

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

3

май-июнь  
may-june

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), Daniel FROST (New York, USA), Mikhail F. KOVTUN (Kyiv, Ukraine),

George MELIKA (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 Counsil

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),

Yuvenaly P. ZAICEV (Odessa, Ukraine)

## Научные редакторы Scientific Editors

Vadim V. KORNYUSHIN, 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  
высыпать по адресу:

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

Украина, 252601, ГСП, Киев-30,  
ул. Б. Хмельницкого, 15

Vestnik zoologii

Schmalhausen Institute of Zoology

Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины  
Редакция журнала "Вестник зоологии"

Vul. B. Khmelnits'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 Referativnyj Zhurnal

© 1998 The Schmalhausen Institute of Zoology, Kyiv

Регистрационное свидетельство КВ № 2439 от 20.02.1997

<http://www.icfcst.kiev.ua/siz/vz.htm>

# 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 № 3

май-июнь 1998

## СОДЕРЖАНИЕ

### Фауна и систематика

- КОРНЮШИН А. В. Заметки об анатомии некоторых тропических видов *Sphaerium* s. (Mollusca, Bivalvia) с ревизией их таксономического статуса 3–12 ·  
КЛИМОВ П. Б. К познанию акаридных клещей рода *Schwiebea* (Acariformes, Acaridae) Дальнего Востока с замечаниями по систематике рода 13–30 ·  
МАНИЛО В. В. Особенности кариотипов некоторых видов семейства Gekkonidae (Sauria, Reptilia). Сообщение 3. Род *Tenuidactylus* 31–37

### Морфология

- МАЖУГА П. М. Источники трофики и структурного восполнения хрящевого покрова в синовиальных суставах у представителей низших и высших позвоночных 38–48 ·  
АКУЛЕНКО Н. М. Топография и структура скоплений пигмент-содержащих клеток в печени лягушки озерной (*Rana ridibunda*) 49–53 ·  
ЛОБОДА Е. И. Морфологические и цитохимические особенности клеток белой крови у представителей некоторых видов холоднокровных позвоночных 54–57 ·  
ЧЕРНЫШЕВА А. О., КИРИЧУК Г. Е. Связь порового аппарата раковины и отростчатых клеток мантии у моллюсков надсемейства Pisidioidea (Bivalvia) 58–62 ·  
БІРЮКОВ В. Г. Деякі особливості еволюційних змін типів матки у ссавців 63–69 ·

### Экология

- КРАМАРЕНКО С. С. Географическая изменчивость частоты встречаемости особей с палатальной складкой у моллюсков рода *Brephulopsis* (Gastropoda, Buliminidae) 70–76 ·  
НАГЛОВ В. А., ТКАЧ Г. Е. Мелкие млекопитающие (Mammalia: Insectivora, Rodentia) — обитатели скирд 77–84 ·

### Краткие сообщения

- ОВЧАРЕНКО М., ЗОЛОТАРЕВА Г., ВИТА И. *Microsporidium anoeti* sp. n. (Microspora, Unikaryonidae) — новая микроспоридия клеша *Anoetus feroniarum* (Acariformes, Anoetidae) 85–89 ·  
ТКАЧ В. В. *Neomylepis* gen. n. — новый род гименолепидид (Cestoda, Cyclophyllidea), паразитов кутор 90–93 ·  
ГЕРШЕНЗОН З. С. Горностаевая моль *Yponomeuta bipunctellus* (Lepidoptera, Yponomeutidae) — новый для фауны России вид 94–95 ·

**Информация и хроника**

ФРАНЦЕВИЧ Л. И. Справочники по феромонам 102

**Заметки**СВИРИДОВ А. В. *Amphipoea crinanensis* (Lepidoptera, Noctuidae) — первая находка в Восточной Европе 12

РУДЕНКО О. Н. Интересные находки насекомых на островах Днепродзержинского водохранилища и прилегающей территории 30

МОРОЗ О. Ю. Нові дані про рідкісні та зникаючі види перетинчастокрилих (Нутемоптера) Запорізької області 37

ЄРМОЛЕНКО В. М. Рідкісні та зникаючі види рослинояйних перетинчастокрилих — пильщиків та рогохвостів (Нутемоптера, Symphyta) української частини дельти Дунаю 48

СВИРИДОВ С. В. Первая находка в Европе *Symplesis ringoniella* (Нутемоптера, Eulophidae) — паразита минирующих молей 53

Рефераты опубликованных статей 103–105

Редактор О. В. Жук  
 Оператор И. А. Пучкова  
 Компьютерная верстка Д. П. Гуляев

