № 4. — С. 72–77.
- Шиманский В. Н. О некоторых случаях конвергенции у наутилоидей // Бюл. МОИП. Отд. геол. — 1958. — 53, вып. 3. — С. 157–158.
- Шиманский В. Н. О конвергенции у наутилоидей и родственных им групп // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1961. — 90. — С. 118–136.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. — М.: Наука, 1983. — 360 с.
- Ager D. V. Principles of palaeontology // Intern. ser. Earth Sci. — New York, 1963. — 371 P.
- Anistratenko V. V., Starobogatov Ya. I. Molluscs of the superfamily Rissooidea from Black and Azov seas (Gastropoda Pectinibranchia Rissoiformes) // 'La Conchyglia (International Shell Magazine) — 1994. — № 271. — P. 41–48.
- Buckman S. S. The Bajocian of the Mid-Cotteswolds. Appendix to part 3. 1. Notes on certain Brachiopoda // Quart. Journ. Geol. Sci. — 1895. — 51. — P. 445–458.
- Cloud P. E. Homeomorphy, and a remarkable illustration // Amer. J. Sci., 1941. — 239, № 12. — P. 899–904.
- Cloud P. E. Some problems and patterns of evolution exemplified by fossil invertebrates // Evolution. — 1948. — 2. — P. 322–350.
- Cooper G. A. Homeomorphy in Recent deep-sea brachiopods // Smiths. Contrib. Paleobiol. — 1972. — № 11. — P. 1–16.
- Fretter V., Graham A. British Prosobranch Mollusca: their functional anatomy and ecology. — London, 1963 (1962). — 755 + XVI P.
- George T. N. The concept of homeomorphy // Proc. Geol. Assoc. London, 1962. — 73. — P. 9–64.
- Lehmann U. Palaontologisches Wörterbuch. — Stuttgart, 1964. — 335 s.
- Raup D. M. Geometric analysis of shell coiling: general problems // J. Paleontol. — 1966. — 40, № 5. — P. 1178–1190.
- Raup D. M., Michelson A. Theoretical Morphology of the Coiled Shell // Science, 1965. — Vol. 147. — T. 89. — P. 1294–1295.
- Thompson D'A. W. On Growth and Form. — New York : Cambridge Univ. Press, 1942. — 1116 p.

УДК [593.195:595.771](438)

ULTRASTRUCTURE OF *NEOPEREZIA CHIRONOMI* (MICROSPORA, THELOHANIIDAE) FROM *CHIRONOMUS PLUMOSUS* LARVAE FOUND IN POLAND

I. WITA¹, M. O. OVCHARENKO², U. DZIESZUK¹

¹Witold Stefanski Institute of Parasitology Polish Academy of Sciences, Pasteura 3, PO BOX 153 00-973 Warsaw, Poland

²Institute of Hydrobiology National Academy of Sciences Geroiv Stalingrada 12256210 Kyiv, Ukraine

Accepted 25 July 1997

Ultrastructure of *Neoperezia chironomi* (Microspora, Thelohaniidae) from *Chironomus plumosus* Larvae Found in Poland. Wita I., Ovcharenko M. O., Dzieszuk U. — The microsporidium *Neoperezia chironomi* Issi and Voronin, 1979 a parasite of larvae of *Chironomus plumosus* L., is described based on ultrastructural characteristics. The earliest stages observed were diplokaryotic meronts. Sporogony is disporoblastic. The uninucleate sporoblasts and spores are enclosed in a sporophorous vesicle. Fixed and stained spores measure $4.0 (3.8-4.2) \times 2.5 (2.3-2.8) \mu\text{m}$. The polaroplast is lamellar. The polar filament is isofilar with 24–28 coils, arranged in 2–4 layers. The material from Poland is compared to the original description of *N. chironomi*.

Key words: Microsporidium, *Neoperezia chironomi*, *Chironomus plumosus*, larva, ultrastructure.

Ультраструктура *Neoperezia chironomi* (Microspora, Thelohaniidae), найденных в личинках *Chironomus plumosus* из Польши. Вита И., Овчаренко Н. А., Джешук У. — На основании данных ультраструктуры описана микроспоридия *N. chironomi* из водоемов Польши. Для описываемого вида характерны наличие диплокариотических меронтов и двуспоровая спорогония. Одноядерные споробласты и споры находились внутри спорофорного пузырька. Фиксированные споры имели размеры $4,0 (3,8-4,2) \times 2,5 (2,3-2,8) \mu\text{м}$. Поляропласт пластинчатый. Полярный филламент изофиллярного типа в виде 2–4-слойной спирали, сложенной из 24–28 витков. Материал из Польши сравнивается с первоописанием *N. chironomi*.

Ключевые слова: микроспоридия, *Neoperezia chironomi*, *Chironomus plumosus*, личинка, ультраструктура.

Introduction. Microsporidian parasites of aquatic invertebrate hosts from Poland are practically unstudied. Three species of microsporidia from adults of *Nepa cinerea* L. (Heteroptera) were found in the north-west of Poland (Lipa, 1966): *Nosema bialovesianae* Lipa, 1966; *N. nepae* Lipa, 1966 and *Chapmanium nepae* (Lipa, 1966) Hazard and Oldacre, 1975. This paper presents the ultrastructural characteristics of a fourth microsporidium of aquatic invertebrates, found in Poland.

The monotypic genus *Neoperezia* Issi and Voronin, 1979 was described from the north-eastern region of Russia on the base of the light microscopical data (Issi, Voronin, 1979). Six years later the morphological characteristics of the genus were supplied by ultrastructural data (Issi, Voronin, 1985). Our investigation gives additional information on the ultrastructure and geographical distribution of *Neoperezia*.

Material and methods. A parasitized larva of *Chironomus plumosus* (Diptera, Chironomidae) was collected in September, 1987, in the littoral zone of Dgal lake from the north-east of Poland. Small samples of infected tissue were excised and fixed in 2.5% (v/v) glutaraldehyde in 0.2 M sodium cacodylate buffer (pH 7.2) for 1–3 days. After washing in cacodylate buffer and postfixation in 2% (w/v) osmium tetroxide for 45 min. at 4°C, the pieces were washed, dehydrated and embedded in epon-araldite using standard procedures (Vávra, Maddox, 1976). Thin sections were cut on a LKB Ultratome III microtome and poststained in an aqueous solution of 1% (w/v) uranyl acetate and Reynolds' lead citrate. The sections were viewed and micrographs taken with a Jeol 1200 electron microscope. The interpretation of the stages of the developmental cyclised on ultrathin sections. Spore measurements were made on semithin sections (stained with toluidin blue solution) with an eye-piece micrometer at 1000 x.

Results. Presporal stages were rare and mostly restricted to the last phase of sporogony. Merogonic stages (Figs. 1, 2) with diplokaryotic nuclei were observed in direct

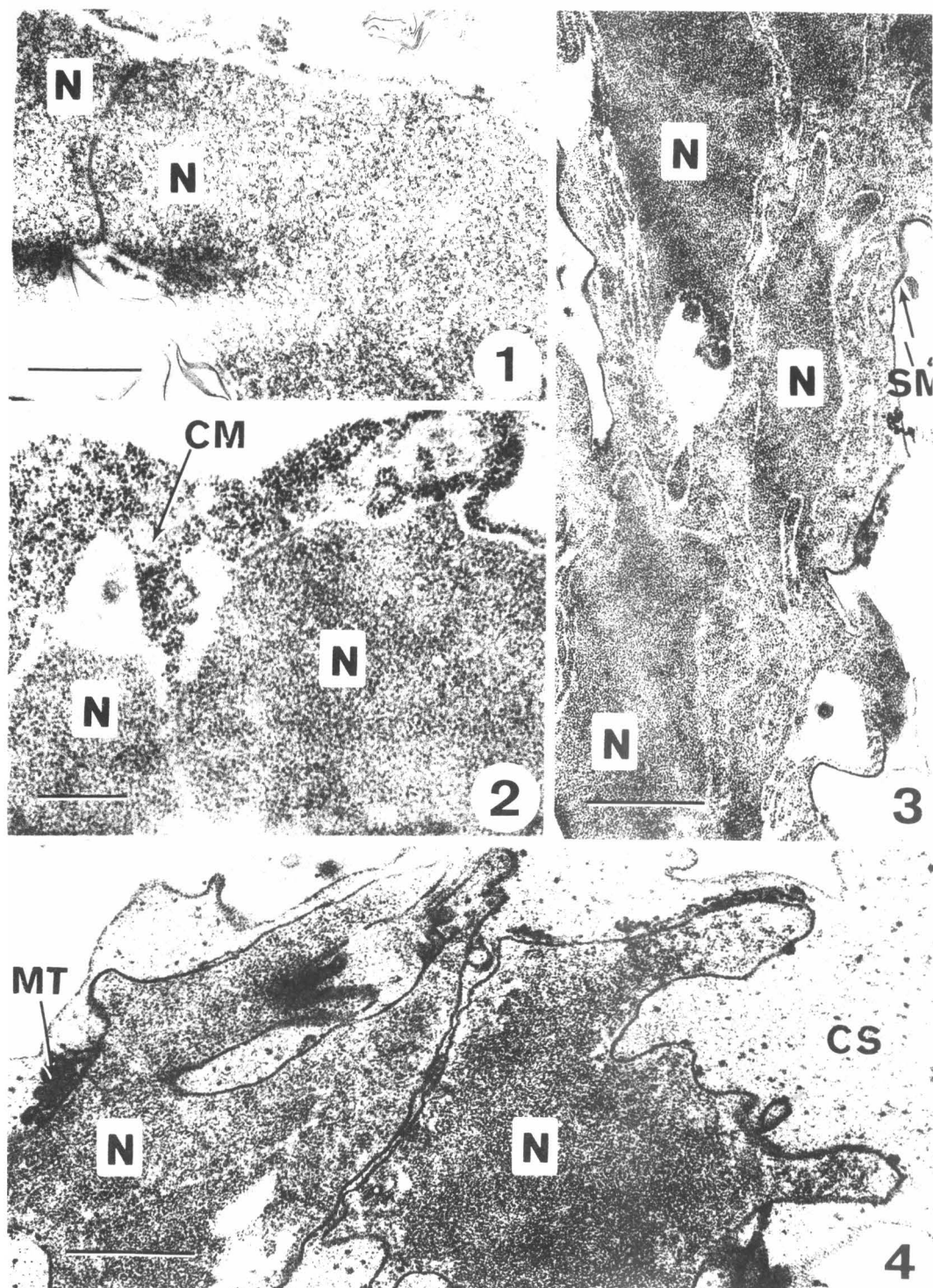
contact with the cytoplasm of the host cell. The late merogonial and early sporogonial stages had a uniform, granular cytoplasm with a great number of, mainly, free ribosomes. The last generation of merozoites transformed to sporonts (Figs. 3, 4). Each sporont formed two uninucleate sporoblasts, enclosed in the interfascial envelope (Figs. 5–8). The episporontal space contained electron-dense granular inclusions, some thin fibrous, and other wide tubular (Figs. 4–6, 8, 9, 14–17). These inclusions were numerous in the early phase of sporogony, but disappeared successively during the maturation process of the spores. The sporophorous vesicle containing the mature diplospores had few aggregates of wide microtubules and the spores remained together due to the lamellar envelope of the sporophorous vesicle (Figs. 14–17, 20, 21). Probably the episporontal inclusions are used up in the formation of the wall of the spore and the layers of the sporophorous vesicle. The interfascial envelope formed long projections into the host cell cytoplasm (Figs. 6, 8, 9). At the end of sporogony this envelope became layered (Figs. 7, 11, 13–17).

The sporoblasts measured approximately 4 μm in diameter (Fig. 6). They were uninucleate. The cytoplasm contained the polar filament primordia (Figs. 5–8). They form near electron dense globular residual body presumed to be Golgi origin (Jensen, Wellings, 1972, Takvorian, Cali, 1994). The homogenous electron dense substance separated these primordia from the cytoplasm of the sporoblast (Figs. 6, 8). Around the central opaque axis of the polar filament was formed the clear layer and the homogenous envelope (Fig. 7). The numerous membrane-limited microcisterns were visible between the coils of the polar filament of immature spores (Figs. 10, 11).

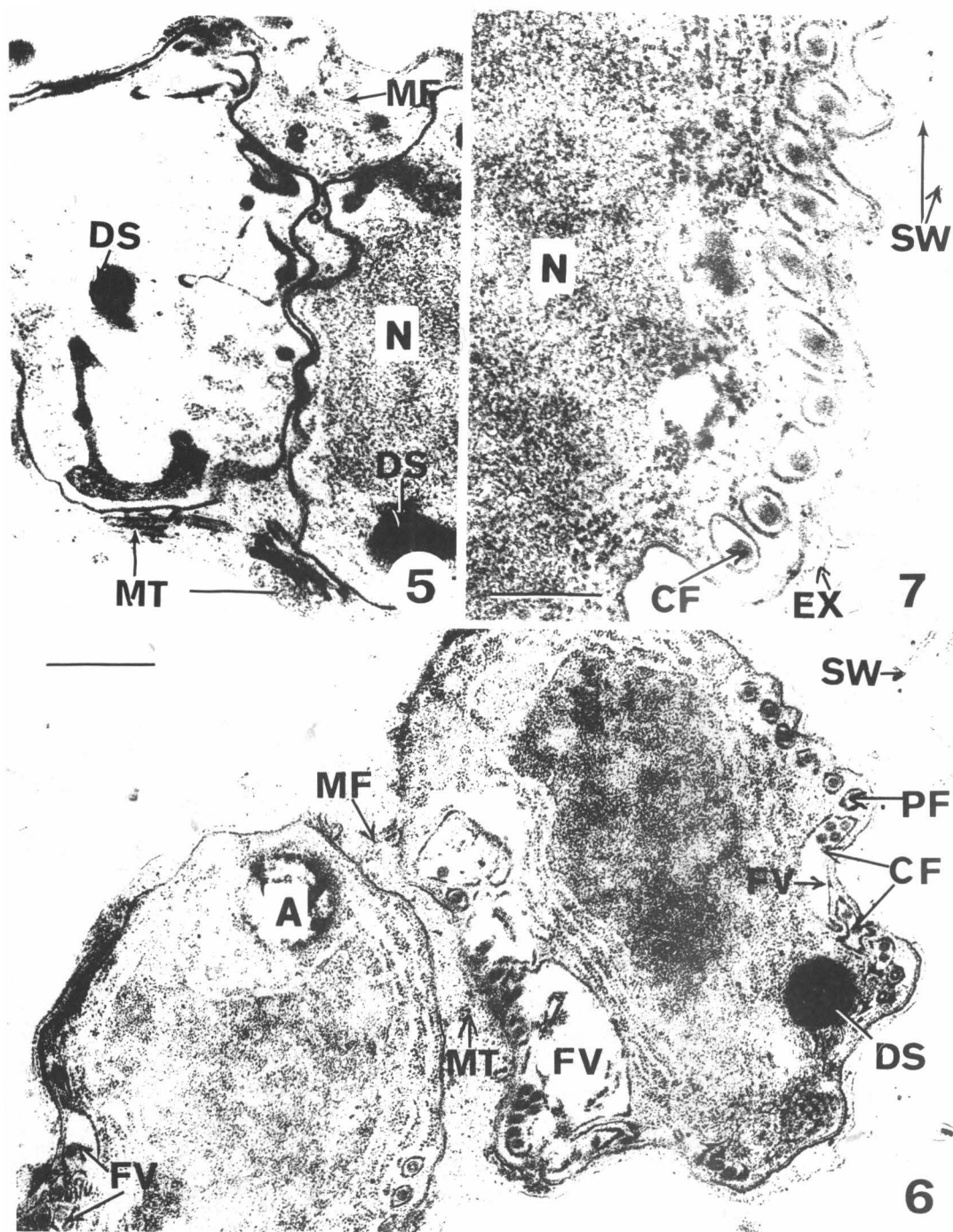
Mature and immature spores occurred in groups of two (Figs. 14, 16, 20, 21). Fixed spores are oval or slightly pyriform with a single nucleus (Figs. 10–13). They measured 4.0 (3.8–4.2) $\times$ 2.5 (2.3–2.8) μm in the stained semithin sections (Tabl. 1). Young spores (Figs. 9–11) have a spherical nucleus and a posterior vacuole containing electron-dense material. The mature spores have an opaque cytoplasm; the distinct membrane-lined posterior vacuole was filled with dense heterogeneous inclusions (Figs. 12, 13). The spore wall had the normal three components: an internal plasma membrane, a structureless endospore 130 (125–140) nm thick, and a 24–28 nm thick slightly wrinkled electron-dense exospore. In a large number of mature spores the spore wall was deformed in certain areas (Figs. 12, 13). The polaroplast had two regions with regularly arranged lamellae. In the anterior region the lamellae were closely packed and condensed (Fig. 12). The posterior region, occupying about 3/4 of the length of the polaroplast, contained almost parallel rows of thin lamellae (Fig. 13). The polar filament was isofilar with 24–28, 120 (100–130) nm wide coils in 2–4 layers close to the spore wall and attached to the anchoring disc by an, up to 280 nm wide, pa-dike attachment section (Fig. 12). The angle of tilt of the anterior filament coil to the long axis of the spore was 35–40°. The large nucleus, 1.5–2.0 μm in diameter, was located in the central part of the spore (Figs. 10, 11, 13). The space around the nucleus is filled with a great number of ribosomes, in spirally arranged rows.

Discussion. Diporous species of microsporidia with sporophorous vesicle, have been found in 7 genera of invertebrate hosts (Tabl. 2). Microsporidia of the genus *Evelachovaia* are characterized by two types of sporogony (Issi, 1986); while representatives of the genus *Holobispora*, described from Copepod hosts, have spores with drop-shaped electron-dense secretions (Voronin, 1986).

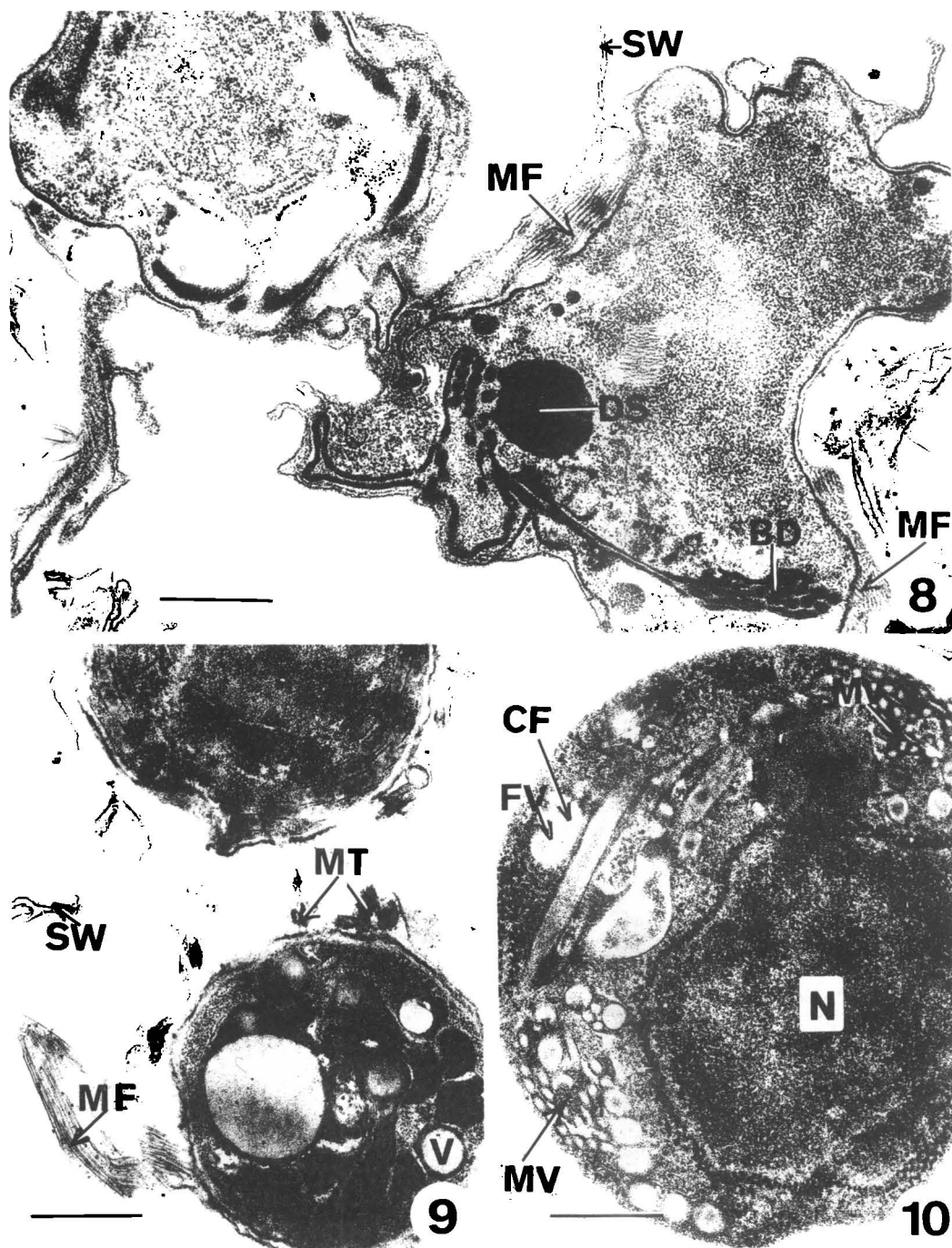
The layered envelope of the sporophorous vesicle is characteristic for the genera *Berwaldia* and *Neoperezia*. Microsporidia of the genus *Berwaldia* do not have diplokaryotic development and their sporophorous vesicle is attached spot-wide to the exospore (Larsson, 1981). *Abelspora portucalensis* Azevedo, 1987, the single species of the genus, lacks the cementing substance of the spores and forms the envelope of the sporophorous vesicle as an uniform, not layered, structure (Azevedo, 1987; Larsson, 1988).



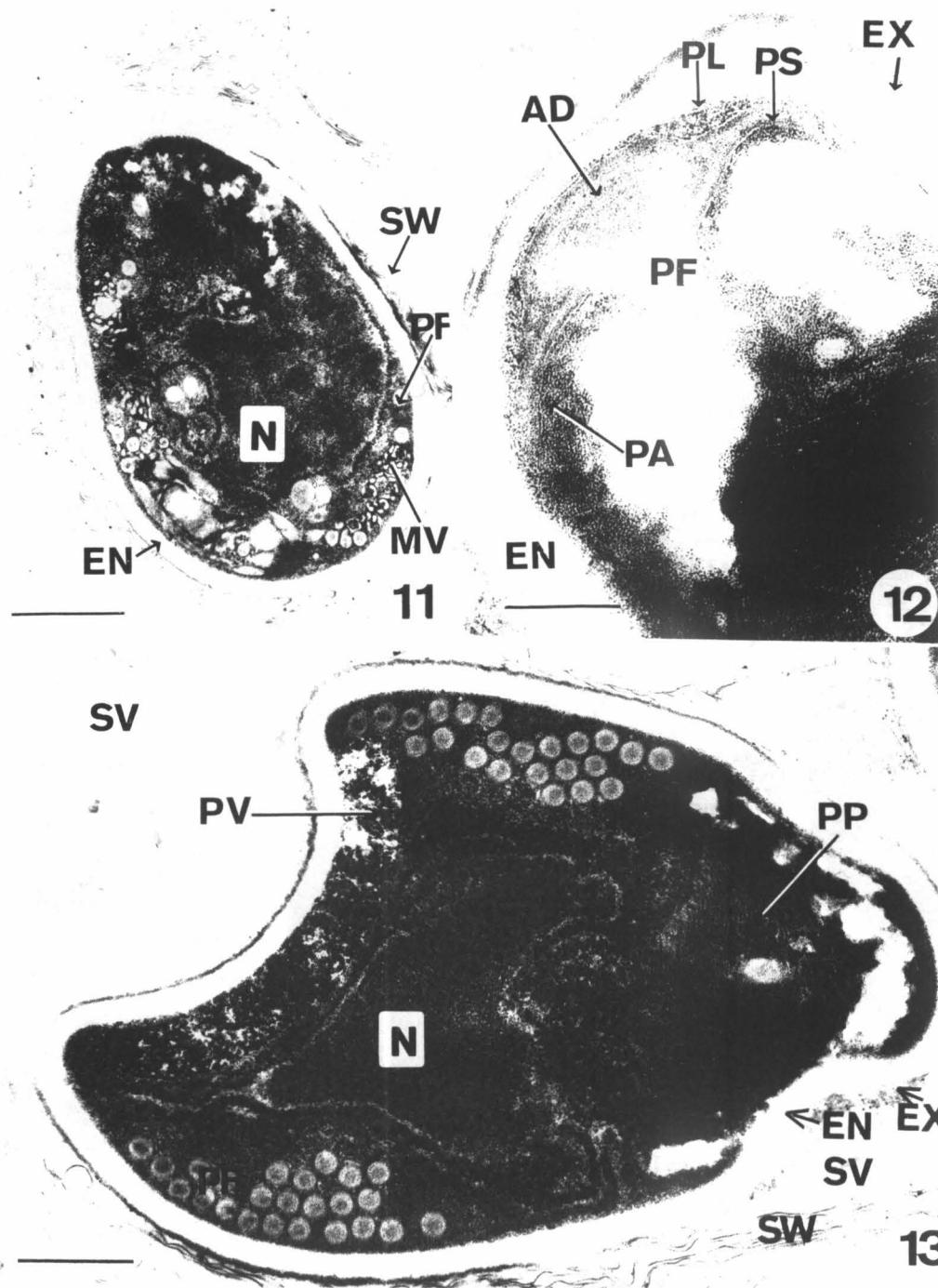
Figs. 1–4. Electron micrographs of early developmental stages of we found *Neoperezia*: 1 – meront with diplokaryotic nuclei (N) (bar, 0,9 μ m); 2 – cytoplasm of meront (CM) contains numerous ribosomes (bar, 0,3 μ m); 3 – phase of transformation of the sporogonial plasmodium; thickening of their envelope (SM) (bar, 1,5 μ m); 4 – early binucleate sporont; forming of a tubular inclusions (MT) appear in a cytoplasm (CS) (bar, 0,8 μ m).



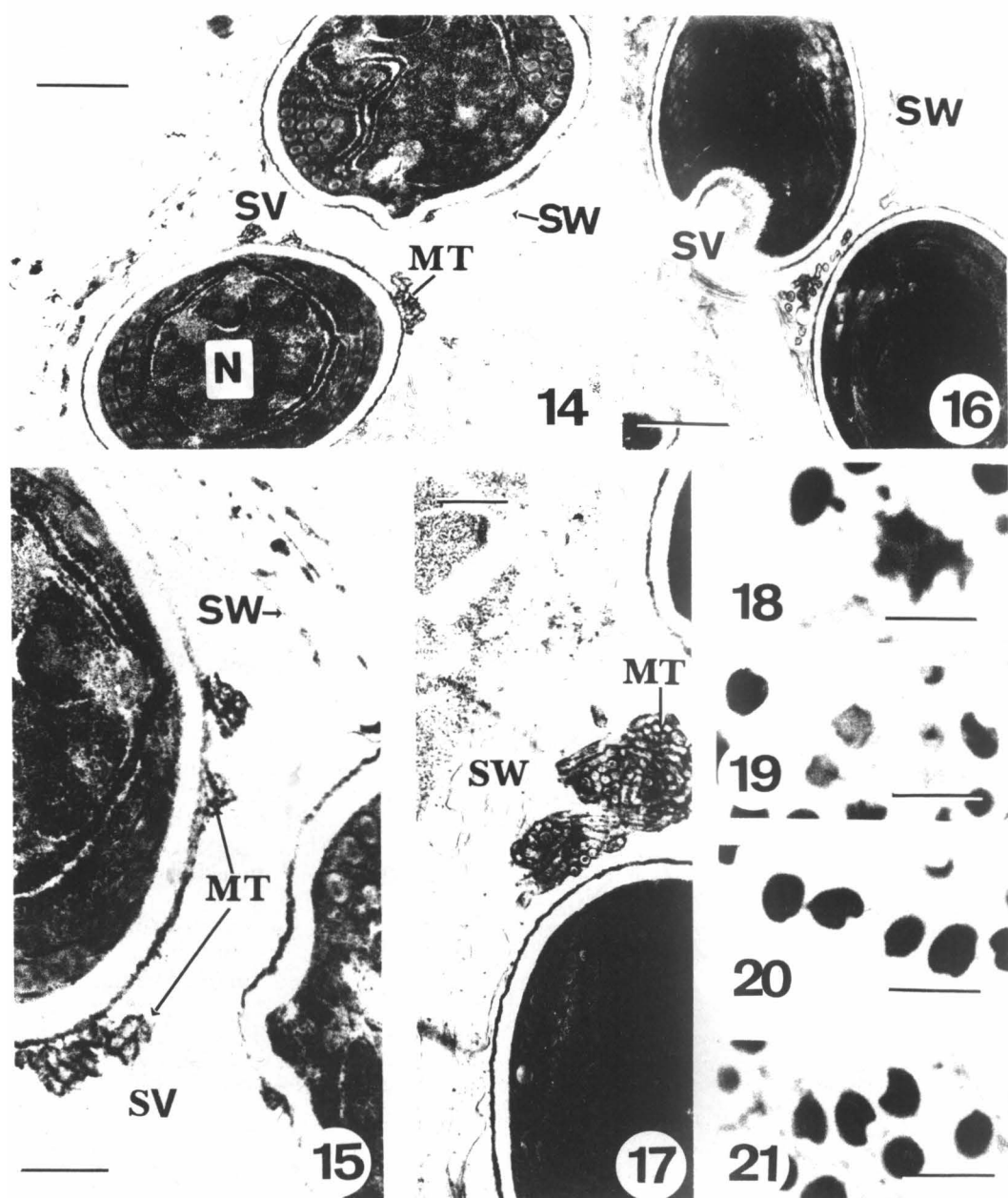
Figs. 5–7. Electron micrographs of sporogonial stages: 5 – two sporoblasts with electron-dense residual body (DS); thin fibrous (MF), tubular (MT) and granular inclusions in the sporophorous vesicle (bar, 0,4 μ m); 6 – late sporoblasts with avacuole-shaped polar filament primordia (FV), early anchoring apparatus (A) and polar filaments (PF); cor of polar filament (CF), round electron dense substance (DS), tubular and fibrillar inclusions and envelope of sporophorous vesicle (SW) are visible (bar, 0,5 μ m); 7 – genesis of the exospore (EX) from the fine granulated substance within the sporophorous vesicle (SW) (bar, 0,4 μ m).



Figs. 8–10. Electron micrographs of immature spores: 8 – section which appears to be through the posterior end of an immature spore, Microfibrillar inclusions (MF) within the sporophorous vesicle (SW) are represented (bar. 0.5 μ m); 9 – immature diplospore; forming of layered wall of sporophorous vesicle (SW); inclusions (MF, MT); phase of morphogenesis of the anterior part of the extrusion apparatus from vacuoles (V) (bar, 0.9 μ m); 10 – transversely sectioned immature spore with microvesicles (MV) (bar, 0.4 μ m).