Подп. в печ.	Усл. печ. л.	Формат 70x108/16 Тираж 350 экз.	Заказ	Бум. Ганноарт (мат.) Офс. печ.
--------------	--------------	---------------------------------------	-------	--------------------------------------

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

УДК 594.3

## NOTES ON THE ANATOMY OF SOME SPECIES OF *SPHAERIUM* S. (MOLLUSCA, BIVALVIA) FROM THE TROPICAL REGIONS WITH REVISION OF THEIR TAXONOMIC STATUS

A. V. Korniushin

*Institute of Zoology, Ukrainian National Academy of Sciences, 15 Bogdan Khmelnitsky street, 252601, Kiev-30,  
Ukraine*

Accepted 2 September 1997

Заметки об анатомии некоторых тропических видов *Sphaerium* s. (Mollusca, Bivalvia) с ревизией их таксономического статуса. Корниушин А. В. — Изучена анатомия 6 видов тропических сферид. Признаки нефридиев (относительно небольшой выделительный мешок и длинная воронка нефростома) показывают принадлежность этих видов к роду *Musculium*. Выявлена также гетерогенность по признакам сифональной мускулатуры: африканские виды *M. hartmanni* (Jickeli) и *M. stuhlmanni* (Martens) имеют наиболее сильные верхние ретракторы выводных сифонов и сходны в этом отношении с североамериканским *M. transversum* (Say). Южноамериканские *M. aequatoriale* (Clessin) и *M. forbesi* (Philippi) и, особенно, эндемики озера Титикака *M. lauricochae* (Philippi) и *M. titicacense* (Pilsbry), характеризуются редукцией упомянутых ретракторов, проявляя сходство с австралийскими видами *Sphaerinova*. Пока неясно, является ли это сходство синапоморфией или параллелизмом. Предложено новое подродовое название *Afromusculium* взамен преоккупированного *Pseudopisidium* Korniushin 1995, с типовым видом *Pisidium incomitatum* Kuiper, 1966 из Южной Африки. Предполагается, что род *Musculium* характеризуется космополитическим распространением, в то время как ареал *Sphaerium* s. str. ограничен Голарктикой.

Ключевые слова: Sphaeriidae, *Musculium*, анатомия, тропическая Африка, Южная Америка.

**Notes on the Anatomy of Some Species of *Sphaerium* s. (Mollusca, Bivalvia) from the Tropical Regions with Revision of their Taxonomic Status.** Korniushin A. V. — Anatomical characters of 6 species of tropical sphaeriids are provided. Characters of nephridium (relatively small excretory sac and long funnel) show that these species belong to the genus *Musculium*. Heterogeneity in the characters of siphonal musculature is also demonstrated: the African *Musculium hartmanni* (Jickeli) and *M. stuhlmanni* (Mandahl-Barth) have the strongest upper retractors of branchial siphon, being similar to North American *M. transversum* (Say). In the South American *M. aequatoriale* (Clessin) and *M. forbesi* (Philippi) and especially in endemics of Lake Titicaca *M. lauricochae* (Philippi) and *M. titicacense* (Pilsbry) the retractors are reduced, which is a synapomorphy or parallelism with Australian *Sphaerinova*. *Afromusculium* nom. nov pro *Pseudopisidium* Korniushin 1995 is proposed for the South African subgenus with type species *M. incomitatum* (Kuiper) distinguished by rudimentary siphonal retractors. Cosmopolitan distribution is supposed for *Musculium*, contrary to *Sphaerium* s. str. peculiar to the Holarctic region.

Key words: Sphaeriidae, *Musculium*, anatomy, Tropical Africa, South America.

### Introduction

The genus *Sphaerium* in its broad sense includes relatively large sphaeriid clams with central or nearly central umbones, 2 tubular siphons, 2-lamellar outer demibranch and multiplied brood pouches. Taxonomic heterogeneity of the *Sphaerium* species inhabiting Holarctic region was shown in many recent publications. The highly diversified system proposed by Russian authors (Starobogatov & Streletskaia, 1967; Alimov & Starobogatov, 1968) was not accepted in the other countries, but generic status of at least one former subgenus of *Sphaerium*, namely *Musculium* Link, 1807, has been almost unanimously recognized since Heard (1977). According to the most recent reviewers (Hornbach, 1980; Mansur & Meier-Brook, 1992), *Musculium*

is distinguished from *Sphaerium* s. str. by many peculiarities of shell form and reproduction, by specific configuration of excretory organs (long narrow funnel of nephrostome and small excretory sac without internal valve), as well as by electrophoretic enzyme spectra. Most of the species are represented in the Palaearctic or Nearctic regions: *Musculium lacustre* (Müller), *M. parvum* (Say), *M. securis* (Prime), and *M. transversum* (Say), but several species from the Southern hemisphere were also included here: *M. tasmanicum* (Tenison Woods) and *M. novaezelandiae* (Deshayes). Usually genera *Sphaerium* and *Musculium* are distinguished from *Pisidium* as a distinct subfamily Sphaeriinae (family Sphaeriidae). Some authors (Starobogatov & Strelets-kaya, 1967; Korniushin, 1996) consider Sphaeriidae and Pisidiidae as different families.

Taxonomic heterogeneity of *Musculium* as such was inferred by Alimov & Starobogatov (1968) from characters of ligament and siphonal muscle scars. Investigation of musculature confirmed the general idea of this division, but the problems of names and ranks of the relevant taxa are still unsolved (Korniushin, 1996).

Many species from various tropical countries are listed now in the genus *Sphaerium* s. lato (Mandahl-Barth, 1988; Kuiper, Hinz, 1984 et al.). They were not studied anatomically and their generic placement was not checked in the course of recent revisions. Thus, further investigation of tropical sphaeriids is necessary to define the species composition of *Sphaerium* s. str. and *Musculium*, outline the distribution of these genera and clarify intra- and intergeneric affinities.

### Material and methods

Seven species and subspecies of *Sphaerium* s. lato distributed in tropical Africa and South America were available for this study. *Sphaerium hartmanni hartmanni* (Jickeli) from Sudan was represented at the malacological collection of Zoological Institute in Sankt-Petersburg (ZIN). The type lot of *S. h. bangweolicum* Haas was studied at Senckenberg Museum in Frankfurt/Main (SMF). The lots of *S. stuhlmanni* Martens from lake Victoria as well as those of *S. lauricochae* (Philippi) and *S. titicacense* (Pilsbry) from Lake Titicaca were loaned from the Natural History Museum, London (NHML). The other 2 South American species, namely *S. aequatoriale* Clessin and *S. forbesi* (Philippi) were obtained from the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN) and collection of Claus Meier-Brook, Tübingen, Germany. Original identifications, whenever available, were checked by the author and some of them were corrected. Figures of shells and hinges are provided here in order to confirm identifications.

All the mentioned species were represented by the lots fixed in alcohol. Several (3 to 5) specimens from each lot were dissected. Nephridia were studied in situ; siphons with their musculature were withdrawn, stained by water eosine and mounted on slides in Canada Balsam. Gills were stained by Grenacher's carmine and mounted in the same manner. Anatomical terminology is provided according to Mansur & Meier-Brook (1992) and Korniushin (1996).

It is necessary to mention, that the genera *Sphaerium* and *Musculium* are understood here in the same way as by Heard (1977), and Mansur & Meier-Brook (1992). Any discussion on the further splitting of both genera seems to be premature.

### Results

In the principal characters of the body plan, all studied species are similar to the Holarctic species of the subfamily Sphaeriinae (in the broad sense). They have 2 siphons: the upper one with a pair of retractors, the lower one with 2 pairs. The outer demibranch is rather developed (about 1/3 the height of the inner one) and has 2 more or less distinguishable lamellae. Several brood pouches develop in each gill simultaneously.

The other characters indicate that the species observed here belong to the genus *Musculium*. These are: thin and fragile shell, relatively narrow hinge plate, long funnel of nephridium and small excretory sac without internal valve. Anatomical peculiarities of each species are discussed below together with considerations on species affinities.

#### *Musculium hartmanni hartmanni* (Jickeli 1874) (Fig. 1)

Material: Sudan, White Nile below Bor, coll. 26 May 1964 by A. Monakov, ZIN, registered as *Sphaerium abissinicum*, ♂1-3.