Figs. 11–13. Ultrastructure of the spores: 11 – longitudinally sectioned immature spore with a single nucleus (N), electron lucent endospore (EN), polar filament (PF) and microvesicles (MV); the sporophorous vesicle wall (SW) is layered (bar, 0.8 μm); 12 – The anterior part of the spore; details of the anterior polaroplast (PA), polar filament (PF), anchoring disc (AD), polar sac (PS); the spore wall consists from a plasmalemma (PL), endospore (EN) and exospore (EX) (bar, 0.2 μm); 13 – the posterior part of the spore with a nucleus (N), coiled part of polar filament (PF), posterior polaroplast (PP) and posterior vacuole (PV); the layered wall (SW) of sporophorous vesicle (SV) is showed (bar, 0.5 μm).



Figs. 14–21. Transformation of a sporophorous vesicle wall (SW) during maturation of spores: thin walled vesicle (SV) of immature spores (14, 15) becomes layered when containing mature spores (16, 17); the aggregates of the tubular inclusions (MT) are represented (bars, fig. 14 – 0,8 μm , 15–16 – 0,4 μm , 16 – 1.5 μm , 17 – 0,7 μm). Light microscopical data of the sporonts and spores: tetranucleate sporogonial plasmodium (18) matured in the sporoblasts (19), containing diplospores enclosed in the sporophorous vesicle (20–21) (scale bars: 5,9 μm).

The presence of diplokaryotic stages was found in the genera *Neoperezia* and *Issia*. All stages of the developmental cycle of representatives of the genus *Issia* are diplokaryotic (Issi, 1986). The microsporidium we found, with monokaryotic spores, can be assigned with high probability to the monotypic genus *Neoperezia* Issi et Voronin, 1979, known from Russia. In their description, the genus *Neoperezia* is characterized by having diplokaryotic merogony, and the formation, at the end of development, of monokaryotic diplospores in a lamellar, sporophorous vesicle (Issi, Voronin, 1979). The type species, *Neoperezia chironomi*, has diplospores associated with a fine structure

Table 1. Differences in characteristics between *Neoperezia chironomi* from difference area

PRIVATE Indications	<i>Neoperezia chironomi</i> type species	<i>N. chironomi</i> original data
Location of collection	Russia (Leningrad region)	Poland (Mazurian region)
Size of fixed spores, μm	4.1–5.2 $\times$ 3.1–3.5	3.8–4.2 $\times$ 2.3–2.8
Diameter of polar filament, nm	140 – 180	100 – 130
Number of coils of polar filament	22 – 27	24 – 28
Thickness of endospore, nm	220	125 – 140
Spore-cementing substance	small-granular	tubular granular, fibrillar in the immature, and rarely tubular, or absent, in the mature spores

Table 2. Some data of bisporous microsporidia parasitizing invertebrate hosts

Genus	A	B	C	D	E	Author(s), year
Abelspora	—	1	—	1	U	Azevedo, 1987
Berwaldia	—	1	+	1	L	Larsson, 1981
Evalachovaia	?	1	—	2	?	Voronin & Issi, 1986 in Issi, 1986
Holobispora	?	1	+	1	?	Voronin, 1986
Issia	+	2	—	1	U	Weiser, 1977
Neoperezia	+	1	+	1	L	Issi & Voronin, 1979
Telomyxa	—	1	+	1	U	Léger & Hesse, 1910
We found Microsporidium	+	1	+	1	L	Original data

Notes: A — presence (+) or absence (—) of diplokarya in the presporal stages; B — number of nuclei in the spore; C — presence (+) or absence (—) of cementing substance; D — monomorphic (1) or dimorphic (2) development; E — structure of sporophorous vesicle wall (U — uniform; L — layered).

substance. In comparison with the description of *N. chironomi* by Issi, Voronin (1979), the fine structure of the microsporidium we found shows some differences (Tabl. 1). The differences are found in the width of the endospore, diameter of the polar filament, size of the spores and structure of the spore-cementing substance. It was found that *Neoperezia* from Poland has a thinner endospore, a longer and thinner polar filament and smaller spores. The comparatively thinner envelope of spores of the microsporidium we found leads to its distortion (Figs. 13, 16). The cementing substance, gluing spores of the described microsporidium together, is electron-lucent, or, perhaps, absent in the mature spores and is represented by heterogeneous inclusions in the sporoblasts.

The lack of comparative light-microscopical data makes for some difficulties for the precise comparison of the present species with the type species, but available ultrastructural data provide sufficient grounds for defining described microsporidium as a *Neoperezia chironomi*.

Azevedo C. Fine structure of the microsporidian *Abelspora portucalensis* gen. n., sp. n. (Microsporida) parasite of the hepatopancreas of *Carcinus maenas* (Crustacea, Decapoda) // J. Invertebr. Pathol. — 1987. — 49. — P. 83–92.

Issi I. V., Voronin V. N. The contemporary state of the problems on bisporous genera of microsporidians. // Parazytologia. — 1979. — 13. — P. 150–158 (in Russian).

Issi I. V., Voronin V. N. Ultrathin structure of Microsporidia *Neoperezia chironomi* on the stages of sporogony // Cytologia. — 1985. — 27. — P. 142–147 (in Russian).

Issi I. V. Microsporidia as a phylum of parasitic protozoa // Protozoologia (Leningrad). — 1986. — 10. — P. 1–136 (in Russian).

Jensen H., Wellings S. R. Development of the polar filament polaroplast complex in a microsporidian parasite // J. Protozool. — 1972. — 19. — P. 297–305.

Larsson R. A new microsporidium *Berwaldia singularis* gen. et sp. nov. from *Daphnia pulex* and a survey of microsporidia described from Cladocera // Parasitology. — 1981. — 83. — P. 325–342.

Larsson R. Identification of Microsporidian genera (Protozoa, Microsporida) — a Guide with Comments on the Taxonomy // Arch. Protistenkd. — 1988. — 136. — P. 1–37.

Lipa J. J. Miscellaneous Observations on Protozoan Infections of *Nepa cinerea* Linnaeus Including Descriptions of Two Previously Unknown Species of Microsporidia, *Nosema bialovesianae* sp. n. and *Thelohania nepae* sp. n. // J. Invertebr. Pathol. — 1966. — 8. — P. 158–166.

Takvorian P. M., Cali A. Enzyme Histochemical Identification of the Golgi Apparatus in the Microsporidian, *Glugea stephani* // J. Eukaryotic Microbiol. — 1994. — 41. — P. 635–648.

Vávra J., Maddox J. V. Methods in Microsporidology. / Bulla L. A., Cheng T. C. (eds). Comparative Pathobiology. — New York: Plenum Press, 1976. — Vol. 1. — P. 281–319.

Voronin V. N. The microsporidia of crustaceans // Protozoology (Leningrad). — 1986. — 10. — P. 137–166 (in Russian).

УДК 595.423

ПАНЦИРНЫЕ КЛЕЩИ (SARCOPTIFORMES, ORIBATEI) ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ТАЙМЫРА

Л. Г. Гришина¹, А. Б. Бабенко², Ю. И. Чернов²

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе, 11, 630091 Новосибирск, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН, Ленинский проспект, 33, 117071 Москва, Россия

Получено 11 июня 1997

Панцирные клещи (Sarcoptiformes, Oribatei) западного побережья Таймыра. Гришина Л. Г., Бабенко А. Б., Чернов Ю. И. — Материал собран на южной границе арктической и северной типичной тундры. Выявлено 39 видов из 13 семейств. Отмечается большая представленность мелких примитивных форм. Впервые для фауны России зарегистрированы *Liochthonius leptaleus* Moritz, *L. ohnischii* Chinone, *Brachychthonius pius* Moritz.

Ключевые слова: орибатиды, тундра, фауна, эвризональные.

The Oribatid Mites (Sarcoptiformes, Oribatei) of Taimyr Peninsula Western Coast. —Grishina L. G., Babenko A. B., Chernov Yu. I. — 39 species of 13 oribatid mite families were found to inhabit southern border of the arctic and northern border of the typical tundra. Higher abundance of smaller primitive forms was found out, *Liochthonius leptaleus* Moritz, *L. ochnischii* Chinone and *Brachychthonius pius* Moritz are recorded in Russia for the first time.

Key words: oribatids, tundra, fauna, enrizonal.

Список панцирных клещей России к настоящему времени насчитывает 1283 вида, однако орибатиды тундровой зоны изучены крайне недостаточно (Кривошук и др., 1995).

Первая эколого-фаунистическая работа по тундре выполнена Д. А. Кривошуким (1966). В ней приводится 56 видов панцирных клещей и делается вывод о широкой представленности в фауне тундры форм, обычных для гумидных областей. Тем не менее, отмечен ряд видов, специфичных для арктического и субарктического климатов. Последующие публикации по орибатидам высоких широт были посвящены клещам типичных и арктических тундр Таймыра (Ананьева и др., 1973, 1979). По материалам из северных районов страны специалистами по отдельным группам панцирных клещей были сделаны новоописания (Буланова-Захваткина, 1975; Ситникова, 1975; Шалдыбина, 1975). В нашей работе по тундровой и лесотундровой зонам Сибири (Гришина, 1985) приводится список из 102 видов панцирных клещей, 43 из которых зарегистрированы автором.

Материал собран летом 1983 г. на южной границе арктической (пос. Диксон) и северной границе типичной (устье р. Рагозинка) тундр Таймырского п-ова. По материалам этих сборов опубликован ряд работ, часть из которых посвящена коллемболам — доминирующей и сопутствующей орибатидам группе микроартропод (Ананьева и др., 1987). Основная часть сборов проведена в зональной пятнистой тундре, где было выделено 2 варианта: дриадово-мохово-разнотравная и дриадово-осоково-моховая тундра. Помимо плакорных участков с типичной растительностью обследовались луг, болото, оползневый склон, каменный "дриадачник", скопления растительных остатков ("лемминговое сено"), полынно-разнотравная ассоциация на холме старой жилой норы ("песочная нора").

Выявлено 39 видов орибатид из 13 семейств: Brachychthoniidae: *Brachychthonius pius* Moritz, *Liochthonius alpestris* (Forssl.), *L. brevis* (Mich.), *L. leptaleus* Moritz, *L. muscorum* Forssl., *L. ohnischii* Chinone, *L. sellnicki* (S. Thor.), *L. simplex* (Forssl.); Camisiidae: *Camisia horrida* (Herm.), *C. invenusta* (Mich.); Hermannidae: *Hermannia scabra* L. Koch; Damidae: *Epidamaeus* sp. 1, *Epidamaeus* sp. 2; Metrioppiidae: *Ceratoppia bipilis* (Herm.), *C. quadridentata* (Haller), *C. sphaerica* (C. L. Koch), *Pyroppia arctica* D. Kriv.; Tectocepheidae: *Tectocepheus velatus* Mich.; Oppiidae: *Lauroppia maritima* (Wilm.), *L. neerlandica* (Oudem.), *Moritzoppia keilbachi* (Balogh), *M. microdentata* (Gord. et Grish.), *M. nicolskii* (Gord. et Grish.), *Oppia nitens* C. L. Koch,

Oppliella nova (Oudms); Suctobelbidae: *Suctobelbella* sp.; Oribatulidae: *Oribatula tibialis* Nic.; Protoribatidae: *Liebstadia similis* (Mich.); Ceratozetidae: *Diapterobates notatus* (Thorell), *Diapterobates* sp., *Fuscozetes* sp., *Melanozetes interruptus* Willm., *M. mollicomus* (C. L. Koch), *Svalbardia paludicola* S. Thor; Tegeribatidae: *Lepidozetes chernovi* D. Kriv. et Rjab., *L. latipilosus* Hammer, *Tegerobates latirostris* (C. L. Koch), *Umbellozetes* sp.; Parakalummidae: *Neoribates roubali* (Berl.).

При анализе списка выявленных видов панцирных клещей бросается в глаза довольно широкая представленность мелких примитивных беспанцирных форм. Этот факт был отмечен нами недавно и на материалах из Таймырского заповедника (Гришина, Мордкович, 1996). Эти данные свидетельствуют о том, что наши представления о распространении многих групп орибатид еще несовершенны.

Впервые для фауны России зарегистрированы *Liochthonius leptaleus*, *L. ohnishi*, *Brachychthonius pius*. Новыми находками для тундровой зоны оказались 2 рода (*Brachychthonius* и *Umbellozetes*) и 13 видов, большинство из которых относятся к семействам Brachychthoniidae и Oppiidae.

Основу фауны панцирных клещей в районе исследований составляют широко распространенные эвризональные виды: *Liochthonius sellnicki*, *Camisia horrida*, *Ceratoppia hipilis*, *Tectocephus velatus*, *Oppliella nova* и другие. Найдено значительное число видов, ареалы которых приурочены к зонам с холодным климатом. Это арктоальпийские *Svalbardia paludicola*, *Melanozetes interruptus*, *Pyroppia arctica*, циркумбореальные *Melanozetes mollicomus*, *Diapterobates notatus*, *Ceratoppia sphaerica*, *Hermannia scabra*, палеарктический *Camisia invenusta*.

В таблице 1 представлены виды, имеющие довольно значительную численность в тундровых биоценозах. К сожалению, мы можем дать лишь сравнительную характеристику последней.

По обилию и разнообразию мест обитания выделяется крупный сильно склеротизованный клещ *Diapterobates notatus*. Также многочисленны *Oribatula ti-*

Таблица 1. Относительное обилие часто встречающихся видов орибатид в зональной пятнистой тундре

Table 1. Relative abundance of common oribatid species in the zonal spotted tundra

Виды	Стации*							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>L. muscorum</i>	—	2	—	3	—	—	—	—
<i>L. ohnishi</i>	—	2	1	—	—	—	—	1
<i>L. sellnicki</i>	—	2	1	—	—	3	2	2
<i>C. horrida</i>	2	1	1	—	—	1	—	—
<i>H. scabra</i>	—	3	1	1	1	2	1	1
<i>L. maritima</i>	—	—	3	—	3	—	—	—
<i>O. nova</i>	1	1	2	—	—	—	—	—
<i>L. neerlandica</i>	2	—	2	1	3	1	—	1
<i>M. nikolskii</i>	1	—	1	—	—	—	3	1
<i>T. velatus</i>	3	—	—	—	—	1	—	—
<i>O. tibialis</i>	1	2	1	—	1	1	3	3
<i>D. notatus</i>	2	1	3	3	2	2	1	1
<i>M. interruptus</i>	2	2	—	—	—	—	—	—
<i>S. paludicola</i>	3	—	1	3	—	1	—	—
<i>N. roubali</i>	—	—	2	—	3	—	—	—

*Примечание: 1 — дриадово-моховая разнотравная тундра; 2 — дриадово-осоково-моховая тундра; 3 — злаково-разнотравный луг; 4 — осоково-моховое болото; 5 — «лемминговое сено» — скопление растительных остатков; 6 — злаковые (шучки) и ивово-моховые куртины на оползневом склоне; 7 — дриадово-лишайниковая растительность на каменистом увале; 8 — «песцовая нора» — холм старой жилой норы с полынно-злаковой ассоциацией. Относительная оценка численности видов: 1 — малочисленные или единичны; 2 — обильные со средней численностью; 3 — довольно обильные.

bialis и *Hermannia scabra*. Первый — сравнительно мелкий и чрезвычайно эврибионтный вид, второй — очень крупный, типичный обитатель тундровых ландшафтов. Довольно обычны и многочисленны мелкие виды: *Liochthonius sellnicki* — примитивный беспанцирный клещ и *Lauropia neerlandica* — в более низких широтах, обитающий в почвенных скважинах.

Как видно из представленного анализа, составляющие фаунистический фон орибатида относятся к формам с разными морфоэкологическими параметрами. Некоторые виды: *Svalbardia paludicola*, *Melanozetes interruptus*, *Neoribates roubali*, *Tectocepheus velatus*, *Lauropia maritima* — характеризуются более локальным распространением в пределах типичной тундры.

Таким образом, население панцирных клещей западного побережья Таймыра, как и в целом тундровой зоны, характеризуется довольно высоким таксономическим и фаунистическим разнообразием и имеет специфическую пространственную структуру.

- Ананьева С. И., Бабенко А. Б., Чернов Ю. И. Ногохвостки (Collembola) в арктических тундрах Таймыра // Зоол. журн. — 1987. — 66, вып. 7. — С. 1032–1044.
- Ананьева С. И., Кривоуцкий Д. А., Чернов Ю. И. Панцирные клещи (Oribatei) подзоны типичных тундр Западного Таймыра // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. — Л.: Наука, 1973. — Вып. 2. — С. 148–151.
- Ананьева С. И., Кривоуцкий Д. А., Чернов Ю. И. Панцирные клещи (Oribatei) в подзоне арктических тундр на северо-востоке Таймыра // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. — Л.: Наука, 1979. — С. 144–147.
- Буланова-Захваткина Е. М. Семейство Damaeidae // Определитель обитающих в почве клещей. — М.: Наука, 1975. — С. 121–131.
- Гришина Л. Г. Панцирные клещи севера Сибири // Членистоногие Сибири и Дальнего Востока. — Новосибирск: Наука, 1985. — С. 14–23.
- Гришина Л. Г., Мордкович В. Г. К фауне панцирных клещей Таймырского заповедника // Проблемы почвенной зоологии. — Ростов-н-Д., 1996. — С. 33–34.
- Кривоуцкий Д. А. Панцирные клещи (Oribatei) в почвах тундры // Pedobiologia. — 1966. — 6. — С. 277–280.
- Кривоуцкий Д. А., Лебрен Ф., Кунст М. и др. Панцирные клещи. — М.: Наука, 1995. — С. 1–223.
- Ситникова Л. Г. Семейство Camisiidae // Определитель обитающих в почве клещей. — М.: Наука, 1975. — С. 75–84.
- Шалдыбина Е. С. Надсемейство Ceratozetoidea // Определитель обитающих в почве клещей. — М.: Наука, 1975. — С. 275–319.

ЗАМЕТКА

Ixodes apronophorus Schulze, 1924 (Acarina, Ixodidae) в Харьковской области [*Ixodes apronophorus* Schulze, 1924 (Acarina, Ixodidae) in Kharkov Region]. — По опубликованным данным *I. apronophorus* в Украине распространен преимущественно в западной ее половине: на Волини (Адамович, 1964), под Киевом (Небогаткин, 1996), в Черкасской (Никитиченко, 1969) и Винницкой (Трикоз, 1970) областях, в Черноморском заповеднике (Емчук, 1980). Известен также для Молдовы (Успенская, 1963). Данные о распространении его в Восточной Украине отсутствуют. В Харьковской обл. клещ впервые обнаружен в июле 1974 г. (с. Червонный Шахтер Изюмского р-на): 2 личинки найдены на *Myodes glareolus*, отловленной в ольшанике притеррасного понижения поймы Северского Донца. Там же, в июле 1975 г. с *M. glareolus* снята 1 нимфа. Правильность определения подтверждена Н. А. Филипповой, за что автор приносит ей свою искреннюю благодарность. Позднее по 1 нимфе *I. apronophorus* обнаружено на *Sorex araneus* (заболоченность в пойме р. Мжа в окр. с. Пролетарское, Змиевского р-на, июнь 1982 г.) и на *Apodemus agrarius*, пойманной в июне 1995 г. в заболоченной пойме ручья, впадающего в р. Мжа (с. Просяное Нововодолажского р-на). Находки *I. apronophorus* в Восточной Украине свидетельствуют о более широком, чем это представлялось ранее, распространении этого вида по территории страны, позволяют в какой-то степени ликвидировать разрыв между северным и предкавказским участками его ареала, и высказать предположение о его распространении в пределах Украины по всему ареалу *Arvicola terrestris* — основного его прокормителя. — В. А. Наглов (Харьковская областная санэпидстанция, Харьков).

УДК 595.143.6

ANALYSIS OF REPRODUCTIVE ABILITY OF THE MEDICINAL LEECH (*HIRUDO MEDICINALIS*) BRED UNDER LABORATORY CONDITIONS

O. M. Utevskaia

Department of Neurophysiology and Immunology, Ukrainian Research Institute of Clinical and Experimental
Neurology and Psychiatry. Akademika Pavlova str. 46, 310068 Kharkov, Ukraine

Accepted 20 June 1997

Analysis of Reproductive Ability of the Medicinal Leech (*Hirudo medicinalis*) Bred under Laboratory Conditions. Utevskaia O. M. — The following reproductive characteristics of the medicinal leech, *Hirudo medicinalis* L., were measured under laboratory conditions: number of deposited cocoons, number of hatchlings per cocoon, weight of hatchlings and increase in weight after the first feed, mortality rate of young leeches. The regression analysis was used to calculate the correlation between characteristics listed above. The negative correlation was found between the number of hatchlings per cocoon and their weight, there is the significant positive correlation between weight of hatchlings after birth and increase in weight after the first feed. No correlation was found between the number of cocoons deposited by a leech and the average number of hatchlings per cocoon and also between the weight after birth and mortality in a period of the first six months after birth.

Key words: *Hirudo medicinalis*, reproductive ability.

Анализ репродуктивной способности медицинской пиявки (*Hirudo medicinalis*), разводимой в лабораторных условиях. Утевская О. М. — Были изучены следующие репродуктивные характеристики медицинской пиявки, разводимой в лабораторных условиях: количество откладываемых коконов, количество молоди в коконах, вес молоди при рождении, прибавка в весе после первого кормления, смертность молоди в течение первых 6 месяцев жизни. Были обнаружены отрицательная корреляция между количеством молодых пиявок в коконе и их весом, а также положительная корреляция между весом молоди при рождении и приростом массы после кормления. Не обнаружилось корреляционных связей между количеством отложенных отдельными пиявками коконов и количеством молоди в этих коконах, а также между весом при рождении и смертностью в течение первых 6 месяцев жизни.

Ключевые слова: *Hirudo medicinalis*, репродуктивная способность.

Introduction. Medicinal leeches, *Hirudo medicinalis* L., and products obtained from their salivary glands are successfully used for treatment of numerous diseases. Unfortunately, capturing leeches for medical purposes led to their decline. However, the maintenance and breeding of these animals are possible under laboratory conditions. Furthermore, the study of some biological peculiarities inaccessible for observations in wild nature is possible under laboratory conditions, in particular, the study of reproductive ability.

The number of deposited cocoons and the number of hatchlings per cocoon were studied by Sineva (1944) and Zapkuvienė (1972a), the growth rate was estimated by Zapkuvienė (1972b) and Wilkin & Scofield (1991b), the possibility of the repeated cocoon deposition was established by Shchegolev (1948), the number of reproductive bouts was determined by Davies & McLoughlin (1996). Most likely, the reproductive characteristics are correlated correspondingly to one another, but this problem has been not understood until now. Understanding the relationships between reproductive characteristics is essential for selection of the medicinal leech. In addition, the study of reproductive characteristics will allow to understand the population dynamics in wild and elaborate the appropriate conservation strategy.

The purpose of this work was to study reproductive characteristics of the medicinal leech and determine relationships between them.

Materials and Methods. The medicinal leeches were bred under laboratory conditions.

Leeches were maintained in tap-water at the temperature of 18–22°C. The juvenile leeches were fed every 20–30 days (the first two feeds). The next two feedings were every 60–90 days. The period between the next meals was 4–6 month.

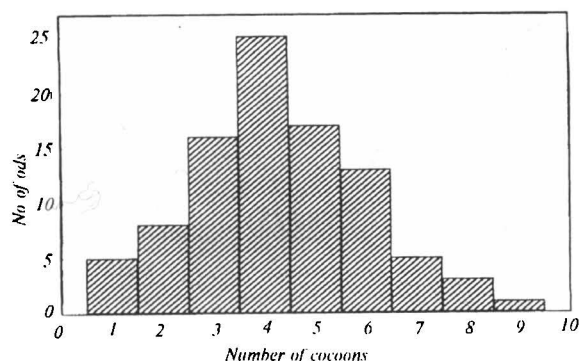


Fig. 1. Distribution of number of cocoons deposited by one leech.

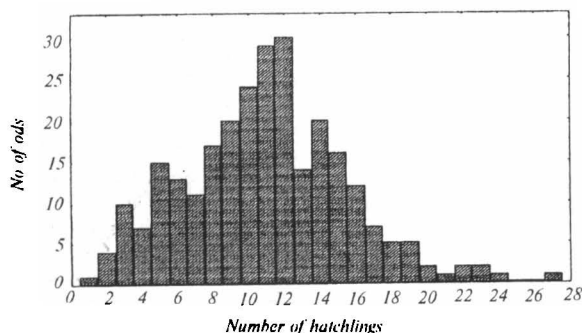


Fig. 2. Distribution of number of hatchlings per cocoon.

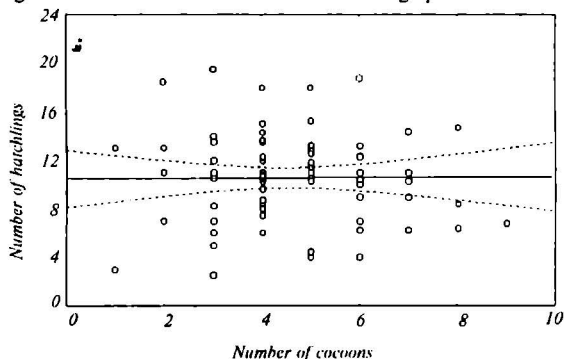


Fig. 3. Regression between number of cocoons deposited by a leech and average number of hatchlings per cocoon (correlation coefficient is 0.01).

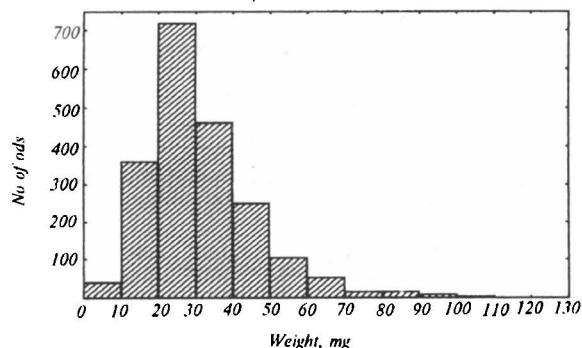


Fig. 4. Distribution of weight of hatchlings.

For the reproduction, the pairs of mature adults were put into containers with water for a month. A temperature of 25°C was maintained. After copulation, leeches were put individually into the containers with peat at 25°C for the cocoon deposition.

The cocoons laid during two months were collected and the posterity of each leech was studied. The following characteristics were considered: number of cocoons laid by each leech (for 93 leeches), number of hatchlings per each cocoon (for 269 cocoons) and their number after 6 months, weight of hatchlings after birth (for 2932 hatchlings) and after the first feeding (for 53 hatchlings).

Correlation between these characteristics was estimated by means of regression analysis. For this purpose, the programme STATISTICA 5.0 for WINDOWS was used.

Results. Of 139 leeches taken for the experiment, only 93 (66.9 %) laid 400 cocoons, others died or did not breed. The number of cocoons laid by one leech varied from 1 to 9 (Fig. 1); on the average 4.3 cocoons per leech were obtained. Of 400 deposited cocoons, 131 (32.75 %) did not develop, perhaps because of unfertilization or anomalous embryogenesis. 2932 leeches hatched from 269 cocoons (67.25 %).

The number of hatchlings per cocoon varied from 2 to 26 (Fig. 2), on the average 10.9 hatchlings per cocoon. The correlation coefficient between the number of cocoons laid by a leech and the average number of hatchlings per cocoon was 0.01. It means that there was no correlation between the listed characteristics (Fig. 3).

The body weight of hatchlings varied from 2 to 122 mg (Fig. 4), on the average 32 mg. The negative correlation between the number of hatchlings per cocoon and their average weight was found (Fig. 5), the correlation coefficient was -0.4.

The large increase in the body weight took place after the first feeding. It varied from 2 to 5 times in accordance with the weight after birth. The significant correlation was found between the weight of hatchlings and increase in weight

after feeding (Fig. 6), the correlation coefficient was 0.69.

However, it turned out that there was no dependence between the weight after birth and viability (Fig. 7). Correlation coefficient between the weight after birth and 6-month mortality was 0.09.

The mortality of leeches during 6 months after birth was considerable (about 30 %). The maximum mortality (about 22 %) was observed in the first two months of life (Fig. 8). According to our observations, the reasons of mortality were the following: the inability of leeches to find and to assimilate food, lack of oxygen, diseases and others.

Discussion. It follows from our investigation, that an average 21.1 hatchlings were born from each adult in a breeding period under favourable laboratory conditions. Taking into consideration absence of parental care, we would say that fecundity of the medicinal leech is low. Furthermore, *H. medicinalis* reaches sexual maturity in a long time. According to Sineva (1944) mature leech may reach in 12–18 months under laboratory conditions. Zapkuvienė (1972b) used leeches over 1.5 g in weight for breeding and reported that this size may be reached in 6–12 months. Davies & McLoughlin (1996) found out that it takes 9.5 months to reach reproductive maturity of *Hirudo medicinalis* in a laboratory. However, this period may be much longer in natural populations; the development of poikilothermal leeches depends heavily on the environmental conditions. Young leeches cannot breed for at least a year, before the next summer coming. During this period, they are exposed to unfavourable natural factors which cause significant mortality. According to our data, the total mortality under favourable laboratory conditions for the first six months of life was about 30 %, in nature it is, undoubtedly, higher.

Low fecundity is compensated by long life and repeated breeding during several years. The possibility of repeated breeding of the

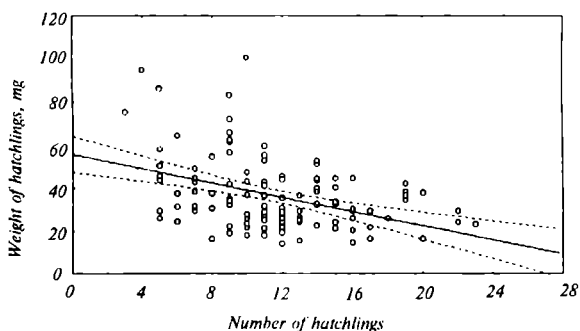


Fig. 5. Regression between number of hatchlings per cocoon and their weight (correlation coefficient is 0.4).

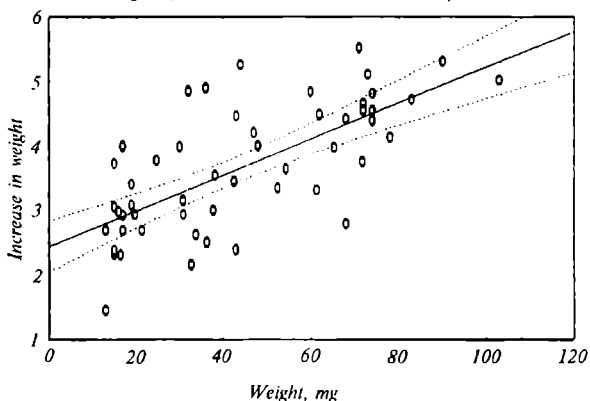


Fig. 6. Regression between weight of hatchlings and increase in weight after the first feed (correlation coefficient is 0.69).

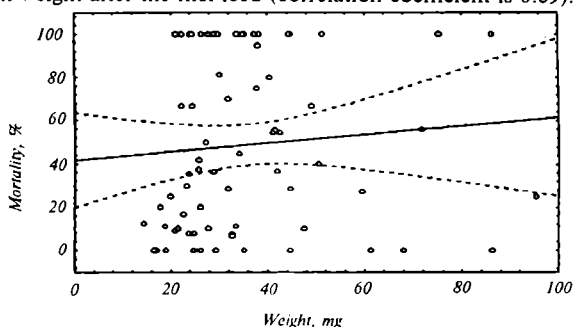


Fig. 7. Regression between weight of hatchlings and their mortality (correlation coefficient is 0.09).

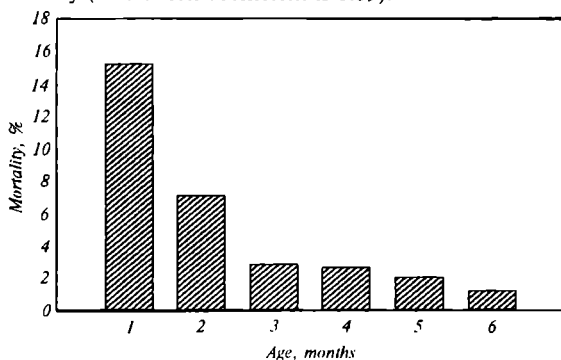


Fig. 8. Dependence of mortality on the age of leeches.

medicinal leech was suggested by Shchegolev's four-years studies (1948). The number of bouts of reproduction ranges from two to nine (Davies & McLoughlin, 1996). Wilkin et al. (1991b) carried out field studies with marked mature medicinal leeches during 2 years, and laboratory observations for more than 3 years (Wilkin & Scofield, 1991a). A part of leeches involved in our investigations had the age of more than 4 years.

Low fecundity is the cause of slow restoration of a natural population after destruction of its greater part; population is incapable to grow rapidly. For instance, the regular capture is an effective method widely used against the tsetse fly (*Glossina* sp.) which gives 8 larvae per a female at most and mosquito *Phlebotomus papatasi* Scop. which lays 70–80 eggs, but such capture have no influence on the number of malaria mosquito *Anopheles maculipennis* Meig. which gives about 2000 eggs (Beklemishev, 1970). For this reason, the intensive capture of medicinal leeches and the general destruction of their habitats are serious threats for natural populations.

Considering absence of correlation between the number of deposited cocoons and the number of leeches per cocoon, it is likely that the total fecundity of a leech depends heavily on the number of deposited cocoons. The last parameter is defined by the size and, consequently, resources of the maternal organism (Zapkuviene, 1972a).

The wide range of body weight (from 2 to 120 mg) is due to different cache for leeches in the embryo. It is known that size of hatchlings is determined by relationship between the size of a cocoon and the number of eggs in it (Zapkuviene, 1972 a). Our investigations have verified the occurrence of the negative correlation between the number of hatchlings per cocoon and their average weight. It means that the smaller is the number of leeches per cocoon, the greater is their weight, and conversely.

As a rule, the big juveniles are more competitive, they are able to assimilate food and to stand stresses better than small ones. It has been showed in this paper that the larger is a leech, the greater is increase in weight after the feeding and, consequently, the higher is the growth rate. Such fact was noted by Zapkuviene (1972b) who reported that the differences in size of hatchlings did not decline during the following development but became more conspicuous. The rapid growth results in sexual maturation in a short time. Thus, the possibility of early reproduction is an advantage of big juveniles in comparison with small juveniles which have a numerical superiority.

However, it turned out that the leech size after birth does not exert influence on the viability. It should be noted, that data for laboratory population which was maintained under favourable conditions without intraspecific competition may not be true for natural populations. Perhaps, under natural conditions big hatchlings have an advantage in rate of movement, search of food and ability for long starvation.

Acknowledgements. I am grateful to Prof. T. M. Vorobyova and Dr. T. I. Harmash, Ukrainian Research Institute of Clinical and Experimental Neurology and Psychiatry, Kharkov, Ukraine, for supporting investigation; to Dr. S. Yu. Utevskaia and Dr. A. Yu. Utevskaia, Kharkov State University, Department of Zoology, Kharkov, Ukraine, for providing the valuable comments.

Beklemishev V. N. Biocenological basis of comparative parasitology. — Moskva: Nauka, 1970. — (In Russian).

Davies R. W., McLoughlin N. J. The effects of feeding regime on the growth and reproduction of the medicinal leech *Hirudo medicinalis* // Freshwater Biology — 1996. — 36 — P. 563–568.

Shchegolev G. G. Observations on repeated cocoon deposition by medicinal leeches // Zool. Zhurnal. — 1948. — 27. — 1. — P. 13–16 (In Russian).

Sineva M. B. Observations on growing of the medicinal leeches // Zool. Zhurnal. — 1944. — 23,6. — P. 293–303 (In Russian).

Wilkin P. J., Scofield A. M. The structure of a natural population of the medicinal leech, *Hirudo medicinalis*, at Dungeness, Kent // Freshwater Biology. — 1991. — 25. — P. 539–546.

Wilkin P. J., Scofield A. M. Growth of the medicinal leech, *Hirudo medicinalis*, under natural and laboratory conditions // Freshwater Biology. — 1991. — 25. — P. 547–553.

Zapkuviene D. V. Breeding and Growing of Medical Leeches under Laboratory Conditions (1. Breeding of *Hirudo medicinalis* f. *serpentina* and *H. medicinalis* f. *officinalis*) // Trudy Akademii nauk Litovskoy SSR, Seriya B. — 1972. — 3(59). — P. 71–76 (In Russian).

Zapkuviene D. V. Breeding and Growing of Medical Leeches under Laboratory Conditions (2. Growing of *Hirudo medicinalis* f. *serpentina*) // Trudy Akademii nauk Litovskoy SSR, Seriya B. — 1972. — 3(59). — P. 77–84 (In Russian).

УДК 562.11

NEUE CARABIDEN-ART DER GATTUNG *LEISTUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) AUS NORD TADZHIKISTAN

A. W. Putschkow, W. G. Dolin

Schmalhausen Institut für Zoologie der Nationalen Akademie der Wissenschaften der Ukraine, UA-252601 Kiew, Ukraine

Eingegangen 12. November 1997

New *Leistus*-species (Coleoptera, Carabidae) from North Tadjikistan. Putschkow A. W., Dolin W. G. — New species of subgenus *Pogonophorus* is described and illustrated in this paper. This new species is similar to *L. (P.) relictus* Sem., 1900, but distinguished by the more elongated and narrow elytra with faintly planned in area 1–4 intervals and by the form of pronotum.

Key words: Coleoptera, Carabidae, *Pogonophorus*, *Leistus*, new species, Tadjikistan.

Новый вид жулици рода *Leistus* (Coleoptera, Carabidae) из Северного Таджикистана. Пучков А. В., Долин В. Г. — Описан и иллюстрирован новый вид рода *Leistus* подрода *Pogonophorus*, близкого к *L. (P.) relictus* Sem., 1900, от которого он отличается более вытянутыми и узкими надкрыльями, менее уплощенными впереди в 1–4 промежутках, а также формой переднегруди. Ключевые слова: жесткокрылые, жулици, *Pogonophorus*, *Leistus*, новый вид, Таджикистан.

Bisher waren in der Untergattung *Pogonophorus* 9 Arten bekannt, die hauptsächlich im Mittel Asien verbreitet worden. Unter den Käfern, die von dem Mitarbeiter des Instituts für Zoologie (Ukraine, Kiew) Sergej Bajdak in der Umgebung der 5. Marguzor-See (Hurdak) gesammelt wurden, haben wir eine Menge von der neuen Art entdeckt, welche dem *Leistus relictus* Sem. nahe verwandt ist, dessen Beschreibung hier vorliegt. Holotypus und eine Teil der Paratypen sind in der Sammlung des Schmalhausen Instituts für Zoologie aufbewahrt, andere Teil der Paratypen wird in der Sammlungen des Zoologischen Instituts RAW (Sankt-Peterburg), I. I. Kabak (Almaty), A. Dostal (Wien) in Verwahrung gegeben.

Die Länge des Körpers des Käfers wurde von dem Vorderrand des Labrums bis der Spitze der Flügeldecken, die Breite des Kopfes mit den Augen, der Halsschild und Flügeldecken — in ihrer breitesten Stelle gemessen. Die Länge des Halsschildes wurde entlang der Mittellinie, die Länge von Flügeldecken — von Schildchen bis zu ihrer Spitze und die Breite der Vorder- und der Hinterränder des Halsschildes zwischen deren Ecken gemessen. In Klammern wurden die extreme Messwerte der entsprechenden Indexe angegeben.

Leistus (Pogonophorus) sogdianus Putshkov et Dolin, sp. n. (Abb. 1, 2)

Material. Holotypus ♂ und 20 Paratypen (10 ♂, 10 ♀): Tadjikistan, Serawschan Bergkette, Pendzhikent Bezirk, Marguzor Seen, Umg. 5. See (Hurdak), 1950–2300 m, 20–30. 04.1997, Bajdak; weitere Paratypus: ♀, ibid., 25.04.1996, Bajdak.

Männchen. Körper braun, gestreckt, Mundteile, Fühler und Tarsen deutlich heller. Länge: 9.5 mm (8.6–10.5), Breite: 3.14 (2.95–3.20) mm (Abb. 1).

Kopf fein quer gerunzelt und tief einfach punktiert. Augen stark konvex, Stirnfurchen tief, fein runzelig punktiert. Stirn sehr fein punktiert. Fühler lang, die Mitte der Flügeldecken ein wenig überragend. Halsschild leicht herzförmig, in der Mitte fein weitläufig punktiert (manchmal fast ohne Punkten), vor der Mitte am breitesten, 1.15 mal (1.11–1.18) breiter als der Kopf mit Augen und 1.3 mal (1.24–1.35) breiter als lang, sowie an der Basis 1.55 mal (1.39–1.61) schmaler als maximal breit (Abb. 1). Vorderrand des Halsschildes in der Mitte nur schwach vorragend, Vorderecken rundlich gestumpft. Seitenränder fast gleichartig gerundet, vor den

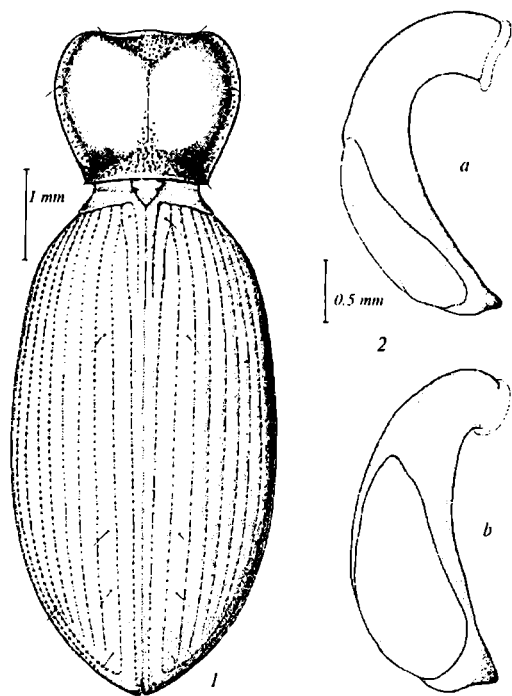


Abb. 1–2. *Leistus (Pogonophorus) sogdianus* sp. n.: 1 — Umriss des Körpers; 2 — Penis.

Hinterecken leicht konkav, manchmal gar nicht ausgebuchtet. Hinterrand des Segments fast geradelinig, 0.93 mal (0.87–0.98) schmaler als der Vorderrand. Seitenränder gleichartig eng ausgebreitet, im hinteren Teil stärker zurückgebogen. Mittellinie fein, deutlich ausgeprägt. Vorder- und Hintereindrücke gut ausgeprägt und grob punktiert. Die Randantgränze mit den kleinen Punkten versehen.

Flügeldecken hinter der Mitte am breitesten, 1.74 mal (1.68–1.85) so lang wie breit, vorne in der Mitte (1 – 4 Zwischenräume) deutlich abgeflacht, um 3.31 mal (3.19–3.49) länger und um 1.46 mal (1.40–1.54) breiter als der Halsschild. Schulterzähne stark nach hinten abgeschrägt, fast nicht vorragend. Entfernung zwischen der Schulterzähne um 1.94 mal (1.86–2.1) schmaler als die Breite der Flügeldecken. Basalsaum leicht zum Schildchen abgeschrägt.

Seitensaum schmal, zu der Basis der

Flügeldecken verschmälert. Die Streifen tief, deutlich punktiert, die Punktur im hinteren Teil merklich feiner ist. Zwischenräume mässig konvex, besonders in der hinteren Hälfte. Propleuren und 1. – 2. Abdominalsterniten grob dicht punktiert. Aussenrand der Vorder- und Mittelschenkel mit der Reihe der feinen Borsten versehen, Aussenrand der Hinterschenkel besonders im oberen Teil ist deutlich länger und dichter beborstet. Schienen von allen Beinen gleichartig kurz beborstet.

Penis siehe Abb. 2.

Weibchen unterscheidet sich nur durch ein wenig kürzeren Fühler, die bis der Mitte der Flügeldecken erreichen und merklich breiteren Flügeldecken: Breite: 3.29 (3.10–3.6) mm, (Foto 1.)

Diese neue Art ist neben *L. relictus* Sem. zu stellen, welches nach einem einzigen unvollständig gefärbten Weibchen beschrieben wird (Foto 2), und in der Sammlung des Zoologischen Instituts RAW in Sankt-Peterburg aufbewahrt wird. Unterscheidet sich die neue Art aber vom letzt genannten durch den längeren und schmäleren Flügeldecken und deren schwächer abgeflachten 1.–4. Zwischenräume. Ausserdem ist der Halsschild der neuen Art leicht herzförmig, manchmal fast queroval, mit fast geradeliniger Basis und stärker ausgeprägten und zugespitzten Hinterecken. Jedoch ist es nicht ausgeschlossen, dass diese neue Art nur eine Unterart des *L. relictus* Sem. ist. Die Veränderung des Statutes der neuen Art benötigt aber eine detaillierte grundlegende Erforschung der zusätzlichen *Leistus* — Funde von den südlichen Hänge der Hissar-Bergkette.

Ökologische Besonderheiten und Verbreitung: Diese neue Art stellt einen Vertreter der Bergfauna auf. Er besiedelt gesteinerte mit der Grass, manchmal auch mit weitläufiger Strauchern bedeckten Abhänge der Bergklüften, hauptsächlich in der Nähe von verschiedenen Wasserquellen. Die Käfer leben tief in der Spalten des

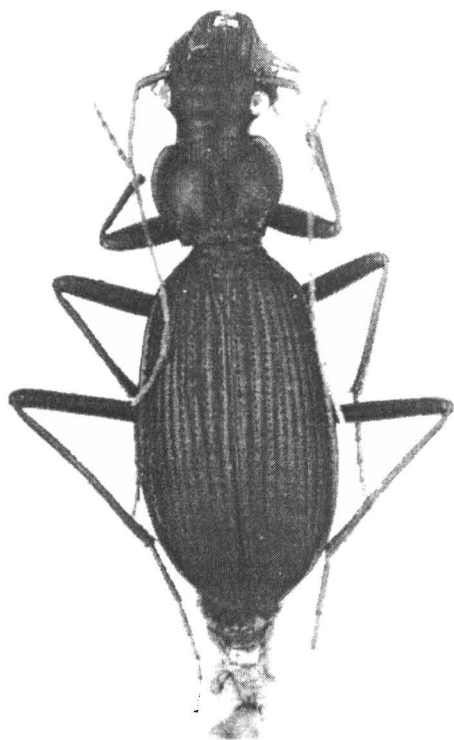


Foto 1. *Leistus (Pogonophorus) sogdianus* sp. n.: Paratypus (Weibchen).

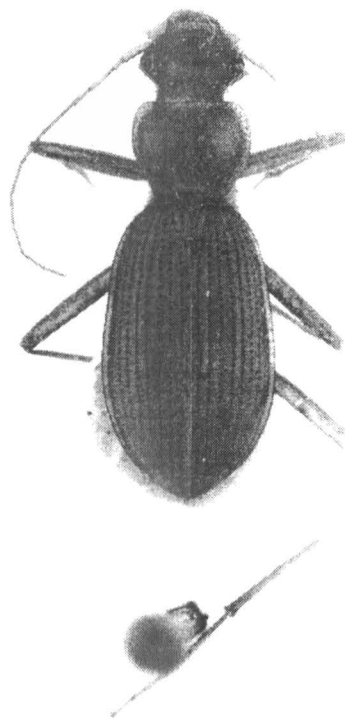


Foto 2. *Leistus (Pogonophorus) relictus* Sem.: Holotypus (Weibchen)

Lehmboeden und in den sich zwischen den Steinen bildenden Höhlen auf der Höhe von 2000 bis 2500 m. Im Frühling nach dem Regen sind sie unter den grossen Steinen oder unter den neben den grossen liegenden kleinen Steinen zu finden. Die Aktivität weisen sie von Anfang April bis Mitte Mai auf. Anfang Juni 1991 wurde von einem der Verfasser in der Umgebund vom 4. Marguzor-See zum ersten Mal die Fragmente von den Resten dieser Art unter grossen Stein entdeckt.

Kryzhanovskij O. L. et all. A checklist of the Ground-Beetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae) // Pensoft, Sofia-Moscow, 1995. — 271 p.

Семенов-Тянь-Шанский А. П., Знойко Д. В. Подроды *Chaetoleistus* Sem. и *Euriphorus* Breit. рода *Leistus* Fröl. (Coleoptera, Carabidae) и их виды // Русс. энтомол. обозрение. — 1900. — 22, 3-4. — С. 207-212

УДК 599: 575.4(47)

КЛЮЧІ ДО ВИЗНАЧЕННЯ ВИЩИХ ТАКСОНІВ ЗВІРІВ ФАУНИ УКРАЇНИ І СУСІДНІХ РЕГІОНІВ ТА ПРИНЦИПИ ЇХ ПОБУДОВИ*

*До 30-річчя журналу та 60-річчя
видання О. Мигуліна «Звірі УРСР»*

І. В. Загороднюк

Інститут зоології НАН України, вул. Б. Хмельницького, 15, 252601, Київ-30 МСП, Україна

Отримано 1 вересня 1997

Ключі до визначення вищих таксонів звірів фауни України і сусідніх регіонів та принципи їх побудови. Загороднюк І. В. — Особливістю запропонованих таблиць є їх максимально можлива відповідність сучасним класифікаціям, мінімізований шлях виходу на кінцеві таксони, можливість визначення проміжних таксонів та використання тріади екстер'єрних, краніологічних і одонтологічних ознак. Ключі супроводжено відповідними їм блок-схемами, анотаціями на родовий і видовий склад регіональної фауни та на найголовніші публікації останніх двох десятиліть. Для кожного виду наведено інформацію щодо його перебування та охоронного статусу на території України.

Ключові слова: ссавці, вищі таксони, таксономія, ключі до визначення, Східна Європа.

Keys to Higher Mammal Taxa from Ukraine and Adjacent Regions and the Principles of their Creation. Zagorodnyuk I. V. — Detailed system of the keys of new generation is presented. Their peculiarities are: the maximal conformity to the modern taxonomic schemes, minimized ways to the each taxon, possibility to identification of the intermediate taxa, using of the triad of external, cranial, and dental characters in the couplets. Keys are followed by structural schemes, and by the annotations on genus and species composition of fauna, and also main regional publications of two last decades. Detailed information on species occurrence is given for the territory of Ukraine.

Key words: mammals, higher taxa, taxonomy, keys to diagnostics, Eastern Europe.

Квінтесенцією уявлень про таксономічне різноманіття фауни є її філогенетична класифікація, прикладним викладом якої є ключі до визначення таксонів. Сучасні погляди на таксономічну структуру та видовий склад теріофауни Східної Європи, загалом, та України, зокрема, суттєво відрізняються від тих, що висвітлено у наявних зведеннях (напр., Корнєєв, 1965). Наразі існує кілька регіональних визначників, що стосуються фауни окремих країн. Серед цих видань — п'ять визначників ссавців України, виданих М. Шарлеманем 1920 р., О. Мигуліним 1929 і 1938 рр. та О. Корнєєвим 1952 та 1965 рр., а також два анотовані списки фауни — І. Сокура (1960) та В. Крижанівського з І. Ємельяновим (1985). Кожне з цих зведень відбиває рівень знань відповідного періоду розвитку теріології, окрім того, охоплює територію України у її адміністративних межах, які істотно змінювались протягом ХХ століття. Так, до перших двох зведень не потрапили звірі західних областей України, а також морські звірі, до третього (1938) — звірі західних областей. Перше зведення О. Корнєєва (1952) не охоплювало фауну Закарпаття. Друга ж його праця (1965) відбиває знання стосовно всієї теріофауни України у сучасних її межах, однак самі ці знання змінились, насамперед, через зміну поглядів на таксономію політипічних груп (Загороднюк, 1991; Zagorodnyuk, 1996). Загалом, порівнюючи списки фауни, маємо такий ряд числа видів і родин, зареєстрованих на відповідний період теріологічних досліджень: 1920 р. — 80 видів, 19 родин, 1929 р. — 82 види, 19 родин, 1938 — 88 видів, 19 родин, 1952 — 101 вид, 21 родина, 1965 — 102 види, 22 родини, 1984 — 109 видів, 24 родини, 1997 — 117 видів, 27 родин (табл. 1).

Розвиток та поширення кладистичної парадигми вимагають розробки чіткої системи опису діагностичних ознак тієї, чи іншої таксономічної групи, що досі залишається нездійсненим на практиці, принаймні, на рівні наявних визначників. Суттєві розбіжності структури таких ключів з класифікаціями таксонів, непослідовність у викладенні тез та антитез, орієнтація більшості з них тільки на визначення кінцевих таксонів (звичайно видів) створюють прірву між сучасними даними з таксономії чи морфології вищих таксонів та знаннями практиків про саме існування таких таксонів. Ро-

* Статтю представлено до публікації Радою Українського теріологічного товариства НАНУ.

Таблиця 1. Число видів (sp) та родин (fa) ссавців, зареєстрованих у XX ст. на території України, за даними різночасових зведень та згідно з цією роботою

Table 1. Number of mammal species (sp) and families (fa) registered on the territory of Ukraine during XX century according to reviews of different ages and according to this article

Ряд	1938		1952		1965		1984		1997 *		XX ст.	
	fa	sp	fa	sp	fa	sp	fa	sp	fa	sp	fa	sp
Soriciformes, seu Insectivora	3	11	3	11	3	12	3	12	3	11	3	14
Caniformes, seu Carnivora	4	15	5	17	5	17	5	19	5	19	5	19
Vespertilioniformes, seu Chiroptera	2	18	2	22	2	22	2	24	2	24	2	26
Delphiformes, seu Cetacea	0	0	1	3	1	3	1	3	3	4	3	4
Cerviformes, seu Artiodactyla	2	5	2	7	2	7	3	8	3	8	3	8
Equiformes, seu Perissodactyla	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Muriformes, seu Rodentia	7	36	7	38	8	38	9	41	10	48	11	50
Leporiformes, seu Lagomorpha	1	3	1	3	1	3	1	2	1	3	1	3
Загалом родин та видів	19	88	21	101	22	102	24	109	27	117	29	125

Примітка. Число таксонів у стовпчику «1997» підраховано за наведеними у цій праці списками (за винятком видів, наявність чи ранг яких вимагає додаткової перевірки).

бота охоплює всі вищі таксони ссавців, виявлені на теренах Східної Європи у складі дикої фауни впродовж поточного (XX) століття, від класу до підродин включно. Роботу підготовлено за схемою визначника, ухваленою Третьою національною теріологічною школою (Загороднюк та ін., 1997). Як перший етап підготовки визначника тут викладено головні його особливості, структуру описів, принципи побудови діагностичних таблиць та інформацію про видовий склад вищих таксонів ссавців Східної Європи.

Попередні зауваження

Першочерговим завданням, яке постало на початку підготовки цього зведення, була розробка таблиць для визначення вищих таксонів ссавців усіх таксономічних рангів незалежно від типу наявного морфологічного матеріалу — тушок, шкур, черепів чи шелеп. Практично всі наявні визначники зорієнтовані на визначення, насамперед, кінцевих таксонів*, по-друге, містять неузгоджені ключі до визначення за зовнішньою морфологією та за черепами, по-третє, орієнтовані на вузькорегіональну, або, навпаки, на палеоарктичну теріофауну. Врешті, більшість з них, принаймні всі, що видано за часів Російської імперії, створювались на замовлення середньої та вищої шкіл.

Зокрема, більшість виданих дотепер визначників є вузькорегіональними (Русек, 1984; Корнєєв, 1965; Темботов, 1965), або, навпаки, охоплюють величезні території, такі як колишній СРСР (Громов и др., 1963) або Палеарктика (Corbet, 1978; Павлинов и др., 1995), та почасти зорієнтовані на окремі групи† окремих регіонів (Фалькенштейн, 1937; Абеленцев, Підоплічко, 1956; Абеленцев, 1968; Виноградов, Громов, 1982; Громов, Ербаєва, 1995; ін.), або лише краєм захоплюють територію Східної Європи (Niethammer, Krapp, 1978, 1982, 1990). Всі великі за обсягом визначники, орієнтовані на роботу з фауною ссавців чи хребетних загалом, від окремих адміністративних областей (Резник, 1962) або ж усієї України (Корнєєв, 1965; Корнєєв та ін., 1967; Цвєлих, 1983) до природних зон (Олигер, 1971) чи 1/6 світу (Бобринский и др., 1965 та ін.), принаймні, формально призначались для шкіл, і їх основою найчастіше є не стільки визначення таксонів різних рангів, скільки опис морфології, особливостей біології та поширення видів. Як не дивно, досі не створено жодного визначника для східноєвропейської теріофауни загалом (хай би «Європейської частини СРСР»), хоча більшість експедицій фахівців цього регіону та основна частка наявних колекційних фондів, а так само більшість найцікавіших таксономічних проблем та фауністичних знахідок у Європі припадає саме на цю територію.

Загальними недоліками більшості зазначених праць, які спонукали автора до розробки нового визначника, були: наслідування старих таксономічних схем,

* Під «кінцевими» тут і далі ми розуміємо таксони найнижчого рангу в межах кожної відповідної таблиці визначення (звичайно, у таблицях для визначення таксонів усіх рангів такими є види).

† Це не стосується спеціальних монографічних зведень щодо невеликих таксономічних груп у повному їх обсязі (Топачевский, 1969; Гурсев, 1979; Павлинов и др., 1990 та ін.).

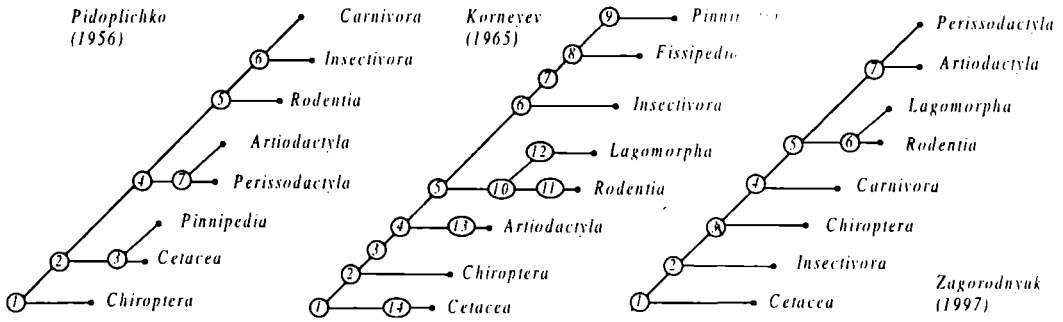


Рис. 1. Структура таблиць для визначення вищих таксонів ссавців за зведеннями І. Підоплічка (1956, ліворуч), О. Корнеєва (1965, у центрі) та за нашими даними (праворуч; вжито традиційні назви рядів). Номери у точках розгалуження дендрограм збігаються з номерами тез/антитез.
Fig. 1. Pattern of the keys to diagnostics of the higher mammal taxa according to the review of I. Pidoplichko (1956, left), O. Korneyev (1965, center) and this article (using old Latin names of orders). Numbers in dendrogram nodes agree with the numbers of the key couplets.

неповнота змісту тез і неможливість використання їх для визначення нарізно за макро- або мікроморфологічними ознаками, неузгодженість схем побудови ключів за різними системами ознак, орієнтація ключів на визначення тільки кінцевих таксонів. Навіть таким найкраще підготовленим сучасним зведенням, як «Klucz do oznaczania ssakow Polski» (Pucek, 1984), «Sesalci Slovenije» (Krystufek, 1991), або «Млекопитающие Евразии» (Павлинов и др., 1995) у низці розділів бракує інформативності та послідовності: або тези надто лаконічні, або на один таксон виводять по кілька різних тез, або шлях визначення громіздкий.

Так, в останній праці (Павлинов и др., 1995) перші розгалуження першої ж таблиці пропонують: «(1). У нижній щелепі 4 щічних зуби. (2). У верхній щелепі 5..., а якщо 4, то... (3). Між пальцями... є плавальна перетинка». А якщо маємо череп, без шкурки та мандибули? Окрім того, у загальному випадку фраза «а якщо ні, то...» (та ще «відсутні») свідчить винятково про те, що теза не охоплює позитивною інформацією всю подальшу групу і має бути поділена на дві різні за змістом. У Н. Бобринського зі співавт. (1965) з восьми перших тез три містять фразу «якщо ж». Іншим прикладом псевдодихотомії є визначення білячих шляхом: «щічних зубів 5/4; якщо ж 4/4, то забарвлення...» (Громов и др., 1995).

У О. Корнеєва (1965) у першому ж ключі на 8 таксонів припадає 14 (!) довільно розмішених куплетів тез (рис. 1). М. Шарлемань (1920: 8) пропонує подвійні ключі до рядів і зазначає: «коли визначити ряд... не вдається по таблиці I, ... треба перевірити визначення по таблиці II» (!). До того ж ця остання, протиставляючи у першій тезі їжаків решті ссавців, виводить на комахоїдних ще тричі: кроти опинились в антитезі до хижих, землерийки — до гризунів (без бобра), а хохла — до бобрів (!). Штучне утворення збірних груп і постійні проблеми з плезіонами є нормою усіх визначників. Узгодження діагностичних таблиць з таксономією та діагнозами груп дозволяє запобігти виникненню складних діагностичних утворів, коли простою комбінацією з однієї симплезіоморфії пропонують відрізнити нелогічний конгломерат «бобер+вовчок+ховрах+нутрія» від купи міоморфів (Корнеєв, 1965; Павлинов и др., 1995). Саме через такий шлях до визначення таксонів І. Громов зі співавт. (1963) змушені пояснювати відміни довгокрилів від вуханів (с. 143), вовчків від нутрій (с. 249) або сліпачків від лемінгів (с. 533); у поновленій версії цього визначника (Громов и др., 1995) нутрії треба знов відрізнити від вовчків, а сліпачків вже від хом'яків ...