Material was originally preserved in formalin, therefore its present condition is not good for anatomical work. However, some of the important characters are distinguishable. Nephridia are of the open type (pericardial portion visible between the branches of dorsal lobe) with elongated dorsal lobe; their internal structure was not studied. Siphonal retractors are long and strong, with their scars clearly separated

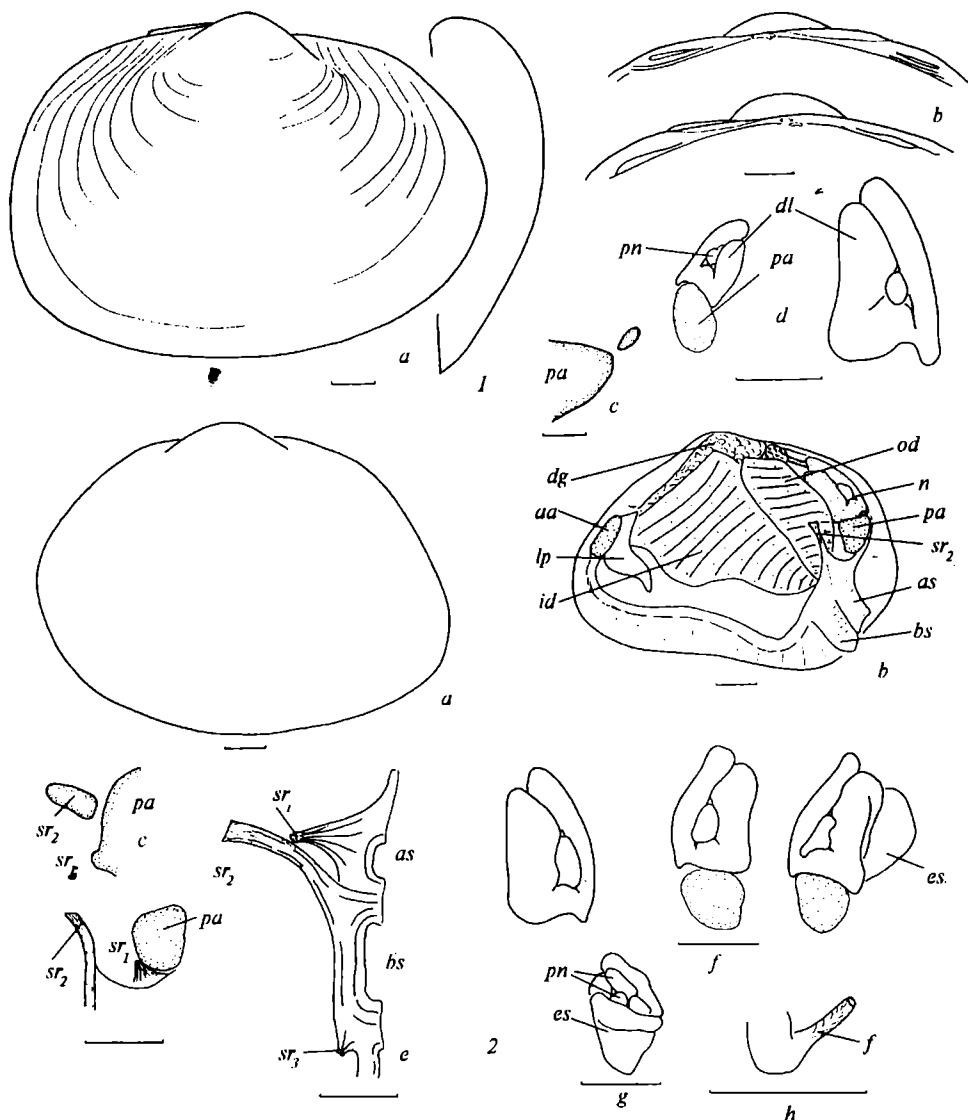


Рис. 1–2. Анатомия *Musculium hartmanni*. 1. *Musculium hartmanni hartmanni* из Судана, колл. ЗИН: а — правая створка латерально и фронтально; б — замок; в — задние мускульные отпечатки; д — нефридии дорсально. 2. *Musculium hartmanni bangweolicum*, паратипы, SMF: а — раковина (левая створка) латерально; б — анатомия; в — задние мускульные отпечатки; д — верхние сифональные ретракторы латерально; е — сифональные мышцы изнутри; ф — нефридии дорсально; г — нефридий вентрально; х — воронка нефростома; аа — передний аддуктор; ас — анальный сифон; бс — бранхиальный сифон; дг — пищеварительная железа; дл — дорсальная лопасть нефридия; ес — выделительный мешок; ид — внутренняя полужабра; лп — лабиальные пальпы; н — нефридиум; од — наружная полужабра; па — задний аддуктор; пд — перикардиальный проток; ср1 — ретрактор анального сифона и его отпечаток; ср2 — верхний ретрактор бранхиального сифона и соответствующий отпечаток; ср3 — нижний ретрактор того же сифона. Масштабная линейка 1 мм.