Певні проблеми викликають несумісні і надто лаконічні паралельні таблиці (ключі) для визначення ссавців за різними системами ознак. Зокрема, у першій же діагностичній таблиці останнього європейського теріологічного зведення (Niethammer, Krapp, 1990: 18–19) три наявні родини комахоїдних визначаються всіма трьома можливими способами, що тягне за собою утворення трьох різних ключів: за зовнішньою морфологією — Erinaceidae протиставляється землерийкам з кротовими, за черепами — Soricidae — їжакам і кротам, а за зубами — Talpidae землерийкам і їжакам (!). Стійке враження про незакономірну перекомбінацію можливих діагностичних ознак зберігається, коли знайомимся з усіма визначниками, що пропонують кілька ключів для визначення одних і тих же таксонів за різними системами ознак (напр., Pucek, 1984). За найвідомішим у нас визначником І. Громова зі співавт. (1963) перші три відгалуження ключа для визначення рядів за екстер'єром виводять на Cetacea, Chiroptera та Insectivora, а відгалуження ключа за краніальними ознаками — на Rodentia,

Lagomorpha та Chiroptera. При цьому «позитивність» тез, що ведуть до тих же гризунів, така [у дужках мої скорочені перефразування]: «2) задні кінцівки є, хвіст іншої форми, шкіра [не гола]; 3) передні кінцівки не перетворені у крила, а якщо...; 5) пальці [не з ратицями]; 7) хоботка на кінці морди немає; 8) ікол немає...» (вгадали?). На продовження шедеврів типу «таблиця для визначення тварин розміром з собаку» Н. Бобринський зі співавт. (1965), наприклад, радять визначати котів за ознакою «голова кругла (котячого типу)...» і т. д.*

У зв'язку з цим сформульовано такі завдання: 1) створити діагностичні ключі у відповідності до сучасних таксономічних схем, уникнувши формування антикладистичних і таксономічно невизначених груп, 2) застосовувати тільки надійні перевірені автором у роботі ознаки, 3) поєднати у кожній таблиці (і кожній тезі) ознаки макро- та мікроморфології, насамперед, екстер'єрні, краніологічні та одонтологічні; 4) створити блок-схеми ключів для контролю за ходом визначення та мінімізації кількості проміжних тез, 5) створити таблиці, орієнтовані на використання фахівцями наукових і природоохоронних інституцій та на практикумах у вищих навчальних закладах. Детально ці вимоги подано нижче. Як перший етап роботи над новим визначником пропонуємо опис і реалізацію цих принципів на прикладі вищих таксонів ссавців східноєвропейської фауни.

Таксономічна структура фауни та структура визначника. Спеціальний аналіз змін у поглядах на таксономію та номенклатуру вищих таксонів ссавців регіону наведено в окремій роботі (Загороднюк, 1988 — у друці). На рівні над/підрядів суттєво змінились уявлення про структуру таксономічних взаємин серед гризуноподібних (Glires) та серед хижих (Ferae) (Павлинов, Яхонтов, 1992). Змінився також порядок наведення вищих таксонів, як через зміни поглядів на філогенетичні взаємини рядів (кладистичні та палеонтологічні реконструкції), так і у зв'язку з розвитком «вертикальної» системи, що враховує вік (час появи) таксономічних груп в еволюції (напр.: Пантелеев, 1991). Для створення регіонального визначника таксономічні взаємини груп принципового значення не мають, оскільки представленість вищих таксонів невелика, а їхні морфологічні типи добре відомі. Однак будь-який визначник має узгоджуватись із сучасними класифікаціями: *чітке уявлення про таксономічну структуру фауни, вивчення якої починається з визначника, є основою усіх подальших досліджень з морфології, фауністики, генетики, екології чи охорони ссавців.*

Орієнтація ключів на визначення кінцевих таксонів залишає поза увагою таксономічні відношення та морфологічні особливості низки проміжних таксонів. Певною мірою, цьому сприяють складання тез за антикладистичним принципом із залученням до них симплезіоморфій, або повторні повернення по ходу визначення до ознак, притаманних відсіяним вище таксонам†. Звичайно, структура визначника не орієнтована на кладистичні реконструкції, оскільки найпростіше, будуючи ключі, відсіяти у першу чергу групи з яскравими аутапоморфіями та утворювати в антитезі черговий парафілетичний залишок. Традиційне зауваження «визначник повинен бути зручним» не означає поділ у першій же тезі ссавців на рогатих (копитних, з плавальною перетинкою, літаючих...) та «не-таких».

* На цьому ж принципі побудовано визначник ссавців Монголії (Соколов, Орлов, 1980).

† Численні повернення до плезіоморфій, нелогічні повороти та неспівпадіння значної частини тез з антитезами є типовими для попереднього визначника (Корнєєв, 1965). Так, у «таблиці до визначення рядів» теза 4 (пальці з кігтями) веде до хижих та дрібних ссавців, але та сама ознака власноруч до попереднього тезіону (кажани). Більшість частин визначника побудована з використанням шахових ходів на кшталт «1...2, 2(10), 10(13), 13(17) ...!!!» (с. 131) та ін.

Основні засади створення визначника

В основу запропонованих таблиць покладено дихотомічну систему. Такий вибір забезпечено достатньою кількістю якісних відмінностей між таксонами і дозволяє уникати складних розгалужень у структурі визначника. Другою особливістю запропонованих таблиць визначення є їхня максимально можлива відповідність сучасним класифікаціям та «вертикальному» порядку наведення таксонів. Все це сформульовано нижче у вигляді окремих пропозицій і реалізовано далі у вигляді ключів для діагностики вищих таксонів ссавців.

Структура та блок-схеми визначника. Всі таблиці визначення супроводжуються відповідними їм структурними схемами, запропонованими як зручна основа для побудови та використання ключів (Загороднюк, 1996в). Такі блок-схеми дозволяють оцінювати відповідність таблиць визначення таксономічним схемам, мати уяву про діагностичні особливості проміжних таксонів та вільно орієнтуватись у реальному місці на шляху до визначення зразка, або починати визначення з будь-якої проміжної ланки. За розробки таблиць і побудови блок-схем ми дотримувались таких вимог: 1) чітке додержання дихотомічної системи без нумерації антитез та з супротивним (на письмі) розміщенням тез і антитез, 2) нумерування розгалужень на схемі та їхня відповідність номерам тезіонів, 3) тези виводять на конкретну таксономічну групу, антитези — на решту таксонів (звичайно, парафілетичний залишок), на блок-схемах тези наближені до кореня схеми, антитези — до вершини.

Тезіони та кладистична складова. Під тезіоном ми розуміємо групу таксонів, що визначається сукупністю ознак однієї тези або антитези. У кожному можливому випадку тезіон є таксономічно визначеним і відповідно цьому названим. За розробки структури визначника та добору ознак максимально враховано їх природу і полярність, добір та порядок внесення ознак у тези узгоджено з кладистичними гіпотезами щодо порядку появи та напрямків еволюції окремих ознак та їхніх систем. Окрім рівня базальної радіації епітерій (перші відгалуження у таблиці для рядів з антитезами, іменованими як «*інші*»), більшість тезіонів є кладистично визначеними та відповідають діагнозам відповідних таксономічних груп.

Зміст тез та антитез. В основу тез покладено неметричні ознаки, які не вимагають точних вимірювань, а, отже, придатні для визначення матеріалу незалежно від віку тварин. Тези містять обов'язкову тріаду екстер'єрних, краніологічних та одонтологічних ознак і наводяться у відповідному порядку, без псевдодихотомічних комбінацій типу: «1) перше; 2) друге, а якщо інше, то...». Таблиці орієнтовані на уникнення препарування матеріалу, і вони придатні для використання як у лабораторних, так і польових умовах. Використані у таблицях ознаки узгоджено з діагнозом груп у повному їх обсязі. Тези та антитези взаємовідповідні за змістом; вдалось уникнути поширених у літературі антитез типу «*ознаки інші*».

Номенклатура та наукова термінологія. У роботі як основні використано уніфіковані назви вищих таксонів, запропоновані та розроблені у спеціальних працях автора (Загороднюк, 1997; Загороднюк, Таран, 1997; Zagorodnyuk et al., 1995). Типіфіковані назви базовані на відповідних типових родах, і вони мають уніфіковані кінцівки: *-iformes* для рядів, *-oidei* для підрядів, *-oinei* для інфрарядів, *-oidea* для надродів. Особливу увагу приділено назвам морфологічних структур*: вживана тут термінологія узгоджена із застосованою М. Шарлеманем† (1920) і О. Мигуліним (1938) та уточнена за словником О. Маркевича і К. Татарка (1983).

Межі розглянутого регіону та обсяг регіональної фауни. До цього зведення потрапили усі групи ссавців, що поширені на теренах Східної Європи: на північ до Фінської затоки та системи озер Ладога-Онега-Біле, на схід до Волги, на південь до нижнього Дону, Криму та Дунаю, на захід до Східних Карпат та Вісли. Запропоновані ключі охоплюють представників дикої фауни епітерій, зареєстрованих упродовж XX ст. До таблиць внесено всі види адвентивної фауни, що утворюють природні популяції і можуть бути зареєстровані у складі природних угруповань. Відповідно

* Найбільші термінологічні суперечки при підготовці цього зведення викликало поняття літальної або плавальної шкірної складки між пальцями (кажани, хижакі, гризуни), яка визначається як «болона» (Шарлемань, 1920), «перетинка» (Мигулін, 1938 та ін.) або «патагіальна складка» (Громов та ін., 1963; «patagium» — літальна складка). Найпоширеніший термін «перетинка» є, на наш погляд, дещо невдалим перекладом російського «перепонка», що більше відповідає словосполученню «шкірна перетинка».

† М. Шарлемань (1920: 79–83) наводить «Покажчик українських назв» та «Українсько-російський словничок термінів», ухвалені Термінологічною комісією Природничої секції Укр. наук. тов-ва (Київ, 1918). У «Вістях» Секції (Щоголів, 1919) є звіт про роботу Комісії з інформацією про видання 1-го тому «Матеріалів до української наукової природничої термінології». Однак лише 1927 р. М. Шарлемань видав орнітологічну частину довідника; і тільки через 65 років акад. О. Маркевич та К. Татарко, домоглися видання дуже "почищеного" «Зоологічного словника» (Маркевич, Татарко, 1983).

до цього таблиці зорієнтовано на визначення тільки наявних у фауні регіону груп, і описи ознак не враховують всього їх різноманіття у межах світової фауни.

Структура опису ряду. Надродову систему загалом прийнято, згідно з оглядами І. Павлінова зі співавт. (Павлинов, Россолімо, 1987; Павлинов, Яхонтов, 1992; Павлинов и др., 1995), з певними уточненнями та адаптаціями до рівня регіональних фаун, висвітленими в цьому зведенні. Для всіх груп подано три основні інформаційні розділи: 1) загальна морфологічна характеристика ряду, що передує ключам, 2) власне таблиця для визначення груп до підродин включно, 3) стисла інформація про родовий та видовий склад фауни з посиланням на головні публікації з фауни та таксономії ссавців регіону. Списки фауни відповідають останнім поглядам на видовий склад фауни, з урахуванням результатів ревізії політипічних видів (Загороднюк, 1988, ... 1997 та ін.).

Інформація про видовий та родовий склад рядів. Опис кожного ряду завершує інформація про його таксономічний склад. До неї додається анотація на останні публікації щодо фауни та таксономії східноєвропейських популяцій. Після назви виду зазначено його місце у тваринному населенні України впродовж ХХ ст.: “—” — вид відсутній, “?” — наявність виду вимагає перевірки, “+?” — вид, ймовірно, зник з території України, “RJ” — вид занесено до «Червоної книги України» (1994) і має першу охоронну категорію, “A” — адвентивний вид (зокрема, реакліматизований в Україні зубр та кулан).

Визначення рядів та підрядів ссавців Східної Європи

У східноєвропейській фауні ссавці представлені сімома рядами з когорти епітерій інфракласу Eutheria (підклас Theria). Практично всі представлені у регіональній фауні ряди являють собою дуже спеціалізовані екоморфологічні групи, що легко визначаються «фізіономічно». Набір ознак для визначення цих груп на рівні регіональної фауни, як і у низці інших поданих нижче таблиць, підібраний для визначення цих таксонів у межах саме східноєвропейської фауни. Структуру таблиці узгоджено з сучасною класифікацією епітерій (див. огляди: Павлинов, Яхонтов, 1992; Кэрролл, 1993). Для зручності користування таблицею китоподібних (Delphiniformes), яких правильно розглядати як сестринську до Artiodactyla групу унгулят, як виняток, відмежовано у першій тезі (рис. 2).

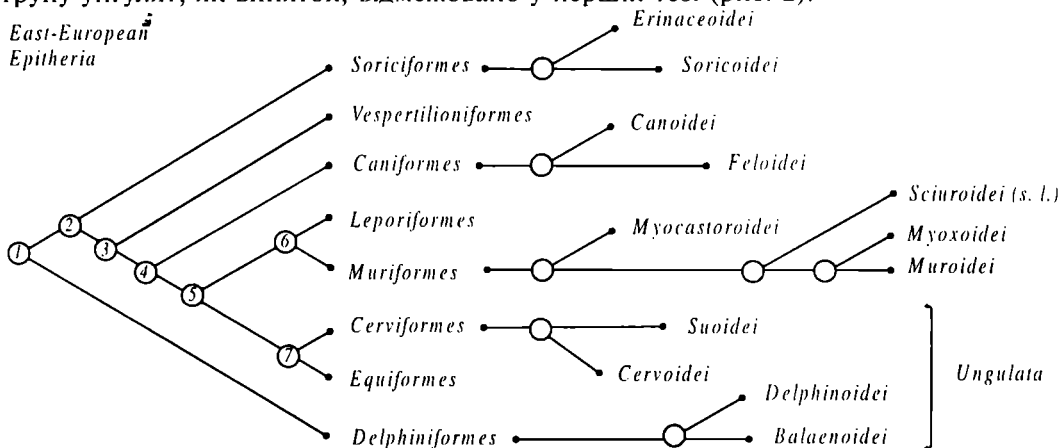


Рис. 2. Структура ключів для визначення рядів та підрядів ссавців Східної Європи. Номери у точках розгалуження дендрограм збігаються з номерами тез, наведених у ключі до визначення рядів, розгалуження без номерів подано у перших тезах ключів до відповідних рядів.

Fig. 2. Pattern of the keys to diagnostics of the East-European mammal orders and suborders. Numbers in dendrogram nodes agree with the numbers of the couplets given in the keys to orders, nodes without the numbers are detailed in the first couplets of the keys to correspondent orders.

Ключі до визначення рядів ссавців Keys to mammal orders

1. Шкіра гладенька, без волосяного покриву. Тіло тварини вкрите звичайним волоссяним покривом. Передні кінцівки видозмінені в широкі короткі плавці, задніх кінцівок немає. Хвіст у вигляді голки. Кінцівки добре розвинені, наземного горизонтального двопалцевого плавця. Ший-

- ного перехвату немає. Ніздрі на спинній стороні. Зуби не диференційовані, пластинчасті або численні конічні. *Delphiniformes*
2. Носовий відділ видовжений, конічний і рухливий. Тіло вкрите згори голками або м'яким оксамитовим хутром. Слухові пухирі недорозвинені, звичайно у формі плоских кільцеподібних платівок. Зубний ряд суцільний, утворений, принаймні, 28 (28–32 чи 44) слабо диференційованими за формою і розмірами типово горбкуватими зубами. *Soriciformes*
3. Передні кінцівки значно довші за задні: 2–5-й пальці дуже видовжені (третій довший за тіло), без кігтів і сполучені літальною перетинкою, що продовжується до задніх кінцівок і далі до хвоста, підтримуючись довгою шпорою. Верхні зубні ряди сильно розсунуті в боки, спереду з широкою вирізкою між ними на місці недорозвинених міжщелепних кісток. Висота мандибули збільшується наперед і на рівні ікол дорівнює її висоті при основі. *Vespertilioniformes*
4. Кінцівки звичайно з м'якими підпальцевими подушечками. Вилична дуга помітно вигнута вгору. Найбільшими зубами в обох щелепах є ікла. Щічні* зуби різномісні, острогорбкуваті; передкутні сплюснені з боків. Останній верхній передкутний та перший нижній кутний зуби звичайно великі з гострими краями («хижі» зуби). *Caniformes*
5. Довжина тіла менша за 100 см, черепа — не перевищує 15 см. Кінцівки пальце-стопохідні. На передніх лапах є 4, на задніх 3–5 пальців, які закінчуються кігтями. Верхня губа розщеплена†, вібриси добре розвинені. Орбітальна не замкнена ззаду. Зубні ряди з довгим беззубим проміжком, що відокремлює великі долопоподібні різці від щічних зубів, ікол немає. *Glires*, 6
6. Хвіст кущий, коротший за вуха і піднятий догори. Кістки черепа та нижня щелепа дуже потоншені, верхні щелепи густо зрешечені з боків отворами різних розмірів. Орбіталії прикриті згори широкими надочними відростками. Носові кістки розширені ззаду до розмірів міжочного проміжку. Різцеві отвори великі, трикутні, кісткове піднебіння вкорочене. У верхній щелепі позаду основної пари різців є друга пара недорозвинених різців. На нижній щелепі 5 щічних зубів. *Leporiformes*
7. Пальці частково редуковані, звірі ходять на двох (3+4-му) пальцях з копитами (ратицями), ратиці 2+5-го пальців малі. Хвіст звичайно кущий, без довгого волосся, гриви немає. У більшості (окрім *Sus*) є роги. Сосків 2–6 пар. Верхні різці відсутні або недорозвинені; нижні різці утворюють з іклами суцільний ряд. Кутні зуби трохи більші за передкутні. *Cerviformes*
- перехватом. Носовий отвір на кінці морди. Зуби (яких усього 16–44) диференційовані за формою та розмірами. *inui*, 2
- Носовий відділ не видовжений, його кінчик не рухливий. Тіло вкрите звичайним хутром з розвиненим остевим волоссям. Слухові пухирі добре розвинені, мають вигляд округлих пухирів. Зубна система інша: або зубний ряд не суцільний, або зуби не горбкуваті, або сильно диференційовані за формою і розмірами, або їх не більше 22. *inui*, 3
- Передні кінцівки подібні за розмірами до задніх, пальці на них не видовжені і літальної перетинки між ними та вздовж тіла немає; кігті чи ратиці добре розвинені. Хвіст, якщо є, не охоплений міжстегною перетинкою; шпор на задніх лапах немає. Зубні ряди не розсунуті в боки: спереду вони змикаються (міжщелепні кістки добре розвинені). Висота нижньої щелепи збільшується до її основи, і вдвічі вища при основі суглобового відростка. *inui*, 4
- Кінцівки без м'яких підпальцевих подушечок. Вилична дуга не вигнута в середній частині догори. Ікла звичайно невеликі або відсутні. Основу зубних рядів утворюють широкі щічні зуби, близькі між собою за розмірами, зверху тупогорбкуваті, гребінчасті або ямчасті. Морфотип «хижого» зуба відсутній. (Glires+Ungulata), 5
- Довжина тіла понад 100 см, черепа — понад 19 см. Кінцівки виразно пальцехідні (фалангохідні). На кінцівках по 1–2 розвинуті пальці, що закінчуються ратицями. Верхня губа не розщеплена, вібриси не розвинені. Орбітальна звичайно (окрім *Sus*) замкнена. У нижній щелепі є три різці та ікла, проміжки між окремими зубами менші за довжину всіх щічних зубів. *Ungulata*, 7
- Хвіст довший за вуха і не повернутий догори, або хвіст і вуха непомітні. Кістки черепа і мандибули не потоншені, верхні щелепи не зрешечені з боків отворами. Надочні відростки, якщо є, невеликі і спрямовані назад. Носові кістки при основі помітно вузкі, за міжочний проміжок. Різцеві отвори невеликі, видовжено-округлі, кісткове піднебіння довше за ряд кутних зубів. Різців згори одна пара, без додаткової пари різців позаду них. На нижніх щелепах по 3–4 щічних зуби. *Muriformes*
- Більшість пальців редуковано, звірі ходять на одному (3-му) пальці, що вдягнене у симетричне копито; інші пальці відсутні. Хвіст вкритий довгим волоссям, грива добре розвинена. Роги відсутні. Сосків одна пара. Верхні різці (їх три пари) великі, долопоподібні; ікла в нижній щелепі стоять відокремлено, рудиментарні. Передкутні зуби не менші за кутні. *Equiformes*

* Ця вживана тут і далі у тексті назва «щічні зуби» є зручною спільною назвою для групи розташованих за іклами передкутних (премолярів) та кутних (молярів) зубів.

† Ця загальновідома ознака гризунів потребує уточнення: у мишівок (*Sicista*, *Sminthidae*; Мигулін, 1938) губа не розщеплена. Додатковою екстер'єрною ознакою є морфологія та розміщення сосків у самиць. У *Glires* молочні залози відкриваються на череві 2-5 парами сосків, у *Ungulata* (за винятком тільки *Sus*) вони відкриваються у пахвині 1-3 парами зібраних у вим'я сосків.

Визначення підрядів. Оскільки усі таблиці побудовано з урахуванням поглядів на таксономічну структуру фауни, а більшість підрядів представлено у фауні регіону лише однією родиною, визначення підрядів винесено у подальші таблиці для рядів (рис. 3–8) і подано у перших тезах відповідних таблиць. Так, розмежування ряду *Soriciformes* на підряди *Erinaceoidei* (*Erinaceidae*) та *Soricoides* (*Soricidae* + *Talpidae*) подано у першій тезі таблиці до визначення родин цього ряду; аналогічно проведено розмежування *Caniformes* на *Feloidei* (*Felidae*) та *Canoidei* (*Canidae* + *Arctoidea*), *Cerviformes* на *Suoidei* (*Suidae*) та *Cervoidei* (*Cervidae* + *Bovidae*) тощо. Діагнози родин, що представляють у регіональній фауні цілі ряди або підряди, збігаються з ознаками відповідних вищих таксонів (напр., *Leporidae* з рядом *Leporiformes*, *Equidae* з рядом *Equiformes*).

Soriciformes (*Insectivora* auct.) – комахоїдні

Розміри звичайно дрібні, довжина тіла 40–280 мм. Носовий відділ видовжений, рухомий. Тіло вкрите згори голками або м'яким оксамитовим хутром. Кінцівки стопохідні, п'ятипалі. Вушники часто редуковані; верхня губа розрізана посередині. Слухові пухири не розвинені, звичайно, у вигляді плоских кільцеподібних пластин. Зубний ряд суцільний, утворений 28–44 слабко диференційованими зубами. Усі зуби з коренями (яких 1–4) і гострогорбкуватою поверхнею. Сім'яники в очеревині, матка дворога, сосків 3–6 пар різної топографії. Провіднішими ознаками, за якими відрізняють наявні у фауні регіону родини (рис. 3), є характер волосяного покриву, загальні розміри тіла, морфологія лицьового відділу черепа, ступінь розвитку вушниць, очей, виличних дуг, слухових капсул, ікол тощо.

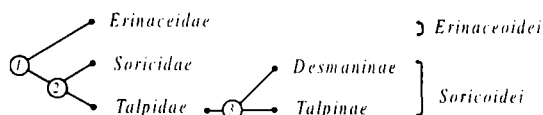


Рис. 3. Структура таблиць для визначення вищих таксонів комахоїдних Східної Європи.

Fig. 3. Pattern of the keys to diagnostics of insectivore higher taxa from the Eastern Europe.

Ключі до визначення вищих таксонів комахоїдних Keys to higher insectivore taxa

- Верхня частина тіла вкрита твердими голками довжиною 15–30 мм. Вуха добре розвинені. Тварина здатна скручуватись у клубок. Морда конусоподібна, не має вигляду рухливого хоботка. Череп з міцними широко поставленими виличними. Передні різці іклоподібні, великі, між ними є помітний проміжок *Erinaceoidei* (*Erinaceidae*)
- Довжина тіла до 100 мм. Вушники ледь помітні; очі малі, але добре помітні зовні. У самиць є тільки пахвинні соски (3–6 пар). Виличні дуги черепа редуковані. Барабанні кістки у вигляді кілець (як у *Erinaceus*). Зубів 28–32. Перші верхні різці двогорбкові і виступають далеко за щелепи. Верхні ікла вирізняються формою і розмірами, разом з передкутніми вони утворюють однорідний ряд з 3–5 одногогорбкових «проміжних» зубів. Мандибула з подвійним (верхній і нижній) суглобом *Soricoides*, 2
- Довжина тіла не перевищує 160, довжина черепа – 25–35 мм. Хвіст не довший за голову, круглий на перетині, густо вкритий волоссям. Хутро однорідне оксамитове. Передні кінцівки пристосовані до риття, значно більші за задні, розвернуті долонями назовні. Череп гладенький, гребені на ньому невиразні. Різцеві отвори малі, довжиною 1–1,5 мм. Міжтім'яна кістка широка і має типове сполучення з тім'яними. Усі різці подібні за розмірами, невеликі і плескаті. Верхні ікла гострі, значно довші за різці *Talpinae*
- Верх тіла вкритий м'яким волоссям. Вушники недорозвинені чи редуковані. Тварина нездатна скручуватись у клубок. Кінчик морди перетворений на рухливий хоботок. Череп без виличних дуг або ці дуги тонкі і відстань між ними вужча за череп. Передні різці малі, або пірамідальні, між ними немає проміжку *Soricoides*, 2
- Довжина тіла понад 100 мм. Вушники редуковані; очі зовні майже непомітні. У самиць соски (4–5 пар) розміщені вздовж всього черепа. Череп з розвиненими виличними дугами. Барабанні кістки утворюють слухові пухири. Зубів 44. Перші верхні різці одногогорбкові і не виступають наперед за щелепи. Ікла у верхній щелепі добре розвинені і мають значні розміри, вони помітно більші за передкутні зуби; однорідного ряду «проміжних» зубів немає. Нижня щелепа з одинарним суглобом *Talpidae* (3)
- Довжина тіла понад 160, черепа – 50–58 мм. Хвіст понад 100 мм, потовщений при основі і плескатий від середини, вкритий роговими лусками з обридлим волоссям, має кіль. Хутро з виразним підшерстям. Задні кінцівки великі, їх пальці сполучені шкірною перетинкою. Череп з сагітальним гребенем. Різцеві отвори понад 3 мм завдовжки. Міжтім'яна кістка у вигляді вузької луски, накладеної на тім'яні кістки. Перші верхні (I₁, у вигляді 3-гранної піраміди) та нижні другі різці (I₂) значно довші за інші зуби. *Desmaninae*

Видовий склад. Єдиним зведенням щодо комахоїдних України є праця В. Абеленцева та І. Підоплічка (1956). Після її виходу опубліковано огляди землерийкових Карпат (Рудышин, 1963; Мишта, 1993; Полушина, 1993), Лівобережної України (Дулицкий и др., 1992), Криму (Алексеев и др. 1992; Zagorodniuk, 1996a) та прилеглих до України районів РФ (Лаврова, Зажигин, 1965). Із загальніших праць важливо відзначити зведення А. Гурєєва (1979), В. Соколова і А. Темботова (1989) та Дж. Нітхаммера і Ф. Краппа (Niethammer, Krapp, 1990), а також монографію В. Долгова (1985) щодо мідій Палеарктики. Останніми роками переглянуто погляди на таксономію їжаків (Соколов и др., 1991; Загороднюк, Мишта, 1995) і систематичне положення географічних ізолятів землерийок (Загороднюк, 1996b). Відкинуто як необґрунтовані (ibid.) «знахідки» у складі фауни України таких видів, як *Suncus etruscus*, *Sorex caecutiens* (sensu Абеленцев, Підоплічка, 1956) та *S. cf. isodon* (sensu Межжерин, 1995). Заслугує на подальші таксономічні дослідження карпатська популяція кротів (див.: Сенник, 1965, 1974). На рівні вищих таксонів формально нестійким є ранг десманід, яких часто (особливо раніше) розглядали як окрему близьку до кротів родину (Абеленцев, Підоплічка, 1956; Громов и др., 1963; Бобринский и др., 1965).

Загалом у межах регіону відомі знахідки представників 7 родів із 3 родин; в Україні, ймовірно, – 14 видів із 7 родів. Erinaceidae: *Erinaceus* (*concolor*, *europaeus*¹), *Hemiechinus* (*auritus*²⁻³); Talpidae: *Talpa* (*europaea*), *Desmana* (*moschata*⁴); Soricidae: *Neomys* (*fodiens*, *anomalous*⁵), *Sorex* (*alpinus*⁶, *minutissimus*⁷, *minutus*, *pusillus*⁸, *caecutiens*⁹, *araneus*), *Crocidura* (*leucodon*, *suaveolens*).

Vespertilioniformes (Chiroptera auct.) – кажани

Дрібні тварини, близькі між собою за морфологією. Довжина тіла 30–105 мм. Передні кінцівки значно довші за задні завдяки надмірно видовженим 2–5-му пальцям (третій палець довший за все тіло), які не мають кігтів і сполучені між собою літальною перетиною. Остання продовжується до задніх кінцівок, а далі, підтримуючись шпорою, охоплює хвіст. Назовні від шпори у частини видів (переважно, у дрібних Vespertilionini) розвинута шкіряна лопать – епіблема. Грудина з характерним для літунів гребенем. У самиць 1–2 пари сосків, розміщених на грудях. Череп має спереду глибоку вирізку на місці недорозвинених міжщелепних кісток; зубні ряди сильно рознесені у боки і заходять ззаду на осно-

ви вилиць. Висота нижньої щелепи на рівні ікол не менша від її висоти при основі. Верхні різці недорозвинені. Відмінності представлених у фауні регіону родин та підродин значні і пов'язані зі ступенем розвитку крил, наявністю козелка, пропорціями та профілем черепа, розвитком гребенів на ньому, зубною формулою, зокрема, числом та розміщенням різців тощо. Структуру ключа показано на рис. 4.

Vespertilioniformes

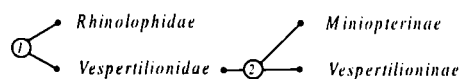


Рис. 4. Структура таблиць для визначення родин та підродин кажанів Східної Європи.

Fig. 4. Pattern of the keys to diagnostics of the bat families and subfamilies from the Eastern Europe.

Ключі до визначення вищих таксонів кажанів Keys to higher bat taxa

1. Навколо ніздрів є шкіряна «підкова» з додатковими наростами. Вуха гостроверхівкові без козелка. Літальна перетинка охоплює весь хвіст, що загинається догори. У спокої обгортаються крилами; пересуватись по землі не здатні. У самиць є пара пахвинних «сосків» для прикріплення маляти. Череп вузький, міжочний простір вужчий за міжщелепну вирізку, є Ніс без особливих шкірних виростів. Вушники закруглені з добре розвиненим козелком. Літальна перетинка часто не охоплює 1–2 кінцеві хвостові хребці, хвіст підгортається під черевом. У спокої складають крила з боків тіла, здатні лазити по землі. У самиць у пахвині немає псевдососків. Череп широкий, міжочний простір більший за міжщелепну вирізку, звичайно

розвинений сагітальний гребінь. Над міжшелепною вирізкою є виразний горбок; потиличний відділ опущений до рівня вилиць. Верхніх різців 1 пара, розміщена на хрящовій пластинці; нижніх — дві пари. *Rhinolophidae*

2. Чоло круто піднімається над мордою. Крила сильно загострені на верхівках: у найдовшому пальці друга фаланга втричі довша за першу, у спокої кінці 3-4 пальців загинаються всередину. Літальна перетинка охоплює весь хвіст, шпора рухлива, епіблеми немає. Вуха трикутні, ледве виступають з хутра; козелок рівномірно широкий. Череп з дуже вкороченим носовим відділом, високою мозковою капсулою та сагітальний гребінь. Діаметр коронки P¹ лише наполовину менший за діаметр ікла. У нижній щелепі завжди два малих передкутніх зуби. ... *Miniopterinae*

без гребеня. Профіль черепа без виразного горбка над рострумом та з високим потиличним відділом. Верхніх різців дві пари, які розміщені безпосередньо перед іклами; нижніх — три пари. *Vespertilionidae*, 2

Чоло поступово підвищується над мордою. Верхівки крил не загострені: друга фаланга 3-го пальця лише вдвічі довша за першу, у спокої кінці крил не загинаються. Літальна перетинка закінчується за 1-2 хребці від кінця хвоста, шпора мало рухлива, епіблема часто наявна. Вуха округлі, добре помітні; козелок звужений догори. Череп з розвинутим носовим відділом та невисокою мозковою капсулою, без сагітального гребеня. Коронка P¹, принаймні, утричі вужча за діаметр ікла. У більшості груп мандибула з одним малим передкутнім зубом. *Vespertilioninae*

Видовий склад. Єдиний ряд ссавців, регіональній фауні якого присвячені найповніші та найновіші огляди — зведення щодо кажанів України (Абеленцев, Попов, 1956), Білорусі (Курсков, 1981), Польщі (Woloszyn, 1991), європейської частини колишнього СССР (Strelkov, 1969 та ін.). Останнім часом ревізовано таксономію східноєвропейських популяцій великих та вусатих нічних, вуханів (Стрелков, 1972; 1983; 1988а-б; Стрелков, Бунтова, 1982), підковиків (підковоносів) (Zagorodnyuk, 1997). Опубліковано детальні регіональні огляди кажанів Карадагу (Бескаравайный, 1988), Криму загалом (Константинов и др., 1976), Східних Карпат (Татаринів, Крочко, 1988; Крочко, 1992), Волині (Ткач и др., 1995), Київщини (Лихотоп и др., 1990), проаналізовано історичні зміни фауни кажанів України впродовж всього ХХ ст. (Загороднюк, Ткач, 1996).

Дві наявні родини, представлені у регіоні 9 родами, налічують у фауні України 24–26 видів усіх цих родів. *Rhinolophidae*: *Rhinolophus* (*ferrumequinum*^{R2}, *euryale*², *hipposideros*^{R2}); *Vespertilionidae*: *Miniopterus* (*schreibersi*^{2,R2}), *Myotis* (*blythi*, *myotis*, *bechsteini*^{R3}, *dasycneme*^{R3}, *nattereri*^{R3}, *emarginatus*^{R3}, *daubentonii*, *mystacinus*, *brandti*²), *Plecotus* (*auritus*, *austriacus*), *Barbastella* (*barbastellus*^{R3}), *Nyctalus* (*noctula*, *leisleri*^{R3}, *lasipterus*^{R3}), *Pipistrellus* (*pipistrellus*, *nathusii*, *kuhli*^{R3}, *savii*^{R3}), *Vespertilio* (*murinus*), *Eptesicus* (*serotinus*, *nilssoni*).

Caniformes (Carnivora auct.) — хижак

Розміри дуже різноманітні, довжина тіла від 15 до 200 см. Кінцівки від стопо- до пальцехідних, звичайно з м'якими підпальцевими подушечками та міцними кігтями. Молочні залози у більшості видів численні (до 5 пар); сім'яники розміщені поза очеревиною. Мозкова капсула велика; вилична дуга помітно вигнута вгору, барабанні кістки утворюють округлі слухові пухири. Зубні ряди звичайно суцільні; зуби з коренями, у своєму розвитку змінюють молочні зуби. Різці слабкі, ікла є найдовшими зубами в обох зубних рядах, кутньо-передкутні зуби різнорозмірні, гострогорбкуваті. Передкутні зуби сплюснені з боків; останній верхній передкутній та перший нижній кутній звичайно великі, з гострими ріжучими краями («хижі» зуби). Наявні у регіоні родини відмінні між собою загальними розмірами та пропорціями тіла, типом пересування (стопово- чи пальцехідність), ступенем розвитку вушниць і слухових капсул, кісткового піднебіння та хижих зубів, числом і розмірами кутніх зубів тощо.

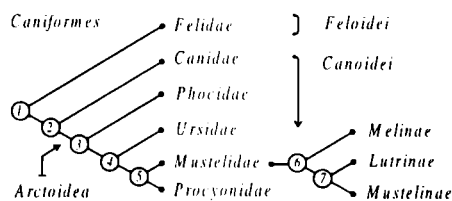


Рис. 5. Структура таблиць для визначення підрядів, надродин, родин та підродин хижаків; 2 — Canoidei (Caniformia auct.), 3 — Arctoidea s. l., 4 — Arctoidea s. str., 5 — Musteloidea.
Fig. 5. Pattern of the keys to diagnostics of the carnivore suborders, superfamilies, families and subfamilies; 2 — Canoidei (Caniformia auct.), 3 — Arctoidea s. l., 4 — Arctoidea s. str., 5 — Musteloidea.

Структура ключів (рис. 5) узгоджена з сучасними кладистичними реконструкціями (Flynn et al., 1988 та ін.).

Ключі до визначення вищих таксонів хижих
Keys to higher carnivore taxa

1. Голова округла, ростральний відділ не розвинений. Ніс вкритий волоссям до ніздрів. Кінцівки типово пальцехідні, передні п'ятипалі, задні чотирипалі. Пазури гострі втяжні. Гострі лобні та виличні відростки сходяться за орбітальною так, що проміжок між ними становить менше 1/3 діаметра орбіти. У верхній щелепі 4 щічних зуби, останній з них (M¹) рудиментарний. У нижній щелепі три щічних зуби з високим ріжучим краєм, «хижий» закінчує зубний ряд. *Feloidei (Felidae)*
 2. Кінцівки пальцехідні; задні чотирипалі (як у *Felidae*). Вушниця звичайно довгі гостровершківі. Мозкова капсула вузька, відстань між слуховими пухирями не більша від 2/3 виличної ширини і вчетверо менша за довжину черепа. Кісткове піднебіння закінчується на рівні кутніх зубів або довше тільки на довжину одного з них. Різиці утворюють півколо *Canidae*
 3. Задні кінцівки ластоподібні, не загинаються під тулуб, передні значно коротші за них. Вушниця редуковані. Волосяний покрив без підшерстя. Зубні ряди короткі і винесені вперед: верхні помітно не доходять до орбіталей, нижні займають до 1/2 довжини щелепи. Зуби рідкі, «хижі» не виражені, кутні і передкутні — морфологічно подібні. Різиць у верхній щелепі 2–3, у нижній лише два; кутніх зубів в обох щелепах по одному. *Phocidae*
 4. Довжина тіла перевищує 150 см, черепа — понад 250 мм. Хвіст кущий, коротший за ступню. Кінцівки типово стопохідні. Слухові пухирі помітно опуклі. Нижня щелепа має знизу додатковий внутрішній відросток. Перші три передкутні зуби дрібні і сильно розсунуті, на місці P₂ часто є «діастема». Щічні зуби тупогорбкуваті, утворюють рівноспадний ряд: «хижі» зуби невиражені, а кутні великі (останній — найбільший). *Ursidae*
 5. Хвіст зі світлими та темними почерговими кільцями. Пальці передніх лап довгі і голі, задніх — вкриті обридним волоссям. Надорбітальні відростки лобних кісток не розвинені. Хижі зуби широкі та горбкуваті, морфологічно невідмінні від інших щічних (моляризовані). У верхній щелепі по два кутні зуби. *Procyonidae*
 6. Звірі великих розмірів, довжина тіла 55–85, черепа — 12–15 см. Хутро на черві чорне або темно-буре, верх світлий; від носа до вуха йде чорна смуга. Кінцівки з міцними довгими кі-
- Голова видовжена з розвинутим ростром. Кінчик носа знизу без волосся*. Кінцівки п'ятипалі, п'ятий палець часто рудиментарний. Кігті тупі, не втяжні. Лобні та виличні відростки, якщо є, без тенденції до замикання орбіталей у кільце, проміжок між ними — понад 1/2 діаметра орбіти. У верхній щелепі за «хижим» зубом є нормально розвинені 1–2 кутні зуби. У нижній щелепі понад чотири щічних зуби з слабо вираженим ріжучим краєм, кутніх зубів 2–3. *Canoidei, 2*
 - Кінцівки стопо-пальцехідні, усі п'ятипалі. Вушниця короткі, з заокругленими верхівками. Мозкова капсула широка: відстань між слуховими пухирями понад 2/3 виличної ширини і не менше 1/3 довжини черепа. Кісткове піднебіння сягає за межі кутніх зубів принаймні на довжину найбільшого з кутніх. Різиці розміщені прямим рядом або утворюють невелику дугу. *Arctoidea†, 3*
 - Задні і передні кінцівки наземного типу і близькі за розмірами. Вушниця розвинені. Хутро з підшерстям. Зубні ряди займають весь ростральний відділ: перхні сягають основ вилиць, нижні займають 2/3 довжини мандибули. Зуби розміщені щільно, відмінні за розмірами і формою; передкутні малі, кутні значно більші, «хижі» звичайно виражені. Різиць у щелепах завжди три; кутніх зубів згори 1–2, знизу два. *Arctoidea s. str., 4*
 - Тіло видовжене, його довжина не перевищує 90 см, а черепа — 140 мм. Хвіст добре помітний. Кінцівки стопо-пальцехідні. Слухові пухирі малі, плескаті. Нижня щелепа знизу рівна, без додаткових відростків. Перші передкутні зуби не зменшені і розміщені щільно, без великих проміжків. Хижі зуби звичайно морфологічно добре виражені. Хижі і кутні зуби гострогорбкуваті, близькі між собою за розмірами. *Musteloidea, 5*
 - Хвіст однотонно забарвлений, без поперечних смуг. Пальці передніх лап короткі і вкриті (принаймні, згори) волоссям. Надорбітальні відростки лобних кісток добре виражені. Верхній хижий зуб (P⁴) з виразним ріжучим краєм, за розмірами подібний до сусідніх. У верхніх щелепах за хижими є по одному кутньому зубу. *Mustelidae, 6*
 - Звірі різні за розмірами, довжина тіла 13–75, черепа — 3–17 см. Хутро на черві світліше, ніж на спині та боках, або забарвлення одноколірне; чорної смуги від носа до вуха немає.

* Виняток: рідкісний (ймовірно, зник) у нашій фауні тюлень-монах, *Monachus monachus*.

† Типіфікація назви мною не встановлена. Ймовірно, в основі слова — поширена у номенклатурі хижих назва «*arcos/arctia*» (ведмежий, ведмедия), що зустрічається у давніх назвах таксонів видової та родової груп — *Ursus arctos*, *Euarctos*, *Thalarcos*, *Arctogale*, *Ursarctos*, *Arctictis*, *Arctonyx*, etc.).

тями, без перетинки між пальцями. Кісткове піднебіння довге і сягає за межі зубного ряду на довжину двох останніх зубів. Верхній післяхижий зуб (M^1) великий і видовжений, розміщений під основою вилиць; його коронка втричі більша за коронку хижого зуба. Нижній хижий зуб втричі менший за наступний за ним M^1 *Melinae*

Кінцівки з помірно розвиненими кігтями, іноді з плавальною перетинкою між пальцями. Вільний край кісткового піднебіння коротший за довжину двох останніх зубів. Верхній моляр (M^1) витіснений за основу вилиць і стиснутий спереду назад, не більший за хижий зуб. Нижній хижий зуб вдвічі менший за післяхижий.

..... *Lutrinae+Mustelinae*, 7

7. Довжина тіла понад 50 см (60–75), черепа 11–12 см. Забарвлення одноманітно темно-буре. Вушниці вужчі за оголений простір на носі. Хвіст сильно потовщений при основі. Пальці сполучені широкою майже голою шкірною перетинкою, що на задніх лапах досягає кігтів. Череп сплюснений зверху; передочний отвір більший за діаметр ікла (як у *Meles*). Передкутніх зубів 4/3; перші верхні передкутні (P^1) виступають за лінію зубного ряду і розміщені зі внутрішнього боку ікол. Вінцевий відросток мандибули перпендикулярний до лінії зубного ряду. *Lutrinae*

Довжина тіла до 50 см, черепа до 9 см або (в одного виду, *Gulo*) понад 65 та 13 см, відповідно. Забарвлення хутра інше, звичайно зі світлим низом. Вуха значно ширші за оголений простір на носі. Хвіст рівномірно тонкий на всій своїй довжині. Плавальна перетинка, якщо є, не довша 2/3 довжини пальців. Мозкова капсула у профілі опукла; передочний отвір менший за діаметр ікла. Передкутніх зубів 4/4 (у крупних видів) або 3/3; перші верхні передкутні (P^1) розміщені за іклами. Вінцевий відросток мандибули утворює тупий кут з лінією зубного ряду. *Mustelinae*

Видовий склад. Сучасні публікації щодо хижих фауни регіону загалом відсутні (найповніша – Новиков, 1956), однак існують численні огляди, присвячені окремим групам і видам певних регіонів. Серед них варто відзначити підсумкові праці про вовка (Бибиков, 1985), куначих України (Абеленцев, 1965), різних груп хижих звірів Карпат (Турянин, 1975, 1988а–б; Слободян, 1988), морських ссавців (Клейненберг, 1956). Незважаючи на сталі погляди на таксономію *Caniformes*, список фауни регіону суттєво змінюється, що визначається скороченням ареалів низки великих видів (Кириков, 1960, 1979; Сокур, 1961): ще у минулому столітті з території України зникла росомаха; ймовірно, остаточно наша фауна втратила кбраса і тюленя-монаха, відсутня нова інформація щодо перегузні, стан популяцій обох видів котятих і ведмеда незадовільний. Останні, ймовірно, зникли з території Українського Полісся (Жила, 1997 та ін.). Із 17-ти автохтонних видів дев'ять (фактично 6 родів) внесено до «Червоної книги України» (1994). У фауні регіону три інтродукованих види, що представляють два нових для регіону роди та одну нову родину.

У теріофауні Східної Європи ряд представлений 16 родами із шести родин; у межах території України – до 20 видів, що належать до 13 родів. *Felidae*: *Felis* (*synvestris*^{R1}), *Lynx* (*lynx*^{R2}); *Canidae*: *Canis* (*lupus*, *aureus*⁺); *Vulpes* (*vulpes*, *corsac*⁺); *Nyctereutes* (*procyonoides*⁴); *Ursidae*: *Ursus* (*arctos*); *Phocidae*: *Monachus* (*monachus*^{+2,R1}), *Phoca* (*hispida*⁺, *vitulina*⁺), *Halichoerus* (*grypus*⁺); *Procyonidae*: *Procyon* (*lotor*⁴); *Mustelidae*: *Martes* (*foina*, *martes*), *Gulo* (*gulo*⁺), *Mustela* (*nivalis*, *erminea*^{R4}, *lutreola*^{R2}, *vison*⁴, *eversmanni*^{R3}, *putorius*), *Vormela* (*peregusna*^{+2,R2}), *Meles* (*meles*^{R2}), *Lutra* (*lutra*^{R2}).

Leporiformes (Lagomorpha auct.) – зайцеподібні

Розміри та пропорції однотипні, довжина тіла 40–65 см. Хутро пухнасте; вуха, загнуті вперед, сягають далеко за очі. Хвіст куций (коротший за вуха), пухнастий, піднятий догори. Кістки черепа і нижні щелепи дуже потоншені, місцями сильно зрешечені отворами різних отворів. Верхні щелепи стиснуті з боків і рясно помережені численними отворами. Лобні кістки з широкими надочними відростками; носові кістки розширені ззаду до розмірів міжочного проміжку. Зовнішній слуховий отвір відкривається на верхівці кістяної трубки. Різцеві отвори великі трикутні; кісткове піднебіння має вигляд вузького поперечного містка. У верхній щелепі є додаткова друга пара стовпчикоподібних різців. Між різцями та щічними зубами (яких зверху 6, а знизу 5) – беззубий проміжок (діастема).

У теріофауні регіону наявні 2 роди однієї родини, у фауні України трапляються всі 3 наявні у регіоні види. Leporidae: *Lepus (europaeus, timidus^{R1})*, *Oryctolagus (cuniculus^A)*.

Muriformes (Rodentia auct.) — гризуни

Розміри і пропорції тіла надзвичайно різноманітні; довжина тіла 5–100 см. Хвіст звичайно не пухнастий, помітно довший за вуха (у деяких груп і хвіст і вуха зовні непомітні). Надочні відростки, якщо є, невеликі і спрямовані назад. Носові кістки при основі значно вужчі за міжочний проміжок, спереду розширені. Слухові камери пухирчасті. Різцеві отвори видовжено-округлі; кісткове піднебіння довше за ряд щічних зубів. Різців у кожній щелепі по одному, вони вкриті емаллю тільки спереду, позаду них є довгий беззубий проміжок — діастема, що простягається принаймні до P3 (ікла, як і весь ряд зубів від I2 до P2 включно, відсутні).

В основу поділу на підряди та родини покладено особливості будови черепа та зубної системи. Традиційні погляди на єдність Sciuroidei (Sciuromorpha auct.: Castoroidea+Sciuroidea), не збігаються з визначеними тут тезіонами через брак очевидних синапоморфій. Суперечливо трактується систематичне положення вовчків (Sciuroidei vel Muroidei) (Яхонтов, Потапова, 1993). З урахуванням найпоширеніших таксономічних схем, Myoxoidei (seu Gliomorpha auct.) розглядаються як сестринська група мишоподібних (Muroidei, s. Myomorpha: Chaline, Mein, 1979). На відміну від Sciuroidei, Dipodoidea виділено тут у відповідний тезіон, чого раніше практично не робили. Таксономічні ранги Dipodidae та Muridae s. l. прийнято відповідно до поширених останнім часом найдокладніших класифікацій (рис. 6; на противагу таким зведенням, як: Musser, Carleton, 1993; Громов, Ербаева, 1995 тощо).

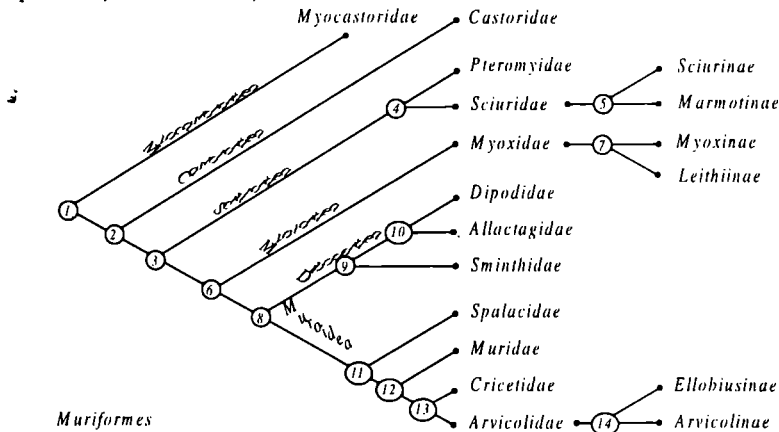


Рис. 6. Структура ключів для визначення надродин, родин та підродин гризунів. Проміжні таксони: 4 — Sciuroidea, 8 — Muroidei (=Myodonta), 10 — Dipodidae s. l., 12 — Muridae s. l., 13 — Cricetidae s. l.
Fig. 6. Pattern of the key to rodent superfamilies, families and subfamilies. Intermediate taxa are: 4 — Sciuroidea, 8 — Muroidei (=Myodonta), 10 — Dipodidae s. l., 12 — Muridae s. l., 13 — Cricetidae s. l.

Ключі до визначення вищих таксонів гризунів Keys to higher rodent taxa

1. Великі гризуни з непропорційно великою головою та стиснутим з боків тілом довжиною понад 40 см. У самиць соски (5 пар) з боків тіла. 2–5-й пальці задніх лап сполучені плавальною перетинкою (1-й вільний). Череп з довгими потиличними відростками, більшими за слухові пухирі. Щелепи з 4 щічними зубами, ряди яких різко сходяться спереду. *Cavioidei (Myocastoridae)*
- Гризуни різних розмірів типового для ряду вигляду, довжина тіла 5–80 см. У самиць соски у кількості 2–5 пар розміщені на череві. Плавальна перетинка відсутня або охоплює всі пальці задніх кінцівок (*Castor*, *Ondatra*). Череп з недовгими мастоїдними відростками, коротшими за слухові пухирі. На щелепах по 3–5 щічних зуби, ряди яких майже паралельні. *Sciurognathi*, 2

2. Довжина тіла понад 60 см, черепа — 13–16 см. Хвіст широкий, стиснутий горизонтально, лускатий. Пальці задніх лап по всій довжині сполучені шкіряною перетинкою, кіготь другого пальця роздвоєний. Слухові пухири відкриваються назад міцними кістковими дудками. У щелепах завжди по 4 щічних зуби. *Castoroidea (Castoridae)*
3. Розміри великі, довжина тіла 17–60 см. Очі великі. Череп широкий: лобні кістки помітно розширені, від них відходять добре розвинені гострі заочні відростки. У верхніх щелепах по 5 щічних зубів (перший з них, P¹, дуже малий), у нижніх щелепах завжди по 4 зуби. *Sciuroidea, 4*
4. З боків тіла між передніми та задніми лапами є широка літальна складка, що вкрита хутром і підтримується кістковою шпорою від зап'ястка. Носовий відділ черепа при основі не розширений, передні краї вилиць утворюють з кістками носового відділу прямий кут. Різцеві отвори значно довші за половину діастеми. Нижня щелепа висока: її кутній відділ (по верхньому краю) більший за її діастему. На останньому кутньому зубі (M¹) розвинений другий гребінь. *Pteromyidae*
5. Голова з виразним шийним перехватом. Вуха великі, їхня довжина удвічі більша за ширину. Хвіст сумірний тілові і має довге опушення (кінцеве волосся не коротше за довжину ступні). Мозкова капсула округла, висота роstrumu більша за довжину діастеми. Потиличний відділ опушений: слухові отвори розміщені нижче лінії зубів. Різці високі і сплюснені з боків: їхня ширина, принаймні, вдвічі (нижніх утричі) менша за товщину. Висота різцевого відділу мандибули (перед P₄) не менша за діастему. *Sciurinae*
6. Увесь хвіст вкритий довгим густим волоссям, часто розпушеним на верхівці в боки. Зовнішні пальці довгі і чіпкі. Передні кінцівки чотирипалі. Нижня щелепа із загнутим всередину кутнім відростком*. В обох щелепах по 4 щічних зуби (один передкутній та три кутніх). Жуйна поверхня кутніх зубів з невисокими поперечними вкритими емаллю валиками. *Myoxoidei (Myoxidae), 7*
7. Розміри тіла середні, довжина черепа 25–32 мм. Через око від носа до вуха йде чорна смуга; кінчик хвоста знизу білий. Слухові пухири великі, їх висота над основною потиличною кісткою не менша за висоту потиличного отвору, цей останній — круглий. Усі верхні кутні зуби приблизно рівної величини. Масетерна поверхня мандибули спереду досягає початку щічних зубів, усі кутні зуби добре видно із зовнішнього боку. *Leithiinae†*
8. Хвіст принаймні на третину довший за тіло. Передні кінцівки принаймні вдвічі коротші за видовжені задні. 1-й та/або 5-й пальці задніх кінцівок, якщо є, не досягають основ середніх. Довжина тіла не перевищує 60 см, черепа — 10 см. Хвіст округлий на перетині і вкритий, хоча б обридним, волоссям. Задні кінцівки без великої шкіряної перетинки між пальцями, роздвоєних кігтів на пальцях немає. Слухові пухири без розвинених кісткових дудок. У верхніх щелепах по 3–5 щічних зубів, у нижніх — по 3–4. *inui, 3*
- Довжина тіла звичайно не перевищує 20 см. Очі нормальних розмірів. Череп неширокий: лобні кістки звичайної ширини, їхні заочні відростки ніколи не розвинені. У верхніх щелепах не більше чотирьох щічних зубів, у нижніх щелепах по 3 або 4 зуби. *Myoxoidei+Muroidei, 6*
- На боках між передніми і задніми кінцівками широкої шкіряної складки немає, як немає і шпори на зап'ястку. Носовий відділ черепа при основі помітно розширений так, що міжщелепні кістки виповнюють увесь кут між вилицями і носового відділу. Довжина різцевих отворів значно менша від половини верхньої діастеми. Мандибула низька: її кутній відділ коротший за діастему. На останньому кутньому зубі (M¹) другий гребінь не розвинений. *Sciuridae, 5*
- Шийний перехват невиразний. Вуха малі, їхня довжина лише трохи більша за ширину. Хвіст, принаймні, удвічі коротший за тіло, має помірне опушення. Мозкова капсула видовжена і сплюснена згори: висота роstrumu менша за діастему. Потиличний відділ черепа не опушений: слухові отвори відкриваються на рівні зубних рядів. Різці короткі та широкі, їхня ширина більша від 1/2 їх товщини. Нижня щелепа низька і довга, висота різцевого відділу мандибули менша за довжину діастеми. *Marmotinae*
- Хвіст вкритий обридним недовгим волоссям. Зовнішні пальці короткі. Передні кінцівки п'ятипалі. Кутній відросток мандибули лежить в основній її площині. У нижніх щелепах по три кутніх зуби (передкутні редуковані), у верхніх — по 3–4 зуби. Жуйна поверхня кутніх зубів утворена 2–3 рядами смалевих горбків, або складається з невеликих полів дентину. *Muroidei, 8*
- Довжина черепа не перевищує 23 або більша за 36 мм. Забарвлення тіла однотонне, сіро-буре. Слухові пухири низькі, їх висота над основною потиличною кісткою значно менша за висоту потиличного отвору, який має форму овалу. Останній кутній зуб (M¹) майже вдвічі менший за інші кутні. Масетерна поверхня мандибули досягає переднім краєм межі P₄/M₁, її вінцевий відросток прикриває M₁. *Myoxinae*

* Додатковою зручною ознакою у більшості випадків є також морфологія цього відділу: у всіх вовчків (окрім тільки *Myoxus glis*) у кутньому відділі мандибули є отвір, тоді як у всіх мишоподібних (окрім тушканів, *Dipodidae* s. l.) мандибула без такого отвору.

† Syn. — *Dryomyinae*; протилежна підродина обіймає дуже відмінних *Glis* та *Muscardinus*.

- Різцеві отвори широкі, сумірні відстані між зубними рядами. Виличні дуги плескаті, спереду сильно розширені. Їхня вертикальна гілка розвинена і обмежує великий передочний отвір, розширений донизу. Зубні ряди і вузька масетерна поверхня прикриті збоку виличчями. Верхніх щічних зубів 3–4 (P^4 , якщо є, менший за M^3). *Dipodoidea*, 9
9. Довжина тіла менша від 90 мм, черепа — 20 мм. На спині є довга темна смужка; хвіст без китиці на верхівці. Задні кінцівки довші за передні лише удвічі; на задніх кінцівках внутрішній палець не досягає основ середніх. Міжочний проміжок звужений у центрі. Передочні отвори (за огляду спереду) за розміром близькі до носового отвору, прямовисні. Нижня щелепа з розвиненим вінцевим відростком та невеликим альвеолярним горбком, її кутній відділ без отвору. *Sminthidae*
10. Довжина тіла понад 140, черепа — 40 мм. Задні кінцівки п'ятипалі, довжина ступні більша за 85 мм. Верхні різці спрямовані вперед. Слухові пухири не великі і не зникаються між собою. У верхній щелепі, окрім кутніх зубів, є стовпчикоподібний передкутній. Кутній відросток знаходиться в одній площині з усією мандибулою. *Allactagidae*
11. Очі редуковані, на місці зрошення повік — кант із жорстких щетинок, що виразно окреслює лопатоподібне чоло. Хвіст і вушники рудиментарні. Різці ізольовані від рота губами. Велика потилична площа круто нахилена вперед і досягає рівня вилиць. Верхньощелепна кістка не утворює окремого масетерного відростка. Верхня діастема вдвічі довша за ряд кутніх зубів. Альвеолярний відросток мандибули добре виражений, значно довший за суглобовий. *Spalacidae*
12. Хвіст довгий, понад 70 % від довжини тіла, вкритий обридним волоссям, через яке видно кільцеві лусочки. Вуха великі і досягають очей. Передочні отвори за огляду згори утворюють у міжщелепній кістці глибоку вирізку, прикриту збоку розширеним масетерним відростком. Верхні кутні зуби з трьома рядами горбків, на нижніх — зовнішній ряд горбків уполовину редукований. *Muridae*
13. Хвіст завдовжки приблизно із задню ступню. У роті (як у *Marmota*) є захисні мішки. Носові кістки довші за кутні зуби і слухові пухири. Міжочний проміжок із поздовжнім прогином. Слізна кістка добре помітна. Жуйна поверхня кутніх зубів складена з двох рядів горбків, що утворюють за стирання поперечні дентинові поля. *Cricetidae*
14. Вушники редуковані; хвіст не довший за ступню, очі малі. Довгі різці спрямовані вперед і відділені від рота зрослими при їх основі губами. Емаль на різцях біла. Різцеві отвори малі, коротші за 1/4 довжини діастеми. Кутній відросток нижньої щелепи майже злитий із суглобовим. Третій кутній зуб менший за другий. Жуйна поверхня кутніх зубів проста: складки емалі утворюють на ній ромби з заокругленими кутами. *Ellobiusinae*
- Довжина тіла перевищує 100, черепа — 25 мм. Темної смуги на спині немає; хвіст з видовженою китицею. Задні кінцівки втричі довші за передні, їх зовнішні пальці не досягають основ середніх. Міжочний проміжок клиноподібно звужений наперед. Передочні отвори значно більші за носовий, їх нижній край винесений вперед. Нижня щелепа з укороченим вінцевим (нижче суглобового) і виразним альвеолярним відростками, кутній відділ з наскрізним отвором. *Dipodidae* s. l., 10
- Довжина тіла не перевищує 130 мм*, черепа — 30 мм. Задні кінцівки трипалі, довжина ступні до 60 мм. Верхні різці прямовисні. Слухові пухири сильно збільшені, їхні передні краї сходяться. У верхніх, як і нижніх, щелепах передкутні зуби редуковані або рудиментарні. Кутній відросток мандибули загнутий назовні. *Dipodidae*
- Очі розвинені, голова звичайних пропорцій. Хвіст і вуха виразно виступають з хутра. Різці не ізольовані від рота (виняток: *Ellobius*, *Ondatra*). Потилична кістка невелика, розміщена прямо-висно; її верхній край не досягає рівня задньої основи вилиць. Верхньощелепна кістка утворює відокремлений масетерний відросток. Верхня діастема сумірна рядові кутніх зубів. Альвеолярний відросток мандибули, якщо є (*Ellobius*), не вищий за суглобовий. *inui Muroidea*, 12
- Хвіст звичайно не перевищує 70 % довжини тіла, густо вкритий волоссям (виняток — *Ondatra*). Вуха короткі, часто не досягають очей. Передочні отвори за огляду згори майже непомітні, збоку непокриті масетерним відростком. Верхні і нижні кутні зуби з двома рядами горбків або замкнених в емалеві петлі дентинових полів, слідів трьохрядності горбків немає. *Cricetidae* s. l., 13
- Хвіст помітно довший за задню ступню. У роті захисних мішків немає. Носові кістки не довші за ряд кутніх зубів, чи слухові пухири. На черепі розвинений сагітальний гребінь. Слізна кістка редукована. Жуйна поверхня кутніх зубів плоска і поділена на низку трикутних призм, утворених бічними складками емалі. *Arvicolidae*, 14
- Вушники помітно виступають з хутра; хвіст, як і очі, різних розмірів. Верхні різці прямовисні, не відділені від рота губами (окрім *Ondatra*); їхня передня поверхня з жовтою емаллю. Різцеві отвори довші за 1/3 діастеми. Кутній відросток мандибули нормально розвинутий. Третій кутній зуб не менший від $M2$. Емалеві петлі на кутніх зубах утворюють вервечку замкнутих трикутників з гострими вершинами. *Arvicolinae*

* Поширені на схід від Дону *Dipus* (*D. sagitta* Pal.) мають довжину тіла до 165 мм.