Fig. 1–2. Anatomy of *Musculium hartmanni*. 1. *Musculium hartmanni hartmanni* from Sudan; ZIN: a — right valve laterally and frontally; b — hinge; c — posterior muscle scars; d — nephridia dorsally. 2. *Musculium hartmanni bangweolicum*, paratypes; SMF: a — shell (left valve) laterally; b — gross anatomy; c — posterior muscle scars; d — upper siphonal retractors laterally; e — siponal muscles from the inner side; f — nephridia (dorsal view); g — nephridium ventrally; h — funnel of nephridium; aa — anterior adductor; ac — anal siphon; bs — branchial siphon; dg — digestive gland; dl — dorsal lobe; es — excretory sac; id — inner demibranch; lp — labial palps; n — nephridium; od — outer demibranch; pa — posterior adductor; pn — pericardial portion of nephridium; sr1 — retractor of the anal siphon or its scar; sr2 — upper retractor of the branchial siphon or respective scar; sr3 — lower retractor of the branchial siphon. Scale bar 1 mm.

from those of posterior adductors (Fig. 1, c). The number of brood pouches in dissected specimens was 2 to 3, with 5 embryos each.

### *Musculium hartmanni bangweolicum* (Haas, 1936) (Fig. 2)

Material: Paratypes: Lake Bangweulu, coll. in October 1931 by Haas, SMF 8789.

Some of the fixed animals have extended siphons; both siphons are of almost equal length and tubular shape. All siphonal muscles are well developed; especially long and strong are the upper retractors of branchial siphon, their scars lay apart from those of posterior adductors (Fig. 2, c).

Nephridia are of the open type, with elongated dorsal lobe. Size and shape of excretory sac is typical for *Musculium* (Fig. 2, g); internal valve absent. Funnel is long and narrow (Fig. 2, h).

Brood pouches were not studied.

**Remarks.** Both studied subspecies of *M. hartmanni* are similar in their narrow protruding umbo and narrow hinge plate, but can be distinguished by shell outline. Their close affinity is confirmed here by characters of siphonal musculature. Taking into account this affinity and clear generic characters of nephridium observed in *M. hartmanni bangweolicum*, one may suppose that the variety of forms distributed in the largest river systems of Africa and regarded by Mandahl-Barth as subspecies of *Sphaerium hartmanni* belongs to the genus *Musculium* as well. Conchological characters of the mentioned forms agree with this supposition. Similar dorsal view of nephridia in both lots of *M. hartmanni* described here is also notable.

Large shell (more than 10 mm long), absence of neopionic caps, slightly elevated ligament, strong siphonal retractors and open type of nephridium indicate some similarity of the species discussed here to *Musculium transversum* (Say) from North America (anatomically described by Korniushin, 1996).

### *Musculium stuhlmanni* (Martens, 1897) (Fig. 3)

Material: Lake Victoria, coll. by M. Graham 1930, NHML σ 1930.8.12.16—...

A specimen available for anatomical study had contracted siphons. However, one may deduce their strong development from thick layer of circular muscles distinguishable on the mantle preparations. Siphonal retractors are very strong (Fig. 3, e), with the

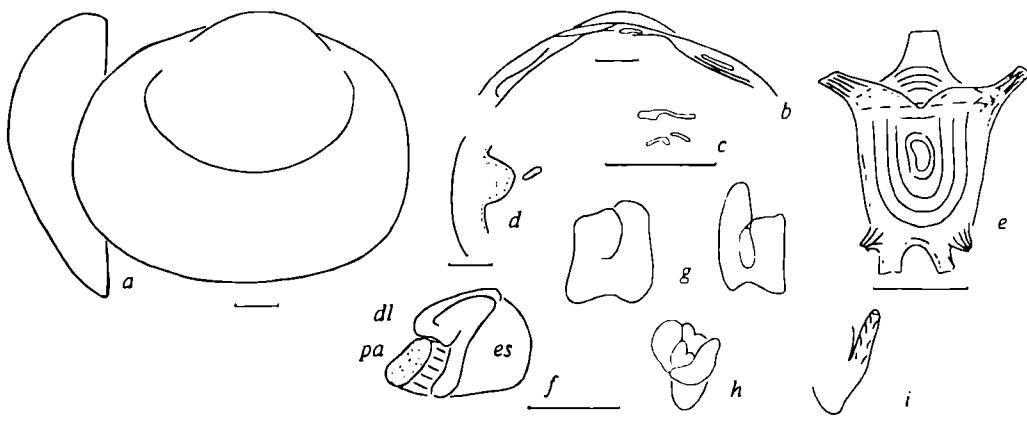


Рис. 3. *Musculium stuhlmanni* из оз. Виктория, NHML: a — левая створка латерально и фронтально; b — замок левой створки; c — кардинальные зубы (вверху — правой створки; внизу — левой); d — задние мускульные отпечатки; e — сифональные мускулы с внутренней стороны; f — нефридиум латерально; g — нефридиум дорсально; h — нефридиум вентрально; i — воронка нефростома. Сокращения те же, что на рис. 1—2. Масштабная линейка 1 мм.