Видовий склад. Цьому рядові присвячена найбільша кількість оглядів останніх років (Громов, Ербаева, 1995; Пантелеев и др., 1990 та ін.), і саме у цій групі відбулись найбільші таксономічні зміни (Шенброт, 1992; Загороднюк, 1990; Павлинов и др., 1995). За останні роки ревізовано таксономію ховрахів (Загороднюк, Федорченко, 1995; див. також: Korablev, 1993), хатніх мишей (Межжерин, Загороднюк, 1989а; Лавренченко, 1994; Загороднюк, Березовский, 1994; Загороднюк, 1996а) та мишей лісових (Межжерин, Загороднюк, 1989б; Воронцов и др., 1989; Загороднюк, 1993а, Загороднюк, Межжерин, 1992; Загороднюк, Федорченко, 1993; Загороднюк и др., 1997), пацюків чорних (Загороднюк, 1996б), мишівок (Соколов и др., 1986; 1989; Sokolov et al., 1987), звичайних нориць (Малыгин, 1983; Загороднюк, 1991а-в; Мейер и др., 1996), нориць чагарникових (Загороднюк, 1988–1992б; Загороднюк и др., 1992; Zagorodnyuk, Zima, 1992) та водяних нориць (Zagorodnyuk, Peskov, 1994; Пантелеев, 1996; Киселюк, 1997); всіх політипічних груп фауни Карпат (Загороднюк, Песков, 1993). Видано огляди гризунів Балтії (Zagorodnyuk et al., 1991; Загороднюк, Межжерин, 1992; Miljutin, 1997), Східних Карпат (Корчинський, 1988), Криму (Дулицкий и др., 1997; Дулицкий, Товпинец, 1997), всіх описаних з України таксонів мишоподібних (Загороднюк, 1992а), видів і родів хом'якових (Емельянов и др., 1987), білячих (Сокур и др., 1988), вовчків (Лозан и др., 1990; Безродный, 1991), тушканоподібних (Селюнина, 1995), сірих нориць (Загороднюк, 1993б), лісових мишей (Межжерин, 1993), політипічних видів мишовидних гризунів загалом (Загороднюк, 1991в; Zagorodnyuk, 1993, 1996б). Оpubліковано монографічні зведення щодо низки окремих видів (Башенина, 1981; Айрапетянц, 1983; Соколов, Лавров, 1993 та ін.).

Наявні у фауні регіону 11 родин гризунів представлені 33 родами; у фауні України, згідно з цитованими роботами, можливі знахідки 50 видів, що представляють 29 родів. *Myocastoridae*: *Myocastor* (*coyus*⁴); *Castoridae*: *Castor* (*fiber*); *Pteromyidae*: *Pteromys* (*volans*⁻); *Sciuridae*: *Sciurus* (*vulgaris*), *Marmota* (*bobac*), *Spermophilus* (*citellus*^{R1}, *suslicus*, *odessanus*, *pygmaeus*); *Myoxidae*: *Myoxus* (*glis*), *Dryomys* (*nitedula*), *Eliomys* (*quercinus*^{2, R4}), *Muscardinus* (*avellanarius*); *Sminthidae*: *Sicista* (*betulina*, *strandii*², *severtsovi*², *subtilis*^{R3}); *Allactagidae*: *Allactaga* (*major*^{R2}), *Pygeretmus* (*pumilio*⁻); *Dipodidae*: *Dipus* (*sagitta*⁻), *Stylodipus* (*telum*^{R2}); *Spalacidae*: *Nannospalax* (*leucodon*^{R2}), *Spalax* (*graecus*^{R3}, *zemni*^{R3}, *arenarius*^{R2}, *microphthalmus*); *Muridae*: *Apodemus* (*agrarius*), *Micromys* (*minutus*), *Mus* (*musculus*⁴, *spicilegus*), *Sylvaemus* (*sylvaticus*, *tauricus*, *uralensis*, *arianus*), *Rattus* (*norvegicus*⁴, *rattus*^{A3}); *Cricetidae*: *Cricetus* (*cricetus*), *Cricetulus* (*migratorius*); *Arvicolidae*: *Ellobius* (*talpinus*), *Myopus* (*schisticolor*⁻), *Ondatra* (*zibethicus*⁴), *Lagurus* (*lagurus*), *Myodes* (*glareolus*, *rutilus*⁻), *Chionomys* (*nivalis*^{R3}), *Arvicola* (*amphibius*, *scherman*^{R3}), *Microtus* (*arvalis*, *obscurus*, *rossiaemeridionalis*, *socialis*, *agrestis*, *oeconomus*), *Terricola* (*subterraneus*, *taticus*).

Equiformes (Perissodactyla auct.) — копитні, або непарнопалі

Розміри великі, довжина тіла понад 1,5 м. Більшість пальців редуковано: звірі ходять на одному (3-му) пальці, що вдягнене у симетричне копито, інші пальці відсутні. Хвіст вкритий довгим волоссям, грива добре розвинена. Череп з довгим та високим ростром, орбіталія ззаду замкнута. Верхні різці (їх по 3 пари згори та низу) великі, долотоподібні. Кутні та передкутні зуби рівновеликі.

Колись звичайні та характерні для степу та лісостепу (Сокур, 1961; Кириков, 1983), у дикому стані не збереглись. Кулан зник у 18 ст. (нині реінтродукований у Приазов'ї на косі Бірючий о-в), тарпан вимер на початку 20 ст. У фауні регіону одна родина, *Equidae*: *Equus* (*gmelini*⁴, *hemionus*⁴).

Cerviformes (Artiodactyla auct.) — парнопалі, або ратичні

Великі тварини з довжиною тіла 100–280 см. Звірі ходять на двох (3-му та 4-му) пальцях з несиметричними копитами (ратицями). Ратиці 2-го та 5-го пальців малі, з рудиментарним внутрішнім скелетом. Хвіст звичайно куций, без довгого волосся (довгий з китицею у зубра), грива не розвинена. У більшості

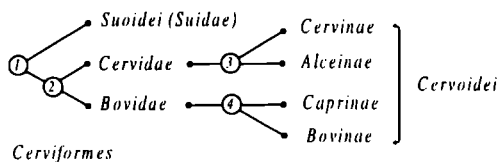


Рис. 7. Структура таблиці для визначення вищих таксонів ратичних Східної Європи.

Fig. 7. Pattern of the key to diagnostics of higher ungulate taxa from the Eastern Europe.

видів (власне у *Cervoidei*) самці рогаті, самиці безрогі або з невеликими рогами; верхні різці відсутні або недорозвинені; кутні зуби трохи більші за передкутні. В основі відмінностей таксономічних груп — пропорції тіла та черепа, наявність та тип рогів, число і співвідношення окремих морфологічних груп зубів (Гептнер та ін., 1961). Схему таблиці визначення подано на рис. 7.

Ключі до визначення вищих таксонів ратичних Keys to higher ungulate taxa

1. Кремезні коротконогі тварини. Тіло вкрите жорсткою щетиною; роги відсутні. Морда конусоподібна з голим плоским писком, на якому відкриваються ніздрі. Носові кістки досягають переднього краю міжщелепних. Орбіталії незамкнені. У кожній щелепі по 7 щічних зубів з горбкуватою поверхнею. У верхніх щелепах є три різці. Ікла є найбільшими зубами в обох щелепах, верхні ікла загнуті вгору. *Suoidae (Suidae)*
2. Роги розгалужені і відомі тільки у самців; є виростами лобних кісток і скидаються щороку восени. Слізний отвір* черепа великий, трикутної форми. Щічні зуби з низькою коронкою і вертикальними бічними гранями, що досягають тільки приальвеолярного валика. У деяких видів є верхні ікла. *Cervoidea (Cervidae)*, 3
3. Роги з розвиненими надочними відростками. Довжина хвоста майже дорівнює довжині вуха. Передочна залоза велика; слізна ямка під оком велика, за розміром близька до ока. Подушечка пальця займає до 2/3 площі копита. У частині видів є верхні ікла. *Cervinae*
4. Довжина тіла не перевищує 200 см, черепа — 35 см. Хвіст куций, без китиці, не досягає скакального суглоба. Кінчик морди вкритий волоссям, а посередині верхньої губи є оголена смужка шкіри. Проміжок між ніздрями менший за відстань від них до краю губи. Роги спрямовані назад і вгору, та закручуються назад. *Caprinae*
- Стрункі довгоногі тварини. Тіло вкрите м'яким волоссяним покривом; роги розвинені принаймні у самців. Морда не видовжена, без голого плоского писка. Носові кістки прикривають до 1/3 довжини міжщелепних. Орбіталії замкнені ззаду. У кожній щелепі по шість щічних зубів, їх жуйна поверхня з емалевими ямками. Верхні різці відсутні, а ікла, якщо є, невеликі і прямовисні. Нижні ікла морфологічно не відмінні від різців. *Cervoidei*, 2
- Роги нерозгалужені і є в обох статей; мають вигляд рогових чохлаів, що сидять на відростках лобних кісток і ростуть усе життя. Слізний отвір відсутній або у вигляді вертикальної щілини. Щічні зуби з високою коронкою та вертикальними гранями, що досягають основи зуба. Верхні ікла завжди відсутні. *Bovoidea (Bovidae)*, 4
- Роги без надочних відростків. Хвіст куций, коротший за довжину вуха. Передорбітальна залоза, якщо і розвинена, то невелика; слізна ямка помітно менша за діаметр ока. Подушечка пальця займає всю нижню поверхню копита. Верхні ікла відсутні. *Alceinae*
- Довжина тіла більша за 200 см, черепа — 35 см. Хвіст довгий, з китицею довгого волосся, досягає скакального суглоба. Кінчик морди широкий і від ніздрів до верхньої губи оголений, проміжок між ніздрями більший за відстань від ніздрів до краю губи. Роги поставлені широко, спрямовані вбік і вгору. *Bovinae*

Видовий склад. Всі види ряду здавна були об'єктами промислу, і видовий склад фауни України зазнав значних змін упродовж історичного часу, загалом у бік збіднення (Сокур, 1961). Відновлення видового багатства здійснено за рахунок реінтродукції зубра, інтродукції трьох раніше не властивих цій території видів та розширенню ареалів автохтонних видів (Кириков, 1983; Колисник, 1990; Соколов, 1992; Гулай, 1992; Татаринів, 1995). До адвентивної фауни належить також низка свійських тварин: корови, вівці, кози; в Асканійському степу в напіввілних умовах утримують кілька екзотичних видів ратичних (Треус, Лобанов, 1976).

* Отвір, що утворюється між верхньощелепною, носовою, лобною та слізною кістками.

† У самиць роги менших розмірів, і серед них часто трапляються безрогі особини.

У фауні Східної Європи ряд представлений сімома родами із трьох родин; у фауні України — вісім видів, що представляють шість родів. Suidae: *Sus (scrofa)*; Cervidae: *Capreolus (capreolus)*, *Alces (alces)*, *Cervus (nippon^A, dama^A, elaphus)*; Bovidae: *Rupicapra (rupicapra^A)*, *Ovis (musimon^A)*, *Bison (bonasus^{A,R5})*.

Delphiniformes (Cetacea auct.) — китоподібні, або китовці

Тварини близькі за розмірами та пропорціями тіла, довжина тіла 100–250 см у дельфінів та до 5–8 м у смугачів. Шкіра гладенька, без волосяного покриву. Винятково водні тварини. Передні кінцівки видозмінені в широкі плавці, задніх немає; хвіст у вигляді горизонтального дволопатевого плавця; шийного перехвату немає. Носовий отвір розміщений на спинному боці голови. Головні відмінності представлених у фауні регіону груп (рис. 8) визначаються макроморфологією: типом зубної системи та пропорціями рострального відділу (зокрема, формою «дзьоба» і розмірами ротової щілини), формою грудних плавців тощо.

Ключі до визначення вищих таксонів китоподібних Keys to higher cetacean taxa

- | | |
|---|--|
| <p>1. Лоб високий і опуклий, нависає над «дзьобом». Ротова щілина за огляду збоку досягає очниць і більша за плавці. Дихало парне, череп симетричний у носовому відділі. Зуби відсутні, у верхніх щелепах є їх гомологі, «китові вуса» — щидильні трикутні рогові пластини. Мандибули вигнуті і з'єднані між собою зв'язками. До груднини прикріплена тільки одна пара ребер. <i>Balaenoidei (Balaenopteridae)</i></p> <p>2. «Дзьоб» добре розвинений, довгий, відокремлений від жирової подушки V-подібною борозною. Рострум значно довший за основну частину черепа. Грудні та спинний плавці серповидної форми. <i>Delphinidae</i></p> | <p>Лоб плоский і не нависає над ротом. Ротовий отвір за огляду збоку не досягає основи очниць і коротший за грубі плавці. Дихало непарне, череп асиметричний у носовому відділі. Зуби численні (понад 20 пар у кожній щелепі), одноманітної будови, рогові пластини відсутні. Нижні щелепи прямі, зрощені між собою. До груднини прикріплено, принаймні, три пари ребер. <i>Delphinoidei, 2</i></p> <p>«Дзьоб» дуже короткий, у вигляді вузької оторочки, слабо відокремлений від жирової подушки. Рострум рівний, або коротший за мозкову частину черепа. Грудні та спинний плавці овальної форми. <i>Phocoenidae</i></p> |
|---|--|

Видовий склад. Ряд представлений у фауні регіону нечисленними рідкісними видами. Всі види чорноморських дельфінів внесено до «Червоної книги України» (1994), з 12 відомих видів китоподібних Балтики тільки 5 реєструвались у поточному столітті*, до того ж всі — за поодинокими знахідками, і тільки фоцена відзначається дотепер регулярно (Kowalski, 1981). Єдине зведення щодо китоподібних Понто-Азову опубліковано С. Клейненбергом (1956), загальний огляд зубатих китів з теренів колишнього СРСР представлений у зведенні В. Гептнера зі співавтором (1976). Цікавий огляд китоподібних Чорного моря представлений нещодавно на сторінках нашого журналу (Биркун, Кривохижин, 1996). У давніших зведеннях щодо фауни України китоподібні не розглядалися (Шарлемань, 1920; Мигулін, 1929, 1938), у сучасніших наводяться тільки три види дельфінів однієї родини (Корнеєв, 1965; Крыжановский, Емельянов, 1984). Родинний ранг фоцен зараз не викликає сумніву (напр., Павлинов, Россолимо, 1987), а наявність у Чорному морі вусатих китів доведена (Дулицкий, Товпинец, 1997)†.

Delphiniformes

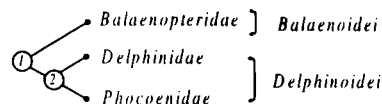


Рис. 8. Структура таблиці для визначення підрядів та родин східноєвропейських китовців.

Fig. 8. Pattern of the key to diagnostics of higher taxa of East-European cetaceans.

* Згідно з К. Kowalski (1981), це: Delphinoidei: Ziphiidae — *Hyperoodon ampullatus* (1960); Phocae-nidae — *Phocaena phocaena*; Balaenoidei: Balaenopteridae — *Megaptera novaeangliae* (1979), *Balaenoptera physalus* (1954), *B. borealis* (1950) (у дужках — остання реєстрація біля берегів Польщі).

† Вже друга реєстрація смугача в Чорному морі дозволяє включити цей рідкісний вид до теріофауни України (А. Дулицкий, особисте повідомл.; див. також: Клейненберг, 1956), однак в іншій своїй праці щодо ссавців Криму ті самі автори не згадують цей вид (Дулицкий и др., 1997).

У понто-азовській фауні 4 роди (4 види). Delphinidae: Delphinus (delphis^{R4}), Tursiops (truncatus^{R3}); Phocoenidae: Phocoena (phocoena^{R1}), Balaenopteridae: Balaenoptera (acutorostrata³).

Висновки

Завдяки поглибленню таксономічних досліджень теріофауна Східної Європи постійно збагачується на нові таксони і наразі містить 137 видів з 30 родин (табл. 2). Однак реальні зміни фауни від часів К. Кеслера (1851) і О. Мигуліна (1929) до сьогодні відбуваються у напрямку її збіднення, як на рівні регіональних (Сокур, 1961), так і на рівні локальних фаун (Zagorodniuk et al., 1995; Zagorodnyuk та ін., 1997а; Дулицкий, Товпинец, 1997). До кінця тисячоліття уразливі та рідкісні види ссавців становитимуть найвагомішу частку «червоного списку» — до 20 % усіх тварин і 60 % наявної теріофауни України (Zagorodnyuk, 1997). Натомість, адвентивна фауна становить близько 25 % від загального видового багатства ссавців. Уявлення про склад та таксономічну структуру теріофауни регіону дає таблиця 2, складена на підставі даних із сучасних систематичних оглядів (Павлинов, Яхонтов, 1992; Szalay et al., 1993 та ін.) з деякими змінами та уніфікацією назв таксонів (Zagorodnyuk, Таран, 1997) та підрахунками числа видів і родів, згідно з цим зведенням.

Збереження фауни неможливе без ясного уявлення про її таксономічну структуру. Запропоновані таблиці визначення є першим кроком до створення сучасних регіональних визначників, орієнтованих на визначення усіх тварин незалежно від типу наявного морфологічного матеріалу та на визначення усіх «проміжних» таксономічних груп. Останнє є основою оцінок багатства і таксономічної різноманітності фауністичних угруповань (Емельянов, Загороднюк, 1993; Загороднюк и др., 1995, Загороднюк, 1997) і забезпечене таксономічно обґрунтованими ключами, у яких тези максимально наближені до діагнозу груп, а шлях до кожного таксону якнайкоротший та ілюстрований відповідною блок-

Таблиця 2. Вищі таксони ссавців фауни Східної Європи та їхнє таксономічне багатство
Table 2. Higher mammal taxa in the Eastern Europe fauna and their taxonomic abundance

Надряд	Ряд (auct.*)	Підряд (auct.*)	Родина (число родів/видів)
Insectivora	<i>Soriciformes</i> (Lypotyphla)	<i>Erinaceoidei</i> (Dilamodontia) <i>Soricoidei</i> (Erinaceomorpha)	<i>Erinaceidae</i> (2/3). <i>Talpidae</i> (2/2), <i>Soricidae</i> (3/10).
Archonta	<i>Vespertilioniformes</i> (Chiroptera)	<i>Vespertilionoidei</i> (Microchiroptera)	<i>Rhinolophidae</i> (1/3), <i>Vespertilionidae</i> (8/23).
Ferae	<i>Caniformes</i> (Carnivora)	<i>Feloidei</i> (Feliformia) <i>Canoidei</i> (Caniformia, <i>Arctoidea</i> , Pinnipedia)	<i>Felidae</i> (2/2). <i>Canidae</i> (3/4), <i>Ursidae</i> (1/1), <i>Mustelidae</i> (6/12), <i>Phocidae</i> (3/4), <i>Procyonidae</i> (1/1).
Glires	<i>Leporiformes</i> (Lagomorpha)	<i>Leporoidei</i> (s. str.)	<i>Leporidae</i> (2/3).
	<i>Muriformes</i> (Rodentia)	<i>Cavioidei</i> (Hystricomorpha?) <i>Sciuroidei</i> (Sciuromorpha) <i>Myoxoidei</i> (Gliromorpha) <i>Muroidei</i> (Myomorpha)	<i>Myocastoridae</i> (1/1). <i>Castoridae</i> (1/1), <i>Sciuridae</i> (4/7). <i>Myoxidae</i> (4/4). <i>Sminthidae</i> (1/4), <i>Allactagidae</i> (2/2), <i>Dipodidae</i> (2/2), <i>Spalacidae</i> (2/5), <i>Muridae</i> (5/10), <i>Cricetidae</i> (2/2), <i>Arvicolidae</i> (9/17).
Ungulata	<i>Cerviformes</i> (Artiodactyla)	<i>Suoidei</i> (Suiformes) <i>Cervoidei</i> (Ruminantia)	<i>Suidae</i> (1/1). <i>Cervidae</i> (3/5), <i>Bovidae</i> (2/2).
	<i>Equiformes</i> (Perissodactyla)	<i>Equoidei</i> (Hippomorpha)	<i>Equidae</i> (1/2).
	<i>Delphiniformes</i> (Cetacea)	<i>Delphinoidei</i> (Odontoceti) <i>Balaenoidei</i> (Mysticeti)	<i>Delphinidae</i> (2/2), <i>Phocoenidae</i> (1/1). <i>Balaenopteridae</i> (1/1).
Загалом	8 рядів	13 підрядів	30 родин (77 родів, 137 видів)

Примітка. Курсивом набрано уніфіковані назви; у дужках наведено поширені описові назви.

схемою. Проведене дослідження дозволяє зробити деякі загальні висновки:

- згідно з сучасними таксономічними схемами теріофауна Східної Європи налічує 69 вищих таксонів, зокрема 8 рядів та 30 родин, представлених 77 родами та 137 видами;
- рівні морфологічної диференціації ссавців достатні для створення кладистично орієнтованих ключів за традиційними описовими ознаками — екстер'єрними, краніологічними та одонтологічними;
- лише за двома винятками (*Ungulata* s. l. та *Sciurotophila* s. l.), для всіх таксонів побудовано ключі, у яких тезиси за обсягом та змістом цілком збігаються з відповідними їм таксонами;
- уникнуто використання у тезах симплезіоморфій та гомоплазій, зокрема вихідних ознак зубної системи та архітектури черепа, екстер'єрних адаптацій до напівводного чи підземного життя;
- запропоновані таблиці з блок-схемами забезпечують можливість визначення таксонів з будь-якого етапу на основі хоча б однієї з представлених у ключах традиційних груп ознак;
- головні проблеми з побудовою ключів виникли у зв'язку з залученням ознак представників адвентивної фауни, що належать до морфологічно найвідокремлених родів наявних у регіоні родин;
- зі зниженням рангу таксону зростає частка ознак, які базуються на вимірах тіла чи черепа та особливостях забарвлення хутра. Одонтологічні ознаки дають змогу визначати таксони усіх рангів.

Подяка. Я вдячний всім колегам, які висловили свої зауваження та побажання щодо змісту та структури цієї праці на різних етапах її підготовки та під час детального аналізу окремих розділів визначника — В. Топачевському, Л. Рековцеві, В. Крижанівському, Ю. Крочкові, М. Ковтунові, Ю. Семенову, Д. Іванову, В. Наглову, О. Дудкіну, Т. Крахмальній, П. Шешуракові, А. Пашкову, В.-А. Покинйчереді, О. Цвелихові, В. Ткачеві та О. Киселюкові, а також усім учасникам Третьої та Четвертої теріологічних шкіл та студентам-зоологам Міжнародного Соломонова Університету за висловлені побажання щодо змісту визначника. Практична частина цього дослідження відбулась завдяки щоденній допомозі моїх колег з центральних зоологічних музеїв — Ж. Розори, С. Золотухіної та Л. Шевченко.

Особлива подяка М. Біляшівському та Ю. Некрутенкові за детальний аналіз статті, важливу дискусію з приводу наукової термінології та номенклатури, проблем та доцільності створення регіональних визначників та надзвичайно фахову редакційну підготовку рукопису до друку.

- Абеленцев В. І.* Куницеви. — К.: Наук. думка, 1968. — 280 с. — (Фауна України. Т. 1. Вип. 2).
- Абеленцев В. І., Підоплічко І. Г.* Ряд Комахоїдні — Insectivora. — К.: Вид-во АН УРСР, 1956. — С. 70–228. — (Фауна України; Т. 1. Вип. 1).
- Абеленцев В. І., Попов Б. М.* Ряд рукокрилі, або кажани — Chiroptera. — К.: Вид-во АН УРСР, 1956. — С. 229–446. — (Фауна України. Ссавці. — Т. 1, Вип. 1).
- Айрапетьянц А. Э.* Сони. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. — 191 с.
- Алексеев А. Ф., Чирний В. И., Дулицкий А. И.* и др. К экологии насекомых Крыма // Первое Всесоюз. совещ. по биол. насекомоядн. млекопитающих (Новосибирск, 1992). — М., 1992. — С. 3–5.
- Башенина Н. В. (ред.).* Рыжая полевка. — М.: Наука, 1981. — 351 с.
- Безродный С. В.* Распространение сонь (Rodentia, Gliridae) на Украине // Вестн. зоологии. — 1991. — 25, № 3. — С. 45–50.
- Бескаравайный М. М.* Современное состояние фауны рукокрылых Карадага (Крым) // Рукокрылые (морфология, экология, зоокация, паразиты, охрана). — Киев: Наук. думка, 1988. — С. 113–116.
- Бибиов Д. И. (ред.).* Волк (Происхождение, систематика, морфология, экология). — М.: Наука, 1985. — 606 с.
- Биркун А. А., Кривохижин С. В.* Современное состояние и причины угнетения популяций черноморских дельфинов. Сообщение 1 // Вестн. зоологии. — 1996. — 30, № 3. — С. 36–42.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П.* Определитель млекопитающих СССР. — М.: Просвещение, 1965. — 383 с.
- Виноградов Б. С., Громов И. М.* Грызуны фауны СССР / 2-е изд. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1982. — 298 с.
- Воронцов Н. Н., Межжерин С. В., Боевсков Г. Г. и др.* Генетическая дифференциация видов двойников лесных мышей (*Apodemus*) Кавказа и их диагностика // Докл. АН СССР. — 1989. — 309, № 5. — С. 1234–1238.
- Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г.* Парнокопытные и непарнокопытные. — М.: Высш. шк., 1961. — 776 с. — (Млекопитающие Советского Союза; Т. 1).
- Гептнер В. Г., Чапский К. К., Арсеньев В. А., Соколов В. Е.* Ластоногие и зубатые киты. — М.: Высш. шк., 1976. — 718 с. — (Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 3).
- Громов И. М., Ербасва М. А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. — СПб., 1995. — 522 с.
- Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А. и др.* Млекопитающие фауны СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — Ч. 1. — 640 с.; Ч. 2. — С. 641–2002. — (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР; вып. 82).

- Гулай В. И. Экологические типы европейской косули на Украине // Вестн. зоологии. — 1992. — 26, № 1. — С. 45–50.
- Гуреев А. А. Насекомоядные (Mammalia, Insectivora). — Л.: Наука, 1979. — 501 с. — (Фауна СССР; Т. 3. — Млекопитающие. Вып. 2).
- Долгов В. А. Бурозубки Старого света. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. — 221 с.
- Дулицкий А. И., Алексеев А. Ф., Арутюнян Л. С. и др. Распространение серой и черной крыс в Крыму // Синантропия грызунов. — Москва, 1992. — С. 151–161.
- Дулицкий А. И., Товпинец Н. Н. Аннотированный список млекопитающих Крыма // Памяти профессора Александра Александровича Браунера (1857–1941). — Одесса: Музейный фонд им. А. А. Браунера; Астропринт, 1997. — С. 92–100.
- Дулицкий А. И., Товпинец Н. Н., Щербак Н. Н. и др. Млекопитающие // Биоразнообразие Крыма: оценки и потребности сохранения (Раб. мат-лы ... междунар. ... семинара). — Гурзуф, 1997. — С. 54–57.
- Дулицкий А. И., Чирный В. И., Алексеев А. Ф. и др. К экологии насекомоядных Левобережной Украины // Первое Всесоюз. совещ. по биол. насекомоядных млекопитающих (Новосибирск, 1992). — М., 1992. — С. 49–50.
- Емельянов И. Г., Загороднюк И. В. Таксономическая структура сообществ грызунов Восточных Карпат: видовое богатство и таксономическое разнообразие // Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона (М-ли Міжнар. конф.). — Ужгород, 1993. — С. 57–60.
- Емельянов И. Г., Загороднюк И. В., Золотухина С. И. Эколого-систематический обзор рецентных хомяковых (Cricetidae, Rodentia) фауны Украины // Хомяковые фауны Украины. — Киев, 1987. — С. 3–18. — (Ин-т зоол. АН УССР / Препр. № 6.87).
- Жила С. М. Бурый ведмідь (*Ursus arctos* L.) в Українському Поліссі // Вестн. зоологии. — 1997. — 31, № 2-3. — С. 77.
- Загороднюк И. В. Кариотип, систематическое положение и таксономический статус *Pitymys ukrainicus* // Вестн. зоологии. — 1988. — 22, № 4. — С. 50–55.
- Загороднюк И. В. Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевков рода *Terricola* Восточной Европы // Вестн. зоологии. — 1989. — 23, № 5. — С. 3–14.
- Загороднюк И. В. Объем и структура современных *Arvicolini* (Rodentia) // 5 съезд Всесоюз. териол. Ова АН СССР. — М., 1990. — 1. — С. 61–62.
- Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевков группы *Microtus arvalis* (Rodentia): таксономическая оценка // Вестн. зоологии. — 1991а. — 25, № 1. — С. 36–45.
- Загороднюк И. В. Систематическое положение *Microtus brevirostris* (Rodentiformes): материалы по таксономии и диагностике группы "arvalis" // Вестн. зоологии. — 1991б. — 25, № 3. — С. 26–35.
- Загороднюк И. В. Политипические *Arvicolidae* Восточной Европы: таксономия, распространение, диагностика. — Киев, 1991в. — 64 с. — (Ин-т зоол. АН Укр. / Препр. № 10.91).
- Загороднюк И. В. Обзор рецентных таксонов *Muroidea* (Mammalia), установленных для территории Украины: 1777–1990 // Вестн. зоологии. — 1992а. — 26, № 2. — С. 39–48.
- Загороднюк И. В. Особенности географического распространения и уровни численности *Terricola subterraneus* на территории СССР // Зоол. журн. — 1992б. — 71, вып. 2. — С. 86–97.
- Загороднюк И. В. Идентификация восточно-европейских форм *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) и их географическое распространение // Вестн. зоологии. — 1993а. — 27, № 6. — С. 37–47.
- Загороднюк И. В. Таксономия и распространение серых полевков (*Arvicolini*) фауны Украины // Млекопитающие Украины. — Киев: Наук. думка, 1993б. — С. 64–77.
- Загороднюк И. В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщение I // Вестн. зоологии. — 1996а. — 30, № 1. — С. 28–45.
- Загороднюк И. Природна історія пацюка чорного (*Rattus rattus*) в Україні // Урбанізоване навколишнє середовище: охорона природи та здоров'я людини. — К.: Нац. Екоцентр, 1996б. — С. 228–231.
- Загороднюк И. Редкие виды бурозубок на территории Украины: легенды, факты, диагностика // Вестн. зоологии. — 1996в. — 30, № 6. — С. 53–69.
- Загороднюк И. Концепція "гарячих територій" і збереження біорозмаїття // Конвенція про біологічне розмаїття: громадська обізнаність і участь / Відп. ред. Т. В. Гардашук. — К.: Тов-во «Зелена Україна»; Стилос, 1997. — С. 59–68.
- Загороднюк И. В., Березовский В. И. *Mus spicilegus* (Mammalia) в фауне Подолии и северная граница ареала этого вида в Восточной Европе // Зоол. журн. — 1994. — 73, № 6. — С. 110–119.
- Загороднюк И. В., Боесков Г. Г., Зыков А. Е. Изменчивость и таксономический статус степных форм мышей рода *Sylvaemus* (*falzfeini* – *fulvipectus* – *hermonensis* – *arianus*) // Вестн. зоологии. — 1997. — 31, № 5-6. — С. 37–56.
- Загороднюк И. В., Воронцов Н. Н., Песков В. Н. Татранская полевка (*Terricola tatricus*) в Восточных Карпатах // Зоол. журн. — 1992. — 71, вып. 6. — С. 96–105.
- Загороднюк И. В., Емельянов И. Г., Хоменко В. Н. Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов // Доп. НАН України. — 1995. — № 7. — С. 145–148.
- Загороднюк И., Зеніна І., Федорченко О. та ін. Школа териологів — 1996: "Аналіз фауністичних угруповань" // Вестн. зоологии. — 1997. — 31, № 2-3. — С. 93–94.

- Загороднюк И. В., Межжерин С. В. Диагноз и распространение в Прибалтии *Terricola* и *Sylvaemus* // Мат-лы I-й Балт. териол. конф. (Кяэрику, 1990). — Тарту: изд. Тарт. ун-та, 1992. — С. 70–80. — (Acta et Comment. Univ. Tartuensis, vol. 955).
- Загороднюк И. В., Мишта А. В. О видовой принадлежности ежей рода *Epinaceus* Украины и прилегающих стран // Вестн. зоологии. — 1995. — 29, № 2-3. — С. 50–57.
- Загороднюк И. В., Песков В. Н. Политипические группы грызунов Восточных Карпат // Фауна Східних Карпат: Сучасний стан і охорона. — Ужгород: Ужгород. ун-т, 1993. — С. 63–67.
- Загороднюк И. В., Покинсьереда В. В. Унификация научных названий хордовых животных (*Chordozoa*, *Animalia*) // Доп. НАН України. — 1997. — № 11. — С. 160–167.
- Загороднюк І., Покинсьереда В., Киселюк О., Довганич Я. Теріофауна Карпатського біосферного заповідника // Вестн. зоологии. — 1997а. — suppl. 5. — 60 с.
- Загороднюк І. В., Ткач В. В. Сучасний стан фауни та історичні зміни чисельності кажанів (*Chiroptera*) на території України // Доп. НАН України. — 1996. — 30, № 5. — С. 136–142.
- Загороднюк И. В., Федорченко А. А. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение I. Таксономия и диагностика // Вестн. зоологии. — 1993. — 27, № 3. — С. 41–49.
- Загороднюк И. В., Федорченко А. А. Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (*Mammalia*) // Вестн. зоологии. — 1995. — 29, № 5–6. — С. 49–58.
- Кесслер К. Ф. Животные млекопитающие // Тр. Комиссии... для описания губерний Киевского учебного округа — Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской. — Киев, 1851. — 88 с. — (Ест. ист. губерний Киевск. уч. окр.; Т. 1. Зоология. Часть систематическая).
- Кириков С. В. Изменение животного мира в природных зонах СССР (XIII — XIX вв.). Лесная зона и лесотундра. — М.: Изд-во Акад. Наук СССР, 1960. — 158 с.
- Кириков С. В. Человек и природа восточноевропейской лесостепи в X — начале XIX в. — М.: Наука, 1979. — 184 с.
- Кириков С. В. Человек и природа степной зоны. Конец X — середина XIX в. (Европейская часть СССР). — М.: Наука, 1983. — 126 с.
- Киселюк О. І. Еколого-морфологічні особливості двох видів нориць роду *Arvicola* (*Rodentia*, *Arvicolidae*) фауни Східних Карпат // Вестн. зоологии. — 1997. — 31, № 5. — С. 86–89.
- Клейнштерг С. Е. Млекопитающие Черного и Азовского морей. Опыт биолого-промыслового исследования. — М.: Изд-во АН СССР, 1956. — 288 с.
- Колисник Б. И. Динамика численности и промысел копытных в угодьях Волынского Полесья // Вестн. зоологии. — 1990. — 24, № 3. — С. 65–67.
- Константинов А. И., Вишнев Ф. Н., Дулицкий А. И. Современное состояние фауны рукокрылых Крыма // Зоол. журн. — 1976. — 55, вып. 6. — С. 885–892.
- Корнєєв О. П. Визначник звірів УРСР. — К.: Рад. шк., 1952. — 216 с.
- Корнєєв О. П. Визначник звірів УРСР. Вид. друге. — К.: Рад. шк., 1965. — 236 с.
- Корнєєв О. П., Бабенко Л. О., Дятлова Т. І. та ін. Практикум із зоології хордових. — К.: Вид-во Київ. ун-ту, 1967. — 224 с.
- Корчинский А. В. Грызуны Украинских Карпат (итоги исследования) // Вопр. охр. и рац. использ. раст. и животн. мира Укр. Карпат. — Ужгород: МОИП (Ужгород. отд.), 1988. — С. 156–173.
- Крыжановский В. И., Емельянов И. Г. Класс млекопитающие // Природа Украинской ССР. Животный мир / Под ред. В. А. Топачевского. — К.: Наук. думка, 1985. — С. 197–234.
- Крочко Ю. И. Рукокрылые Украинских Карпат: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Киев, 1992. — 34 с.
- Курсков А. Н. Рукокрылые Белоруссии. — Минск: Наука и техника, 1981. — 135 с.
- Кэрролл Р. Классификация позвоночных (Приложение) / Палеонтология и эволюция позвоночных (перевод с англ.). — М.: Мир, 1993. — 3. — С. 169–233.
- Лавренченко Л. А. Анализ краниометрических признаков домовых мышей *Mus musculus sensu lato* (*Rodentia*, *Mammalia*): многомерный подход // Зоол. журн. — 1994. — 73, вып. 7–8. — С. 169–178.
- Лаврова М. Я., Зажигин В. С. О систематике и биологии землероек Краснодарского края с оценкой их роли в лептоспирозных очагах // Зоол. журн. — 1965. — 44, вып. 1. — С. 101–109.
- Лихотоп Р. И., Ткач В. В., Барвинский Н. И. Рукокрылые г. Киева и Киевской области // Мат-лы по экол. и фаунистике некот. представителей рукокрылых. — Киев, 1990. — С. 10–27. — (Препринт / АН УССР; Ин-т зоол.: № 90.4).
- Лозан М. Н., Белик Л. И., Самарский С. Л. Сони (*Gliridae*) юго-запада СССР. — Кишинев, 1990. — 144 с.
- Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полевых. — М.: Наука, 1983. — 208 с.
- Маркевич О. П., Татарко К. І. Російсько-українсько-латинський зоологічний словник: термінологія і номенклатура. — К.: Наук. думка, 1983. — 412 с.
- Межжерин С. В. Лесные мыши рода *Silvaemus* (sic) Ognev et Vorobiev (sic), 1924 (sic) фауны Украины // Млекопитающие Украины. — Киев: Наук. думка, 1993. — С. 64–77.
- Межжерин С. В. Обнаружение нового для Украины вида землероек-бурозубок *Sorex* sp. (*Insectivora*, *Soricidae*) // Вестн. зоологии. — 1995. — 29, № 5–6. — С. 17.
- Межжерин С. В., Загороднюк И. В. Морфологические, кариологические и генетические различия домовых (*Mus musculus musculus*) и кургантиковой (*Mus musculus hortulanus*) мышей // Домовая мышь. — М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989а. — С. 99–114.

- Межжержин С. В., Загороднюк И. В. Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоологии. — 19896. — 23, № 4. — С. 55–59.
- Мейер М. Н., Раджабли С. И., Саблина О. В. и др. Систематика обыкновенных полевых подрода *Microtus* // Тр. Зоол. ин-та РАН. — СПб, 1996.
- Мигулін О. О. Визначник звірів України. — Харків: Держ. вид-во України, 1929. — 96 с.
- Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). — К.: Вид-во АН УРСР, 1938. — 426 с.
- Мишта А. В. Видовой состав и морфологические особенности *Soricidae* Украинских Карпат // Фауна Східних Карпат: Мат-ли міжнар. конф. — Ужгород: Ужгород. ун-т, 1993. — С. 85–88.
- Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — 295 с. (Определители, изд-во ЗИН АН СССР; вып. 62).
- Олигер И. М. Краткий определитель позвоночных животных средней полосы Европейской части СССР: Пособие для учителей / 3-е изд. — М.: Просвещение, 1971. — 144 с.
- Павлинов И. Я., Дубровский Ю. А., Россолмо О. Л., Потапова Е. Г. Песчанки мировой фауны. — М.: Наука, 1990. — 361 с.
- Павлинов И. Я., Россолмо О. Л. Систематика млекопитающих СССР. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. — 285 с. — (Сб. Тр. Зоол. музея МГУ; Т. 25).
- Павлинов И. Я., Яхонтов Е. Л. Кластические идеи в филогенетике млекопитающих // Филогенетика млекопитающих. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. — С. 5–43. — (Сб. Тр. Зоол. муз. МГУ. Т. 29).
- Павлинов И. Я., Яхонтов Е. Л., Агаджанян А. К. Млекопитающие Евразии: систематико-географический справочник (в трех частях). — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995. — Ч. 1. Rodentia. — 240 с. — (Сб. Тр. Зоол. муз. МГУ. Т. 32).
- Пантелеев П. А. Надродовая система грызунов фауны Палеарктики // Систематика животных, практич. зоология и ландшафт. зоогеография (чтения памяти А.П. Кузика). — М.: Наука, 1991. — С. 30–46.
- Пантелеев П. А. О внутривидовой систематике и таксономическом значении экстерьерных и крапчатых признаков у подвидов водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) // Вестн. зоологии. — 1996. — 30, № 3. — С. 21–25.
- Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Варшавский А. А. Экогеографическая изменчивость грызунов. — М.: Наука, 1990. — 373 с.
- Підоплічко І. Г. Загальна характеристика класу ссавців (Mammalia). — К.: Вид-во АН УРСР, 1956. — С. 7–69 с. — (Фауна України; Т. 1. Вип. 1).
- Полушина Н. А. Землеройки (*Soricidae*) Украинских Карпат: их распространение и численность // Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона. — Ужгород: Ужгород. ун-т, 1993. — С. 96–98.
- Резник П. А. Определитель позвоночных Ставропольского края. — Ставрополь: Кн. изд-во, 1962. — 74 с.
- Рудышин М. П. К распространению землероек в Украинских Карпатах // Флора и фауна Карпат. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — Вып. 2. — С. 212–217.
- Селюнина З. В. Тушканчиковые грызуны (*Dipodoidea*) региона Черноморского заповедника // Заповідна справа в Україні. — 1995. — Т. 1. — С. 23–28.
- Сеник Г. Ф. Новая форма крота Украинских Карпат // Доп. АН України. — 1965. — № 5. — С. 674–676.
- Сенюк А. Ф. Морфологические особенности крота обыкновенного (*Talpa europaea* L.) из западных областей Украины // Вестн. зоологии. — 1974. — 8, № 3. — С. 24–27.
- Слободян А. А. Экология и этология бурого медведя в Украинских Карпатах // Изученность териофауны Украины, ее рациональное использование и охрана. — Киев: Наук. думка, 1988. — С. 34–46.
- Соколов В. Е. (ред.). Европейская и сибирская косули. Систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. — М.: Наука, 1992. — 430 с.
- Соколов В. Е., Анискин В. М., Лукьянова И. В. Кариологическая дифференциация двух видов ежей рода *Erinaceus* на территории СССР (*Insectivora*, *Erinaceidae*) // Зоол. журн. — 1991. — 70, вып. 7. — С. 111–120.
- Соколов В. Е., Баскевич М. И., Ковальская Ю. М. Изменчивость кариотипа степной мышовки (*Sicista subtilis* Pallas) и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* // Зоол. журн. — 1986. — 65, вып. 11. — С. 1684–1692.
- Соколов В. Е., Баскевич М. И., Ковальская Ю. М. О видовой самостоятельности мышовки Штрэнда (*Rodentia*: *Dipodidae*) // Зоол. журн. — 1989. — 68, вып. 10. — С. 95–106.
- Соколов В. Е., Лавров Н. П. (ред.). Ондатра. Морфология, систематика, экология. — М.: Наука, 1993. — 542 с.
- Соколов В. Е., Орлов В. Н. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики. — М.: Наука, 1980. — 351 с.
- Соколов В. Е., Темботов А. К. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Насекомоядные. — М.: Наука, 1989. — 548 с.
- Сокур І. Т. Ссавці фауни України та їх господарське значення. — К.: Держучпедвидав, 1960. — 211 с.
- Сокур І. Т. Історичні зміни та використання фауни ссавців України. — К.: Вид-во АН УРСР, 1961. — 84 с.

- Сокур И. Т., Дворников М. В., Лобков В. А. и др. Наземные беличьи Украины (современное состояние, особенности экологии, рациональное использование и охрана) // Изученность териофауны Украины, ее рац. использование и охрана. — Киев: Наук. думка, 1988. — С. 51–63.
- Стрелков П. П. Остроухие ночницы: распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц // Acta Theriol. — 1972. — 17, № 28. — Р. 355–380.
- Стрелков П. П. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщ. 2 // Зоол. журн. — 1983. — 62, вып. 2. — С. 259–270.
- Стрелков П. П. Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*Plecotus austriacus*) ушаны (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) в СССР. Сообщение 1 // Зоол. журн. — 1988а. — 67, Вып. 1. — С. 90–101.
- Стрелков П. П. Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*Plecotus austriacus*) ушаны (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) в СССР. Сообщение 2 // Зоол. журн. — 1988б. — 67, Вып. 2. — С. 287–292.
- Стрелков П. П., Бунтова Е. Г. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 1 // Зоол. журн. — 1982. — 61, вып. 8. — С. 1227–1241.
- Татаринев К. А. Звірі східних областей України. Екологія, значення, охорона. — К.: Вид-во АН УРСР, 1956. — 188 с.
- Татаринев К. Хто пасе ведмедів? (Сучасний стан мисливства в Україні) // Зелені Карпати. — Рахів, 1995. — № 1-2. — С. 96–99.
- Татаринев К. А., Крочко Ю. И. Пути формирования фауны рукокрылых Украинских Карпат // Изученность териофауны Украины, ее рациональное использование и охрана: сб. научн. тр. — Киев: Наук. думка, 1988. — С. 34–46.
- Темботов А. К. Определитель млекопитающих Северного Кавказа. — Нальчик, 1965. — 88 с.
- Ткач В. В., Лихотоп Р. И., Сологор Е. А. Современное состояние изученности рукокрылых Волынской обл. Украины // Вестн. зоологии. — 1995. — 29, № 2-3. — С. 44–49.
- Топачевский В. А. Слепышовые (*Spalacidae*). — Л.: Наука, 1969. — 248 с. — (Фауна СССР; Т. 3. Млекопитающие. Вып. 3).
- Треус В. Д., Лобанов Н. В. Разведение редких и исчезающих копытных фауны СССР в Аскании-Нова // Редкие млекопитающие фауны СССР. — М.: Наука, 1976. — С. 103–112.
- Турачин И. И. Хуторно-промислові звірі та мисливські птахи Карпат. — Ужгород, 1975. — 176 с.
- Турачин И. И. Кошачьи Украинских Карпат // Вопр. охр. и рац. использ. раст. и животн. мира Укр. Карпат. — Ужгород: МОИП (Ужгород. отд.), 1988. — С. 126–131.
- Турачин И. И. Кошачьи Украинских Карпат // Изученность териофауны Украины, ее рациональное использование и охрана. — Киев: Наук. думка, 1988а. — С. 91–95.
- Фалькенштейн Б. Ю. Наши грызуны. Определитель грызунов европейской части СССР. — Л.: Учпедгиз, 1937. — 74 с.
- Цвелюх О. М. Шкільний визначник хребетних тварин. — К.: Рад. шк., 1983. — 256 с.
- Червона книга України. Тваринний світ. — К.: Укр. енцикл. — 1994. — 464 с.
- Шарлемань М. Звірі України. Короткий порадник до визначання, збирання і спостереження ссавців (*Mammalia*) України. — К.: Всеукр. кооп. вид. союз (Вукоопспілка), 1920. — 83 с.
- Шарлемань М. Словник зоологічної номенклатури. Част. 1. Назви птахів (проект). — К.: Держ. вид-во Укр., 1927. — 64 с.*
- Шенброт Г. И. Кластический подход к анализу филогенетических отношений тушканчиковобразных (*Rodentia*: *Dipodoidea*) // Филогенетика млекопитающих. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. — С. 176–200. — (Сб. Тр. Зоол. муз. МГУ; Т. 29).
- Шоголя Ір. Термінологічна комісія при Природничій секції Українського наукового товариства // Вісти Природн. секц. Укр. наук. тов-ва. — К., 1919 (1918). — 1, чис. 2. — С. 68–69.
- Яхонтов Е. Л., Потанова Е. Г. О положении сонь (*Gliroidea*) в системе грызунов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1993 (1991). — 243. — С. 127–147.
- Chaline J., Mein P. Les rongeurs et l'évolution. — Paris: DOIN, 1979. — 235 p.
- Corbet G. B. The mammals of the Palearctic region: a taxonomic review. — London; Ithaca: Cornell Univ. Press., 1978. — 314 p.
- Flynn J. J., Neff N. A., Tedford R. H. Phylogeny of the Carnivora // The phylogeny and classification of the Tetrapods / Benton M. J. — Oxford: Clarendon Press, 1988. — P. 73–116.
- Korablev V. P. Chromosomal differentiation of spotted ground squirrel *Spermophilus suslicus* Gueld. 1770 // *Rodens & Spatium* 4: Abstr. Intern. Conf. in Mikolajki. — Warszawa, 1993. — P. 51.
- Krapp F., Niethammer J. Ordnung Insectivora — Insektenfresser // Niethammer J., Krapp F. (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 3/1. Insektenfresser — Insectivora, Herrentiere — Primates. — Wiesbaden: AULA-Verlag, 1990. — S. 13–19.
- Kowalski K. Order Cetaceans — Cetacea / Keys to Vertebrates of Poland. Mammals / Pucek Z. (ed.). — Warszawa: Polish Sci. Publ., 1981. — 248–260.
- Krystufek B. Sesalci Slovenji. — Ljubljana: Prirodoslovni muzej Slovenije, 1991. — 297 s.

* Згідно з передмовою до цього видання, до друку було підготовлено також «Вип. 2, М. Шарлемань та К. Татарко. Назви тварин хребетних (крім птахів)», що так і не побачило світ.

- Miljutin A. Ecomorphology of the Baltic rodents // *Folia Theriol. Estonica*. — Tallinn, 1977. — fasc. 3. — 112 p.
- Musser G. G., Carleton M. D. Family Muridae // *Wilson D. E., Reeder D. M. Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 2nd ed.— Washington: Smithson. Inst. Press, 1993.— P. 501—756.
- Niethammer J., Krapp F. (eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. 2/1. Nagetiere. 1. Wiesbaden: Acad. Verlag, 1978. — 476 S.
- Niethammer J., Krapp F. (eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. 2/1. Nagetiere. 2. Wiesbaden: Acad. Verlag, 1982. — 649 S.
- Niethammer J., Krapp F. (eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. 3/1. Insektenfresser — Insectivora, Herrentiere — Primates. — Wiesbaden: AULA-Verlag, 1990. — 524 S.
- Pucek Z. (Red.). *Klucz do oznaczania ssakow Polski*. — Warszawa: Panst. Wydaw. Nauk., 1984. — 388 p.
- Sokolov V. E., Kovalskaya Y. M., Baskevich M. I. Review of karyological research and the problems of systematics in the genus *Sicista* (Zapodidae, Rodentia, Mammalia) // *Folia Zool.* — 1987. — 36, № 1. — P. 35–44.
- Strelkov P. P. Migratory and stationary bats (Chiroptera) of the European part of the Soviet Union // *Acta Zool. Cracow*. — 1969. — 14 (16). — P. 393–439.
- Szalay F. S., Novacek M. J., McKenna M. (eds.). *Mammals Phylogeny*. — New York: Springer, 1993. Vol. 2: Placentals. — 321 p.
- Woloszyn B. W. Jaki to nietoperz? Polowy klucz do oznaczania nietoperzy krajowych. — Krakow: Krakowsk. Wydawn. Zool., 1991. — 55 p.
- Zagorodnyuk I. V. Polytypical Muroidea from Eastern Europe: taxonomy, distribution and diagnostics // *Rodens & Spatium IV: Abstract Intern. Conf.* — Warszawa: Inst. Ecol. PAS, 1993. — P. 120.
- Zagorodnyuk I. V. Review of shrews from the Crimea and Southern border of the *Sorex araneus* range // *Evolution in the Sorex araneus group. Cytogenetic and molecular aspects*: ISACC Fourth Intern. Meeting "(Uppsala, August 22–26, 1996).- Uppsala, 1996a. — P. 13.
- Zagorodnyuk I. V. Sibling species of mice from Eastern Europe: taxonomy, diagnostics and distribution // *Доп. НАН України*. — 1996b. — № 12. — P. 166–173.
- Zagorodnyuk I. V. Horseshoe Bats (Rhinolophidae) in Ukraine: preliminary results of first special study // *Proceed. First Intern. Conf. on the Carpathian bats*. — Krakow, 1997. — (in press).
- Zagorodnyuk I., Godovanets B., Pokynchereda V., Kyseliuk A. Taxonomic diversity of birds and mammals in the Carpathian Biosphere Reserve: a comparison of previous and new data // *Methods of monitoring of nature in the Carpathian national parks and protected areas: Proceed. Intern. Conf. "ACANAP-1995"*. — Rakhiv: Carpathian biosphere reserve, 1995. — P. 119–130.
- Zagorodnyuk I., Masing M., Peskov V. Sibling-species of common voles in Estonia // *Eesti loodus*. — Tartu, 1991. — N 11. — P. 674–678.
- Zagorodnyuk I., Peskov V. Morphological variability, taxonomy and biogeography of East European water voles, Genus *Arvicola* // *Z. Säugetierk.* — 1994. — 59 (suppl.). — S. 51–52.
- Zagorodnyuk I. V., Zima J. *Microtus tatricus* (Kratochvil, 1952) in the Eastern Carpathians: cytogenetic evidence // *Folia Zool. (Brno)*. — 1992. — 41, № 2. — 123–126.

КРАСНАЯ КНИГА УКРАИНЫ

Новые встречи "краснокнижных" видов птиц в Киевской области в 1994–1998 г. [New Records of Ukrainian Red Data Book Species of Birds in Kiev Region in 1994–1998]. — *Bucephala clangula*: около 400 особей, 22.01.1995, Новоукраинка, полынья вблизи ТЭЦ; около 580 особей, 12.03.1994, около 400 особей, 30.03.1996, около 85 особей 14.02.1998 — Киев, русло Днепра от Московского моста до устья Десны (по всей видимости, птицы концентрируются здесь из-за отсутствия льда, что обусловлено колебаниями уровня воды ниже Киевской ГЭС. В это же время Десна, например, еще покрыта льдом); 8 особей, 12.03.1994, Киев, Русановская протока; 1 особь, 20.04.1996, пойма Десны в окр. с. Нижча Дубечня. *Pandion haliaetus*: 1 особь, 14.04.1996, окр. Киева, рыбхоз "Нивка". *Circus gallicus*: 1 особь, 05.1995, 1 особь, 05.1997, Киев, рыбхоз "Нивка", неоднократно отмечалась кормящаяся птица; 2 особи, 05.1995, Киевская обл., Фастовский р-н, окр. с. Ярошинка, неоднократно наблюдалась пара птиц. *Haliaeetus albicilla*: 1 особь, 22.01.1995, Новоукраинка, полынья вблизи ТЭЦ; 1 особь, 20.01.1996, окр. Киева, в месте впадения канала Бортнической оросительной системы в Днепр; 1 особь, 25.01.97, окр. Киева, Конча-Заспа, птица держалась вблизи гнезда, расположенного на болоте в труднодоступном месте; 1 особь, 26.01.1997, Киев, Труханов остров. *Grus grus*: 34 особи, 20.04.1996, пойма Десны в окр. с. Нижча Дубечня. *Haematopus ostralegus*: 1 особь, 11.06.1995, Киев, Осокорки, карьер. *Lanius excubitor*: 1 особь, 20.10.1994, Киев, рыбхоз "Нивка"; 1 особь, 20.01.1996, окр. Киева, ур. "Конча-Заспа", пойма Днепра; 2 особи, 30.03.1996, окр. с. Погребы, пойма Десны; 1 особь, 23.01.1998, окр. с. Пуховка, пойма Десны. — В. А. Костюшин (Институт зоологии НАН Украины, Киев).

СТРАТЕГИЯ СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ КРЫМА. МЕЖДУНАРОДНЫЙ РАБОЧИЙ СЕМИНАР В ГУРЗУФЕ

10–15 ноября 1997 г. в Гурзуфе проходил международный рабочий семинар "Оценка потребностей в области сохранения биоразнообразия Крыма", организованный консорциумом BSP (Biodiversity Support Program) в рамках его региональной "Программы содействия сохранению биоразнообразия в Украине" при финансовой поддержке Агентства Международного Развития США. В работе семинара участвовали ученые Крыма и представители крупных научных учреждений Украины (Института ботаники, Института зоологии, Азово-Черноморской орнитологической станции и др.), проводившие свои исследования в Крыму, представители заповедников, крымских и центральных государственных структур, общественных природоохранных организаций, хозяйственных структур Крыма, другие заинтересованные лица, а от BSP — исполнительный директор Кэтрин Сэтерсон (Kathryn A. Satterson), менеджер Брюс Лити (Bruce H. Leighty) и руководитель программы в Украине Т. Р. Захарченко. Научно-организационную подготовку семинара и его материалов возглавил В. А. Боков. Семинар прошел на очень высоком профессиональном уровне — как в научном, так и в других отношениях. Его отличала большая интенсивность работы, четкость ведения заседаний, прекрасное качество английских переводов, доброжелательная атмосфера и нацеленность на конкретный результат.

Цель семинара — оценка современного состояния и степени изученности биоразнообразия Крыма, выявление приоритетных природоохранных проблем и путей их решения, метод — открытое, демократическое и активное обсуждение проблем сохранения биоразнообразия представителями различных ведомств и точек зрения. Конечным результатом инициатив BSP в Крыму должна стать подготовка Плана действий (Стратегии) по сохранению биоразнообразия этого региона.

Работа семинара была построена следующим образом (состояла из таких этапов):

1). Обсуждение географического (зональность, региональность, ландшафтная дифференциация) аспекта сохранения биоразнообразия: выбор базовой карты и определение достаточного (для задач сохранения биоразнообразия) уровня в выделении физико-географических единиц. Определение территорий с максимальным видовым богатством, максимальным эндемизмом, а также территорий, представляющих собой местообитания (habitats), важные для поддержания отдельных групп животных (например, птиц во время миграций). Специалистами по различным группам животных и растений такие территории были нанесены на карты, наложение которых (по сути ГИС вручную) позволило выделить территории с наиболее ценным биоразнообразием. При этом было произведено ранжирование территорий по степени их ценности и выделены 4 категории. Эта работа была проведена за день до официального открытия семинара, и критерии выделения территорий, частные и общая карты были позже вынесены на общее обсуждение.

2). Презентация докладов (более 20), задачей которых была оценка современного состояния биоразнообразия Крыма по основным таксономическим группам организмов и сообществам, оценка биологических ресурсов и ландшафтного разнообразия, анализ состояния и перспектив развития природно-заповедного фонда, рассмотрение социально-экономических аспектов сохранения биоразнообразия Крыма. Эта часть семинара была подкреплена выпущенным к его началу сборником (Биоразнообразие Крыма: оценка и потребности сохранения / Под ред. В. В. Корженевского, В. А. Бокова, А. И. Дулицкого. - Biodiversity Support Program, 1997. - 131 с), куда вошло подавляющее большинство заслушанных на семинаре докладов. Далее работа проходила поочередно то в группах, то путем общего обсуждения выработанных в группах подходов.

3). Анализ ландшафтного и ценотического разнообразия Крыма, существующей сети территорий природно-заповедного фонда и выделенных в процессе первого этапа семинара наиболее ценных территорий с целью возможно более полного охвата типичных биогеоценозов и ландшафтов и соблюдения принципа репрезентативности.

4). Выявление угроз биоразнообразию (угрожающих факторов).

5). Систематизация выявленных угроз, выделение основных групп проблем, связанных с сохранением биоразнообразия, и рассмотрение путей их решения.

6). Определение приоритетных проблем и решений.

7). Составление сводных таблиц по выделенным территориям (сгруппированы по категориям и принятым географическим выделам) с информацией по следующим показателям: факторы, отрицательно влияющие на биоразнообразие конкретной территории, предлагаемые решения для его сохранения, необходимые конкретные действия, срочность этих действий, ведомства, учреждения и организации, которые должны нести ответственность за осуществление намеченных действий. Предполагается, что эти таблицы будут основой для выработки в дальнейшем Плана действий по сохранению биоразнообразия Крыма.

Примененная на семинаре схема работы в целом удачна, и аналогичный подход мог бы быть с успехом использован и при подготовке Плана действий (Стратегии) по сохранению биоразнообразия всей Украины. В рамках разработки такой Стратегии и при последующем ее воплощении Авто-

номная Республика Крым может служить хорошей моделью и обладает рядом преимуществ перед другими регионами Украины.

Это небольшая (в масштабах Украины), но и немалая территория (чуть меньше Бельгии или Нидерландов, больше Израиля или Кувейта), географически наиболее обособленный и целостный регион страны, с относительно самостоятельным управлением. В отношении ландшафтного и биологического разнообразия Крым, с одной стороны, характеризуется очень высокими показателями и уникален. С другой стороны, благодаря своей четко выраженной зональности и поясности он как бы сконцентрировал в себе многие особенности других регионов Украины. При этом некоторые зональные экосистемы (например, степные) сохранились в Крыму в относительно хорошем состоянии и при условии их заповедания могут служить эталоном общеевропейского значения. В хозяйственном отношении Крым достаточно разнообразен и отражает подавляющее большинство проблем, характерных для Украины в целом. Наконец, Крым традиционно был одной из самых изученных территорий СССР, его природа всесторонне изучалась как крымскими исследователями, так и учеными из крупнейших научных центров бывшего Советского Союза. В настоящее время в Крыму еще сохранился большой научный потенциал, и он действительно высок. В частности, в пределах Украины по числу квалифицированных биологов Крым уступает, вероятно, лишь Киеву. В Крыму имеется также большое число общественных природоохранных организаций и отдельных энтузиастов, желающих посвятить себя делу сохранения крымской природы. Перечисленные факторы, без сомнения, будут способствовать претворению в жизнь самых разных программ по сохранению биоразнообразия и рациональному природопользованию (разумеется, при условии разумного самоуправления, грамотной природоохранной политики и активности соответствующих государственных структур).

Следует помнить и о факторах, которые будут затруднять реализацию природоохранных программ. Среди них — дальнейшее развитие рекреации и туризма, проблемы, связанные с возвращением крымских татар (дополнительные застройка, распашка, перевыпас ряда территорий), а также специфика большинства экосистем Крыма (уязвимость, низкая устойчивость, малые размеры, фрагментарность), и все это — в сочетании с приватизацией земли. Однако ценность биологического и ландшафтного разнообразия, рекреационное, познавательное и эстетическое значение Крыма столь велики, что перечисленные отрицательные факторы не должны нас останавливать. Более того, эти факторы следует рассматривать как показатели неотложности природоохранных инициатив в Крыму. При этом некоторые из указанных факторов (например, развитие туризма) при разумных решениях могут успешно сочетаться с задачами сохранения биоразнообразия и быть существенным источником средств для природоохранных мероприятий.

Возвращаясь к исходной теме, выскажу уверенность, что публикация сборника, проведение семинара и последующая подготовка Плана действий будут способствовать интенсификации научных исследований, активизации общественных организаций и государственных структур, объединению всех заинтересованных крымских и общенациональных природоохранных сил для решения проблем сохранения биоразнообразия Крыма. Хочется также верить, что это поможет привлечь внимание международного сообщества к этому уникальному региону Украины.