Fig. 3. *Musculium stuhlmanni* from Lake Victoria, NHML: a — left valve laterally and frontally; b — hinge of the left valve; c — cardinal teeth (above — of the right valve; below — of the left valve); d — posterior muscle scars; e — siphonal muscles from the inner side; f — nephridium laterally; g — nephridia dorsally; h — nephridium ventrally; i — funnel of nephridium. Abbreviations the same as in the Fig. 1—2. Scale bar 1 mm.

scars separated from those of adductors.

Both open and closed types of nephridium were observed. Dorsal lobe has square form. Funnel is long (Fig. 3, *i*), excretory sac relatively large (Fig. 3, *f, h*) (in comparison with the previous species), no internal valve was found in the latter. Each of 3 brood pouches contained 1 or 2 embryos.

**R e m a r k s .** Conchologically, this species is characterized by a round outline and relatively broad umbones. Its placement to the genus *Musculium* is indicated by the long funnel of nephridium. In configuration of the excretory sac, the species is somewhat intermediate between *Musculium* and *Sphaerium* (Dreher-Mansur, Meier-Brook, 1992), but is closer to the former in having no internal valve. The mentioned characters of nephridium are also shared with *Musculium incomitatum* (Kuiper) described by Korniushin (1995).

### ***Musculium aequatoriale* (Clessin, 1879) (Fig. 4–5)**

Material. Bogota, Columbia, coll. by Lindig in 1862, MNHN; Quito, Ecuador, coll. of Claus Meier-Brook.

Some of the studied specimens had partially extended siphons, both of tubular shape; in specimens from Quito (Fig. 4, *d*) somewhat longer than in those from Bogota (Fig. 5, *b*). At least apical parts of siphons are separated from each other. Siphonal muscles are well developed, but relatively short (Fig. 5, *c, e*). Contrary to the previous species, upper retractor of the branchial siphon does not extend beyond the upper internal angle of the posterior adductor (Fig. 5, *c*). The relevant scars are well distinguishable but merged to each other (Fig. 4, *c*).

Both open and closed nephridia were observed; open type (Fig. 4, *e*; 5, *d*) seems to be more frequent; dorsal lobe of nephridium is evidently elongated. In the internal structure (Fig. 4, *f*), nephridia are very similar to those of *Musculium lacustre* (Müll.) described and figured by Korniushin (1996): funnel long, excretory sac rather small, without internal valve.

Usually 3 brood pouches containing 3 to 5 embryos were observed in each gill.

**R e m a r k s .** Having rather large elongated shell this species demonstrates some similarity to *Musculium transversum* (Say) distributed in North America. At the same time, it differs by somewhat reduced siphonal musculature. Upper retractors of the branchial siphons are shorter even than in *M. lacustre*.

### ***Musculium forbesi* (Philippi, 1869) (Fig. 6)**

Material: Bogota, Columbia, coll. by Lindig in 1862, MNHN; Siripata, Lake Titicaca, depth 13.7 m, coll. 30 July 1937, collectors σ 1001/2, NHML.

Configuration of siphons was not studied. Arrangement of siphonal muscles is similar to that in *M. aequatoriale*, but upper retractors of the branchial siphon are evidently shorter (Fig. 6, *d, g*). Their scars are seen as small appendages of adductor muscle scars (Fig. 6, *c*).

Nephridia of the open or closed type (Fig. 6, *e*); the latter type dominates. In comparison with the previous species, dorsal lobe is somewhat shorter, internal structure of nephridia does not differ (Fig. 6, *f*).

The dissected specimens had 3 brood pouches per gill with 1 to 3 embryos each.

**R e m a r k s .** This species differs from *M. aequatoriale* by smaller size and more convex shell with clearly distinguished embryonic part. Its umbones are often definitely shifted posteriorly; such shells resemble those of *Pisidium* and were sometimes taken for the latter genus (Kuiper, Hinz, 1984). Anatomically, *M. forbesi* differs from *M. aequatoriale* by more reduced siphonal musculature, especially upper retractors of the branchial siphons, and shorter dorsal lobe of nephridium.

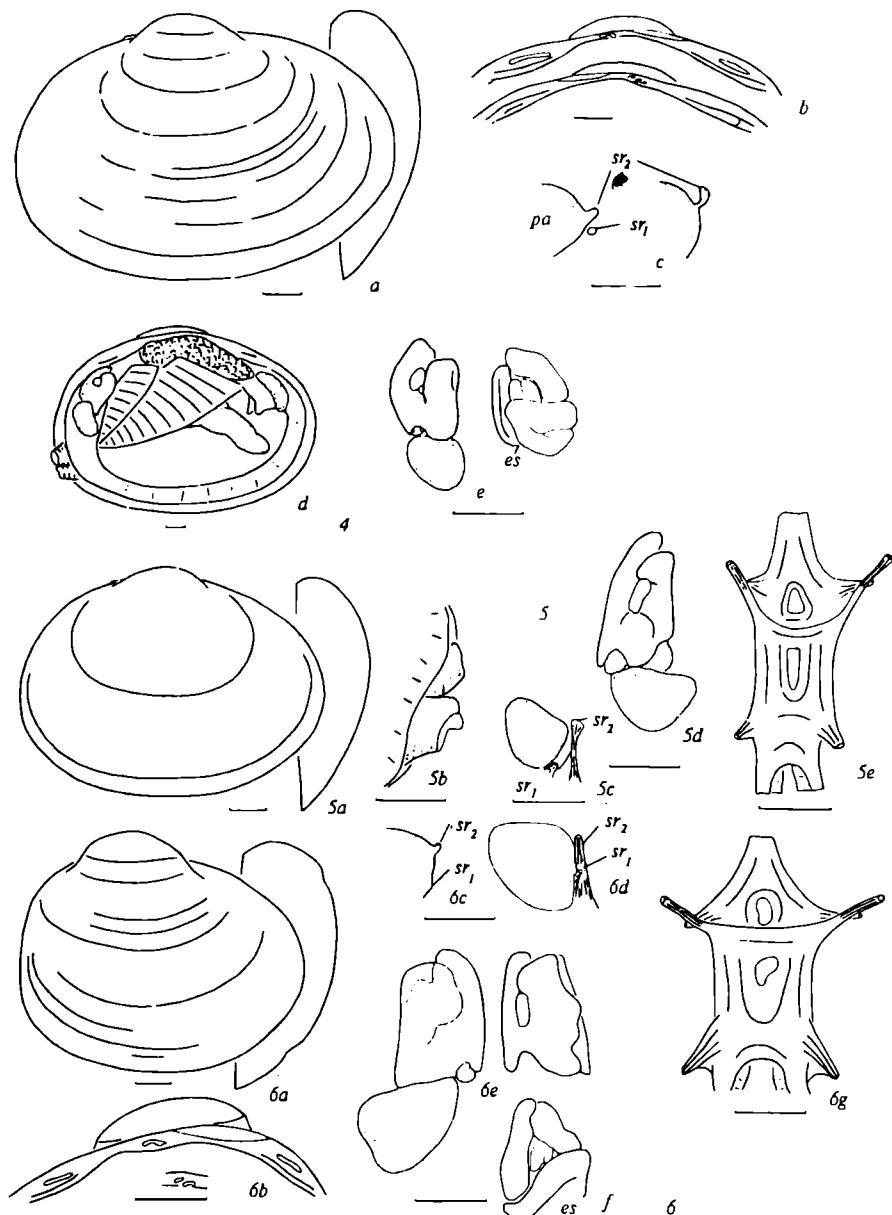


Рис. 4—6. Анатомия южноамериканских *Musculium*. 4. *M. aequatoriale* из Кито, коллекция К. Майер-Брука: *a* — правая створка латерально и фронтально; *b* — замок; *c* — задние мускульные отпечатки; *d* — анатомия; *e* — нефридиев дорсально и вентрально. 5. *M. aequatoriale* из Боготы, MNHN: *a* — левая створка латерально и фронтально; *b* — сифоны фиксированного экз.; *c* — верхние сифональные ретракторы латерально; *d* — нефридиев дорсально; *e* — сифональные мускулы с внутренней стороны. 6. *M. forbesi* из Боготы, MNHN: *a* — левая створка латерально и фронтально; *b* — замок; *c* — задние мускульные отпечатки; *d* — верхние сифональные ретракторы латерально; *e* — нефридиев дорсально; *f* — нефридиев вентрально (часть выделительного мешка не показана); *g* — сифональные мускулы с внутренней стороны. Сокращения те же, что на рис. 1—2. Масштабная линейка 1 мм.