Т. И. Котенко

РЕФЕРАТИ ОПУБЛІКОВАНИХ СТАТЕЙ

Ідея специфічності в біології (до питання методології біологічних досліджень). Ковтун М. Ф. — Обговорюється теза, що для ряду біологічних напрямків (особливо — біоморфологічних) методологія науки, яка побудована на концепціях типологізму, перестала бути продуктивною. Постулати типології в кінцевому результаті призводять до усереднення знань про об'єкти, позбавляючи їх специфічності та індивідуальності. В результаті в пізнанні, видимо, виробився певний переки в напрямку усереднених знань, завдаючи шкоди знанням конкретним, що відбилося на способі мислення та світогляді дослідників. Пропонується зруйнувати монополізм типології за допомогою альтернативних ідей і зокрема зосередити увагу на ідеї специфічності. **Ключові слова:** типологія, специфічність, індивідуальність, сутність, суттєві властивості.

Про еволюційний консерватизм життєвих циклів акантоцефалів і зв'язок цього явища з широким поширенням у них паратенічного паразитизму. Шарпило В. П., Корнюшин В. В., Лісичина О. І. — Наявність у акантоцефалів у порівнянні з іншими метаксенними групами гелмінтів лише двох життєвих циклів і занадто вузький таксономічний склад облігатних проміжних хазяїв, обмежений лише членистоногими, розглядається як еволюційний консерватизм циклів. Виходячи з особливостей їх формування (членистоногі — первинні хазяї, розвиток личинки в них до ювентильного стану), вважається, що глибока спеціалізація до членистоногих і ювенілізація личинки виключили можливість придбання акантоцефалами після освоєння ними хребетних як остаточних хазяїв ще одного, другого, проміжного хазяїна. Саме це стало на заваді можливої і, звичайно, еволюційно перспективної трансформації життєвих циклів у акантоцефалів, які назавжди залишилися диксенними. Здійснити ж широку гостальну експансію серед водних і наземних хребетних — остаточних хазяїв акантоцефалам вдалося не за рахунок різноманітності структури життєвих циклів, а в основному завдяки паратенічному паразитизму і паратенічним хазяям.

Ключові слова: акантоцефали, консервативність життєвих циклів, паратенічний паразитизм.

Походження та еволюція прикріпних органел у інфузорій (Ciliophora). Довгаль І. В. — Розглянуті різні форми тимчасового та постійного прикріплення у інфузорій, що живуть в умовах дії потоку води. Головними абіотичними факторами у таких випадках є гідродинамічні навантаження, в процесі адаптації до яких формувалися різноманітні прикріпні органи. Представники різних таксонів ціліат незалежно переходили до сидячого образу життя. При цьому вони підпадали дії схожого комплексу факторів та виробляли аналогічні пристосування. Відповідно, подібні і етапи еволюції прикріпних органел у інфузорій: 1) факультативне прикріплення (тигмотаксис); 2) секреція клейких речовин; 3) збільшення площі прикріплення; 4) підйом над субстратом — утворення прикріпних органел (ніжок, стебел); 5) утворення структур, що захищають зону з'єднання стебла та зооїда.

Ключові слова: інфузорії, прикріпні органи, еволюція.

Нові види мікроспоридій кровосисних комарів північних областей України. Ключицький П. Я. — З використанням методів світлової та електронної мікроскопії діагностовано 6 видів мікроспоридій родів *Parathelohania* і *Amblyospora* із 7 видів комарів родів Три види: *P. detinovae* із *A. maculipennis*, *P. issiae* із *A. claviger* та *A. theophanica* із *A. annulipes* описані як нові. Одноядерні спори *P. detinovae* sp. n.: 5,0–6,0 x 3,2–3,6 мкм (живі), полярoplast пластинчастий; полярна трубка анізофілярна, утворює 6–8 кілець, з яких 2 формують базальний відділ. Одноядерні спори *P. issiae* sp. n.: 4,8–5,0 x 2,8–3,8 мкм (живі), полярoplast пластинчастий; полярна трубка анізофілярна, утворює 5 (5–6) кілець, з яких 3 (2–3) формують базальний відділ. Одноядерні спори *A. theophanica* sp. n.: 6,0–6,8 x 4,45,0 мкм (живі), формуються у 8 спорівих пухирцях. Споріві пухирці містять трубчасті та волокнисті включення. Мукокалікс відсутній. Екзоспора тонша за ендоспору. Полярoplast пластинчастий. Анізофілярна полярна трубка утворює в спорі 8 (7,5–8) кілець, з яких 4 формують базальний відділ. Мікроспоридії *A. exserci* із *A. c.cinereus*, *A. punctor* із *A. punctor* і *A. c. cinereus* та *A. inimica* із *A. c. caspius* — уперше знайдені на території України.

Ключові слова: нові види, мікроспоридії, *Parathelohania*, *Amblyospora*, кровосисні комарі, Україна.

Паразитичні нематоди тропічних мегаскоlecидних дощових черв'яків *Pheretima leucocirca* з Національного Парку Ба Ві у В'єтнамі. Спірідонов С. Е., Іванова Є. С. — Представники деяких родів дрилонематидних та теластоматидних нематод, включаючи один новий вид роду *Iponema*, два нових види роду *Homungella*, два нових види роду *Siconema*, один новий вид роду *Travassosinema* та один новий вид *Posterovulva*, описано з порожнини тіла та просвіту кишечника тропічних дощових черв'яків, зібраних на горі Ба Ві біля Ханюу у В'єтнамі.

Ключові слова: дрилонематиди, теластоматиди, дощові черв'яки, В'єтнам.

Дві нові триби та основні результати ревізії кліщів-фітосейд Палеарктики (Phytoseiidae, Parasitiformes) з концепцією системи родини. Колодочка Л. А. — Встановлені дві нові триби кліщів-фітосейд: Kampimodromini Kolodochka trib. n. та Anthoseiini Kolodochka, trib. n. на основі авторської концепції системи родини. У скороченому вигляді подано результати ревізії фітосейд Палеарктики, яку на відміну від раніш відомих здійснено з послідовним застосуванням хетологічного аналізу при встановленні меж рецентних таксонів різного рангу. В основу такого підходу покладено пріоритет однотиповості топографії щетинок з урахуванням їх гомології у членів одного таксона. За критерій природності родового таксону вибрано добре відоме положення (Майр, 1971) про те, що види одного роду походять від одного предкового виду і за цих обставин здійснюють взаємодію із середовищем на близькоспорідненій генетичній основі. Це обумовлює значний збіг в особливостях екологічних адаптацій видів, які цей рід складають, що в більшості випадків знайшло відображення в подібності спеціалізації їх морфологічних рис і служить надійним критерієм природності родового таксону.

Ключові слова: кліщі-фітосейди, Палеарктика, ревізія, триби.

Попелиці роду *Brachycaudus* (Homoptera, Aphididae) в Східній Європі. Повідомлення І. Андреев О. В., Мамонтова В. О. — На матеріалі колекцій провідних зоологічних установ Європи зроблений огляд 32 видів роду *Brachycaudus* Goot фауни Східної Європи, наведено дані з систематики, поширення, рослин-хазяїв попелиць, а також деякі еколого-фауністичні спостереження за найпоширенішими та найбільш поліморфними видами.

Ключові слова: попелиці, Aphididae, *Brachycaudus*, Східна Європа, огляд видів.

Біозональна мікротеріологічна схема (стратиграфічний розподіл дрібних ссавців — Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) неогену північної частини Східного Паратетику. Топачевський В. О., Несін В. А., Топачевський І. В. — В роботі подано біозональну схему Східної Європи та результати аналізу досліджень історії розвитку, розповсюдження міоцен-пліоценових дрібних ссавців (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) із більш ніж п'ятидесяти місцезнаходжень викопних рештків фауни, в основному з території України.

Ключові слова: дрібні ссавці, неоген, біостратиграфія, Україна.

Значення анатомічних ознак для реконструкції філогенетичних зв'язків видів роду *Pisidium* s. l. (Mollusca, Bivalvia) фауни Палеарктики. Корнюшин О. В. — Вивчення анатомії дрібних двостулкових моллюсків, що традиційно відносяться до роду *Pisidium*, виявило нові ознаки, важливі для таксономії та філогенії. Визначені плезіоморфні та апоморфні стани цих ознак. Сінапоморфії за анатомічними ознаками підтверджують монофілію деяких угруповань, встановлених за конхологічними ознаками, та виявляють невідому раніше спорідненість між видами.

Ключові слова: анатомія, *Pisidium*, філогенія, Палеарктика.

Гомеоморфія: суть явища та його значення для систематики і філогенетики (на прикладі червоногих моллюсків). Анистратенко В. В. — Явище гомеоморфії розглядається як результат конвергентного або паралельного розвитку морфологічно схожих форм, які належать до систематично необов'язково споріднених груп. Обговорюються зміст терміну, його тлумачення різними авторами та зв'язок з поняттями конвергенція, паралелізм і дивергенція. Наводяться приклади, які показують, що це явище — одна із основних об'єктивних причин серйозних утруднень як в систематиці, так і в філогенетичних реконструкціях конкретних груп. Широке розповсюдження гомеоморфії пояснюється багаторазовим і незалежним формуванням та наступним "тиражуванням" оптимальних за даних умов розвитку шаблонів форми та розмірів організмів. Запропоновано пояснення причини багаточисельності гомеоморф в межах деяких груп тварин, яке сформульовано у вигляді *принципу процвітання "середніх"*: на всіх етапах еволюції великих таксонів процвітають середні за рівнем організації групи їх форм.

Ключові слова: Mollusca, Gastropoda, гомеоморфія, конвергенція, паралелізм, дивергенція, розвиток, схожість, спорідненість, систематика, філогенія, еволюція, палеонтологія.

Ультраструктура *Neoperezia chironomi* (Microspora, Thelohaniidae), знайдених в личинках *Chironomus plumosus* з Польщі. Віта І., Овчаренко М. О., Джешук У. — На основі даних ультраструктури зроблено опис мікроспоридії *N. chironomi* з водойм Польщі. Присутність диплокаріотичних меронтів та двоспорова спорогонія є характерними для описуваного виду. Одноядерні споробласти та спори знаходились всередині спорофорного пухирця. Фіксовані спори мали розміри 4,0 (3,8–4,2) x 2,5 (2,3–2,8) мкм. Поляропласт пластинчастий. Полярний філамент ізопільярного типу у вигляді 2–4-шарової спіралі, складеної з 24–28 кілець. Матеріал з Польщі порівнюється з першоописом *N. chironomi*.

Ключові слова: мікроспоридія, *Neoperezia chironomi*, *Chironomus plumosus*, личинка, ультраструктура.

Панцирні кліщі (Sarcoptiformes, Oribatei) західного узбережжя Таймиру. Гришина Л. Г., Бабенко А. Б., Чернов Ю. І. — Матеріал зібрано на південному кордоні арктичної та північному типової тундри. Виявлено 39 видів із 13 родин. Найбільш представлені дрібні примітивні форми. Вперше для фауни Росії зареєстровано *Liochthonius leptaleus* Moritz, *L. ohnischii* Chinone, *Brachychthonius pius* Moritz.

Ключові слова: орибатида, тундра, фауна, еврїзональні.

Аналіз репродуктивної спроможності медичної п'явки (*Hirudo medicinalis*), що розводиться в лабораторних умовах. Утевська О. М. — Було вивчено такі репродуктивні характеристики медичної п'явки, що розводилася в лабораторних умовах: кількість коконів, що відкладається, кількість молодих особин у коконах, вага молодих особин при народженні, збільшення ваги після першого годування, смертність молодих особин на протязі перших 6 місяців життя. Було виявлено негативну кореляцію між кількістю молодих п'явок у коконі та їх вагою, а також позитивну кореляцію між вагою молодих особин при народженні та збільшенням ваги після годування. Не виявлено кореляційних зв'язків між кількістю відкладених окремими п'явками коконів та кількістю молодих особин в цих коконах, а також між вагою при народженні та смертністю на протязі перших 6 місяців життя.

Ключові слова: *Hirudo medicinalis*, репродуктивна спроможність.

Новий вид туруна роду *Leistus* (Coleoptera, Carabidae) з Північного Таджикистану. Пучков О. В., Долін В. Г. — Описано та ілюстровано новий вид роду *Leistus* з підроду *Pogonophorus* близького до *L. (P.) relictus* Sem., 1900, від якого відрізняється більш витягнутими та вузькими надкрилами, менш сплюсненими спереду у 1–4 проміжок та за формою передньогрудей.

Ключові слова: твердокрилі, туруни, *Pogonophorus*, *Leistus*, новий вид, Таджикистан.

Ключі до визначення вищих таксонів звірів України і суміжних країн та принципи їх побудови. Загороднюк І. В. — Особливістю запропонованих таблиць є їх максимально можлива відповідність сучасним класифікаціям, мінімізований шлях виходу на кінцеві таксони, можливість ідентифікації проміжних таксонів, використання тріади екстер'єрних, краніологічних та одонтологічних ознак.

Ключові слова: діагностика, ссавці, вищі таксони, Східна Європа.

The Biodiversity Conservation Strategy in the Crimea. 1. The International Workshop in Gurzuf. Kotenko T.I. — The Strategy preparation activities within the workshop in Gurzuf have been analysed, the Crimea being assessed as a very perspective region for implementation of biodiversity conservation programs.

Key words: biodiversity, conservation, Crimea.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

ПОДГОТОВКА РУКОПИСИ

1. «Вестник зоологии» публикует оригинальные статьи по всем основным разделам зоологии, исключая списки видов (фаунистические, аннотированные), каталоги, работы узкоприкладного характера, а также работы, посвященные лабораторным или домашним животным.
2. Статьи публикуются на украинском, русском, английском, немецком и французском языках. Желательно, чтобы текст рукописи был тщательно выверен — это значительно ускорит редакционную подготовку статьи.
3. Все рукописи рассматриваются редакционной коллегией и рецензируются. Редакция сохраняет за собой право вносить в текст необходимые изменения.
4. Рукопись предоставляется в 2-х экземплярах. Объем рукописи не должен превышать 25 страниц, заметок — 1 страницы текста формата А4, включая иллюстративный материал и список литературы. Текст должен быть распечатан через два интервала, не более 2000 знаков на странице.
5. Следует пользоваться единицами метрической системы мер, а для температуры — градусами по шкале Цельсия или Кельвина.
6. Рекомендуется следующее оформление текста рукописи:
 - a. УДК.
 - b. Название статьи.
 - c. Инициалы и фамилия автора (-ов).
 - d. Полное официальное название учреждения и его почтовый адрес для каждого из авторов.
 - e. Резюме на английском и русском языках (авторам из Украины — также на украинском языке), не более 200 слов, содержащее краткое изложение предмета исследований, результатов и выводов.
 - f. Ключевые слова на английском и русском языках (авторам из Украины — также на украинском языке).
 - g. Собственно текст статьи (вступление, материалы, методы, результаты, обсуждение, выводы и пр.).
 - h. Список цитированной литературы.
 - i. Таблицы и заголовки к ним на двух языках, в том числе — английском.
 - j. Рисунки и подписи к ним на двух языках, в том числе — английском.
 - k. Контактный телефон первого автора и адрес электронной почты.

Во всех случаях образцом оформления рукописи могут служить последние выпуски журнала. Рукописи, которые не отвечают приведенным правилам, могут быть отклонены.

7. Текст рукописи должен быть достаточно контрастным (пригодным для чтения) и без рукописных исправлений.
8. Не переносите слова и не используйте выравнивания текста по правому краю. Не выделяйте заголовки, фамилии и цитаты заглавными буквами. Латинские названия родов и видов должны быть подчеркнуты или выделены курсивом.
9. Первое упоминание любого названия организма должно сопровождаться полным научным (латинским) названием с указанием автора и года опубликования (*Musca domestica* Linnaeus, 1758); при следующем упоминании фамилия автора и год не приводятся, а название рода дается сокращенно (*M. domestica*).
10. Рекомендуется кодировать символы с а м ц а и с а м к и, соответственно, как “#” и “\$”; де - ф и с — как одно тире (минус на клавиатуре: “-”); т и р е — как два тире подряд (два минуса на клавиатуре: “--”).
11. Буквы с диакритическими знаками, которые не входят в стандартные наборы западноевропейских шрифтов (румынские, венгерские, славянские и т. п.), также желательно кодировать; список символов, которыми закодированы буквы, необходимо прилагать отдельно.
12. В статьях, написанных на английском языке, географические названия и собственные имена, которые происходят от армянского, греческого, грузинского, китайского, украинского и других языков, не использующих латинский алфавит, следует давать в транскрипции (а не в переводе) и в транслитерации, принятой в «*The Times Atlas of the World*». Названия единиц административного подчинения также следует приводить в транскрипции, принятой в этом атласе.
13. Авторы должны следовать требованиям Международного кодекса зоологической номенклатуры, или придерживаться номенклатуры, принятой в более поздних каталогах, ревизиях и справочниках, с обязательной ссылкой на источник.
14. Перечень изученного материала желательно подавать по следующей схеме:
 М а т е р и а л : Голотип #, Туркменистан, Бадхызский зап., 600 м, 16.04.1984 (Иванов). Паратипы: 2 #, \$, там же (Иванов); 2 #, 3 \$, Туркменистан, Кара-Кала, окраины, 500 м, 24.05.1996 (Петров); #, “Turkestan, Marakanda, 34”. Голотип хранится в Зоологическом Институте Рос-

сийской Академии Наук, Санкт-Петербург. Паратипы хранятся в указанном учреждении и в Институте зоологии им. И.И.Шмальгаузена Национальной Академии Наук Украины, Киев. Дополнительный материал: 4 #, Украина, Боярка возле Киева, 12.05.1984 (Петров) (DEI, ИЗШК).

15. Сокращения названий учреждений-депозитариев должны быть расшифрованы во вступлении или в разделе «Материалы и методика». Рекомендуется следующее сокращение названия Института зоологии им. Шмальгаузена Национальной Академии Наук Украины в Киеве — ИЗШК (украинское), ИЗШК (русское), SIZK (английское).
16. Рекомендуется дать объяснение происхождения нового названия организма в разделе «Этимология».

ТАБЛИЦЫ

1. Таблицы следует представлять отдельно от текста, каждую — на листе формата А4. Не следует расчерчивать столбцы таблицы вертикальными линиями, можно увеличить пробелы между ними.
2. Следует избегать подачи многостраничных таблиц, большие по объему данные предпочтительнее разделить между несколькими таблицами.
3. Таблицы должны быть пронумерованы арабскими цифрами согласно очередности ссылки на них в тексте. Место в тексте, куда, по мнению автора необходимо вставить таблицу, можно пометить карандашом на полях рукописи.
4. Таблице должен предшествовать заголовок, раскрывающий ее содержание — «Таблица 10. Численность ...».
5. Подзаголовки столбцов должны быть максимально краткими и информативными. Единицы измерения указываются после запятой — «Длина тела, мм».
6. Все дополнительные объяснения, являющиеся, по мнению автора необходимыми для понимания таблицы, следует давать под нею.

ИЛЛЮСТРАЦИИ

1. Иллюстрации (рисунки и фотографии) следует подавать отдельно от текста на листах формата А4. Вместе с оригиналом прилагаются две качественные ксерокопии каждой иллюстрации.
2. Следует помнить, что иллюстрации размером более 135×200 мм будут воспроизведены с уменьшением.
3. Иллюстрации должны быть пронумерованы арабскими цифрами согласно очередности ссылки на них в тексте. Место в тексте, где, по мнению автора должна быть вставлена иллюстрация, можно пометить карандашом на полях рукописи.
4. Рисунки должны быть выполнены черной тушью на белой чертежной бумаге или кальке. Обозначения на рисунке, если они есть, следует делать мягким карандашом.
5. Фотографии должны быть качественными — контрастными, на матовой бумаге.
6. Если иллюстрация состоит из фотографий и рисунков, то их можно смонтировать вместе на одном листе.
7. К каждой иллюстрации отдельно на листе прилагается подпись, раскрывающая ее содержание — «Рис. 12. Особенности строения...». Если иллюстрация содержит дополнительные обозначения, их следует расшифровать после подписи: «Рис. 20. Особенности строения ...: 1 — общий вид; 2 — голова (а — клипеус; б — саливарная щель)».
8. На обратной стороне иллюстраций указывается ее номер, фамилия автора, стрелкой «Вверх» — верхний край иллюстрации, а также ее возможное уменьшение.
9. Иллюстрации авторам не возвращаются.

ЦИТИРОВАНИЕ ЛИТЕРАТУРЫ

1. В тексте статьи ссылка на источник может быть с инициалами автора, тогда только год указывается в круглых скобках — А. А. Иванов (1970а, 1970б), или без инициалов, тогда и фамилия автора, и год приводятся в скобках — (Иванов, 1970в, 1970г).
2. Приведение цитаты (в кавычках) должно сопровождаться указанием в ссылке и номера страницы — А. А. Иванов (1970д, с.45), или (Иванов, 1970е, с.15).
3. Если необходимо, в ссылке можно указать также номер таблицы, фотографии или рисунка, например, (Иванов, 1970ж, табл. 10, рис. 1).
4. Сборники, методические рекомендации и другие издания, не имеющие авторов, должны цитироваться под своим названием, так, как они приведены в списке литературы — (Методические рекомендации ... , 1980).
5. В тексте допускаются ссылки лишь на источники, приведенные в списке литературы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. В список литературы могут быть включены только работы, цитированные в тексте.
2. Работы должны быть расположены в алфавитном порядке фамилий авторов (вначале кириллицей, а затем латиницей).
3. Работы одного автора приводятся в хронологическом порядке.
4. Фамилию и инициалы автора в списке литературы следует подчеркнуть или *выделить курсивом*.
5. В списке литературы надлежит придерживаться такой последовательности и пунктуации:

a. Для периодических изданий

Фамилия и инициалы автора (-ов). Название статьи // Название журнала <в сокращении, принятым "World List..." или полностью>. — Год. — Том, номер или выпуск <если необходимо>. — С. 00—00.

Heran J. A contribution to the problem of relative size in vertebrate morphology // *Vest.Cs.spol.Zool.* — 1979. — **43**, N1. — P. 22—29.

b. Для книг

Фамилия и инициалы автора (-ов). Название полностью. — Издание <если необходимо>. — Место издания <полностью>: Издательство, год. — Количество страниц. (Дополнительные сведения, например, серия изданий или язык работы.)

De Lattin G. Grundriss der Zoogeographie. — Stuttgart : Gustav Fischer Vig., 1967. — 602 S.

Schwarti S. S. Ecological regularities of evolution. — Moscow : Nauka, 1982. — 278 p. [In Russian].

c. Для раздела в коллективной монографии

Фамилия и инициалы автора (-ов). Название раздела полностью / Фамилии и инициалы авторов (редакторов). Название книги полностью. — Место издания: Издательство, год. — С. 00—00.

Fiedler K. Associations of lycaenid butterflies with ants in Turkey / *Hesselbarth G., van Oorschot H., Wagener S.* Die Tagfalter der Tbrkei. — Bocholt: Vig. S. Wagener, 1996. — P. 437—450.

d. Для материалов симпозиумов, сборников статей

Фамилия и инициалы автора (-ов). Название статьи полностью // Фамилии и инициалы редакторов. Название сборника полностью: (Место и дата проведения симпозиума) — Место издания: Издательство, год. — С.00—00. (Дополнительные сведения)

Manton S. Functional morphology and taxonomic problems of Arthropoda / *Cain A. J.* Function and taxonomic importance. — London: The Systematics Association, 1959. — P. 23-32. (Systematics Association publication no.3).

6. За точность ссылок и полноту списка литературы отвечает автор.

ПРЕДСТАВЛЕНИЕ РУКОПИСИ В ЭЛЕКТРОННОЙ ФОРМЕ

1. Текст рукописи, таблицы и иллюстрации могут быть дополнительно представлены в виде файлов (одного или нескольких) на дискетах 3,5" или 5,25"; что значительно ускорит и облегчит публикацию статьи.
2. Следует указать текстовый (табличный или графический) редактор, в котором подготовлен текст (таблицы или иллюстрации) — Лексикон, MS Word for Windows (2.0, 6.0—8.0), Word Perfect, Adobe Photoshop, Corel Photo-Paint, MS Excel и др.
3. Таблицы, подготовленные в текстовом редакторе Лексикон, редакцией не принимаются
4. Распечатка текста статьи должна быть идентичной тексту в файлах. Дискеты не возвращаются.

ОТТИСКИ

Автору (или первому соавтору) бесплатно предоставляется 10 оттисков статьи.

АДРЕС ДЛЯ КОРРЕСПОНДЕНЦИИ

Всю корреспонденцию по вопросам публикации в журнале следует направлять по адресу: Украина 252601, ГСП, Киев-30, ул. Б. Хмельницкого 15, Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, редакция журнала «Вестник зоологии» или по электронной почте: E-mail: vestnik@iz.freenet.kiev.ua

ОГОЛОШЕННЯ

Головне управління національних природних парків і заповідної справи Мінкобезпеки України оголошує конкурс наукових проектів на виконання постанови Кабінету Міністрів України від 12 листопада 1997 р. № 1259 "Про вдосконалення державного управління заповідною справою в Україні". Метою конкурсу є підтримка заповідної науки, насамперед в установах природно-заповідного фонду. Наукові проекти мають бути спрямовані на забезпечення розвитку заповідної справи з основних напрямів науково-дослідних робіт, затверджених даною постановою.

В 1998 р. буде сформовано реєстр запитів і визначено обсяги фінансування наукових проектів з державного бюджету на 1999–2000 р. Запити необхідно подавати за такою формою:

1. Назва проекту.
2. Повна адреса подавача заявки та форма власності (державна, приватна та інша для організації).
3. Відомості про авторів проекту.
4. Мета та обґрунтування проекту (обґрунтування конкретної наукової чи прикладної проблеми, яка буде вирішена повністю чи частково в результаті цього впровадження).
5. Загальна вартість проекту та джерела фінансування витрат. Кошторис витрат, які будуть фінансуватись із Державного бюджету.
6. Графік виконання і реалізації проекту.
7. Природоохоронний ефект.
8. Ступінь зв'язку проекту з іншими діями, які спрямовані на охорону довкілля.
9. Ступінь масштабності поставлених завдань (місцевого, регіонального, загальнодержавного, міжнародного значення).
10. Якщо проект вже виконується, то ступінь його готовності.
11. Економічна ефективність, термін окупності проекту.
12. Коротка оцінка науково-технічного рівня проекту (чи має аналоги в Україні, за кордоном, модифікація існуючих аналогів, порівняння з аналогами за вартістю і технічними показниками).
13. Основні 5 публікацій (монографії, методики, статті) за темою проекту або загалом у галузі заповідної справи.
14. Назва організації, яка здійснюватиме освоєння коштів.
15. Декларація про те, що вищезазначена інформація достовірна.

Наукові проекти необхідно надсилати за адресою:
252014, м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1, корпус № 2, Головне управління національних природних парків і заповідної справи.

Телефон для довідок: (044) 295-26-47.

Останній термін прийняття матеріалів: 30 червня 1998 р.

Уважаемые коллеги!

С 1998 г. журнал открывает новую рубрику — "Красная книга Украины", в которой будут публиковаться материалы о животных, занесенных в Красную книгу Украины.

Принимаются короткие сообщения (заметки) до 1 стр. машинописного текста, распечатанного через 2 интервала. Сообщение должно включать заглавие, собственно текст заметки, фамилию автора(ов) и перевод на английский язык заглавия и фамилии автора(ов).

Одновременно в 1998 г. предполагается издание отдельного выпуска журнала, целиком посвященного охраняемым видам, в который будут включены как результаты оригинальных исследований, так и региональные или тематические обзоры.

Ориентировочный срок формирования отдельного выпуска — октябрь 1998 г.

Всю корреспонденцию следует высылать на адрес редакции с пометкой — "Красная книга".

Contents

Page

- KOVTUN M. F. The Idea of Peculiarity in Biology (on the Methodology of Biological Study). 3-11

Evolution and Phylogeny

- SHARPILO V. P., KORNUSHIN V. V., LISITSINA O. I. Evolutionary conservatism of the Life cycles of Acanthocephalans and its Connection with the Wide Distribution of Paratenic Parasitism. 12-17
- DOVGAL I. V. The Origin and Evolution of the Adhesive Organelles in Infusoria (Ciliophora). 18-29

Fauna and Systematics

- KILOZYCKI P. JA. New Microsporidian Species of the Blood sucking Mosquitoes from the Northern Ukraine. 30-39
- SPIRIDONOV S. E., IVANOVA E. S. Parasitic Nematodes of Tropical Megasclecid Earthworm *Pheretima leucocirca* from Ba Vi National Park in Viet Nam. 40-50
- KOLODOCHKA L. A. Two New Tribes and The Main Results of A Revision of Palearctic Phytoseiid Mites (Parasitiformes, Phytoseiidae) with The Family System Concept. 51-63
- ANDREEV A. V., MAMONTOVA V. A. Aphids of the Genus *Brachycaudus* (Homoptera, Aphididae) in the Eastern Europe. Communication 1. 64-75
- TOPATCHEVSKY V. A., NESIN V. A., TOPATCHEVSKY I. V. Biozonal Microtheriological Schema (Stratigraphic Distribution of Small Mammals — Insectivora, Lagomorpha, Rodentia) of the Neogene of the Northern Part of the East Parathetis. 76-87

Morphology

- KORNIUSHIN A. V. Evaluation of anatomical characters and their applicability for reconstructing phylogenetic relationships in the Palearctic species of *Pisidium* s. l. (Mollusca, Bivalvia). 88-97
- ANISTRATENKO V. V. Homeomorphy: the essence of phenomena and its significance for systematics and phylogeny (Gastropods as a model). 98-107

Short Communications

- WITA I., OVCHARENKO M. O., DZIESZUK U. Ultrastructure of *Neoperezia chironomi* (Microspora, Thelohaniidae) from *Chironomus plumosus* Larvae Found in Poland. 108-115
- GRISHINA L. G., BABENKO A. B., CHERNOV YU. The Oribatid Mites (Sarcoptiformes, Oribatei) of Taimyr Peninsula Western Coast. —I. 116-118
- UTEVSKAYA O. M. Analysis of Reproductive Ability of the Medicinal Leech (*Hirudo medicinalis*) Bred under Laboratory Conditions. 119-122
- PUTSCHKOW A. W., DOLIN W. G. New *Leistus*-species (Coleoptera, Carabidae) from North Tadzhikistan.. 123-125

Methods

- ZAGORODNYUK I. V. Keys to Higher Mammal Taxa from Ukraine and Adjacent Regions and the Principles of their Creation. 126-150
- KOTENKO T.I. The Biodiversity Conservation Strategy in the Crimea. I. The International Workshop in Gurzuf. 151-152

Notes

- KYSELYUK O. I., KOSILO R. D., TOROUS B. V. New Records of the Wild Cat (*Felis sylvestris* Schr) in the East Carpathian Region. 50
- NAGLOV V. A. *Ixodes apronophorus* Schulze, 1924 (Acarina, Ixodidae) in Kharkov Region. 118
- KOSTIUSHIN V. A. New Records of Ukrainian Red Data Book Species of Birds in Kiev Region in 1994–1998. 150

National Academy of Sciences of Ukraine
 Schmalhausen Institute of Zoology
 Vul. B. Khmelnyts'kogo, 15
 Kyiv-30, MSP, UA-252601, Ukraine

Индекс 74084