**Fig. 4—6. Anatomy of South American *Musculium*.** 4. *M. aequatoriale* from Quito, collection of C. Meier-Brook: *a* — right valve laterally and frontally; *b* — hinge; *c* — posterior muscle scars; *d* — gross anatomy; *e* — nephridium dorsally and ventrally. 5. *M. aequatoriale* from Bogota, MNHN: *a* — left valve laterally and frontally; *b* — siphons (in the alcohol fixed specimen); *c* — upper siphonal retractors laterally; *d* — nephridium dorsally; *e* — siphonal muscles from the inner side. 6. *M. forbesi* from Bogota, MNHN: *a* — left valve laterally and frontally; *b* — hinge; *c* — posterior muscle scars; *d* — upper siphonal retractors laterally; *e* — nephridia dorsally; *f* — nephridium ventrally (the part of excretory sac not shown); *g* — siphonal muscles from the inner side. Abbreviations the same as in the Fig. 1—2. Scale bar 1 mm.

### *Musculium lauricochae* (Philippi, 1869) (Fig. 7–8)

Material: Isla Titicaca, depth 7.8 m, coll. 26 July 1937, collectors σ 967/6, NHML; La Lagunillas, SE end, stony shore, weeds, depth 0.3 m, coll. 2 September 1937, collectors σ 1166/9, NHML; La Saracocha, Lake Titicaca, depth 25–30 m, coll. 5 September 1937, collectors σ 1218/5, NHML.

Siphons of the studied specimens were contracted; one may suppose from the weakness of circular musculature (Fig. 7, g), that they are rather short. Siphonal retractors weak; upper retractor of branchial siphon does not extend beyond the inner angle of adductor muscle (Fig. 8, b), its scar is not distinguishable (Fig. 7, d).

Nephridia may be of the open or closed type; proportions of the dorsal lobe are approximately the same as in *M. forbesi* (Fig. 7, f; 8, c). Excretory sac is small, funnel long.

The number of brood pouches simultaneously developing in the gill varies: 1 to 3 pouches were observed, remains of several older pouches are usually distinguishable in front of the first one containing embryo. The number of young per pouch is 1 to 5.

**Remarks.** This species is characterized by evidently shifted umbo. Probably for that reason the lots from NHML collection observed here were preliminarily identified as *Pisidium* spp. However, anatomical characters indicate their affinity to *Musculium*.

### *Musculium titicacense* (Pilsbry, 1924) (Fig. 9)

Material: Lake Titicaca off Catachaca, depth 1.3 m, *Chara* among scattered Tortora, coll. 30 August 1937, σ 1130/6, NHML; Taman, depth 56–61 m, coll. 17 September 1937, σ 1322, NHML.

This species is distinguished by relatively small outer demibranch, but this character is probably associated with smaller size of the animal. Siphons and siphonal retractors are approximately in the same condition as in the previous species.

Nephridia of the open and closed types were observed. Dorsal lobe is evidently shortened, especially in small specimens. Internal structure of nephridium is the same as in *M. lauricochae*.

Maximum 2 brood pouches were found in gills of dissected specimens.

**Remarks.** *Musculium titicacense* is the smallest among South American species observed here. Because of small size and evidently shifted umbo, it was originally included in the genus *Pisidium* and re-described as a species of *Sphaerium* by Kuiper & Hinz (1984). In anatomical aspect, it is very near to *M. lauricochae*; its peculiar characters, namely small outer demibranch, shortened dorsal lobe of nephridium and limited number of brood pouches are probably correlated with size. Such a correlation was shown earlier for the Palaearctic species (Korniushin, 1996).

## Discussion

The data provided here shows that the genus *Musculium* is much more diverse than considered earlier (Heard, 1977; Mansur & Meier-Brook, 1992): a number of African and South American species belong here. Many tropical species traditionally included in *Sphaerium* s. lato are still not studied anatomically; however, one may suppose from the shell characters (Mandahl-Barth, 1988 et al.) that they are closely related to the *Musculium* species observed here. Thus, it seems quite probable that the genus *Sphaerium* s. str. is not represented in the tropical regions and includes only Holarctic (Palaearctic and Nearctic) species. On the contrary, *Musculium* is characterized by a wide (probably cosmopolitan) distribution. This kind of distribution, as well as variety of habitats and considerable diversity in shell and anatomical characters between species from different continents suggest an ancient origin of the genus. It stands in some disagreement with the data of other investigators showing that *Musculium* is rather advanced group (Dreher-Mansur, Meier-Brook, 1992).

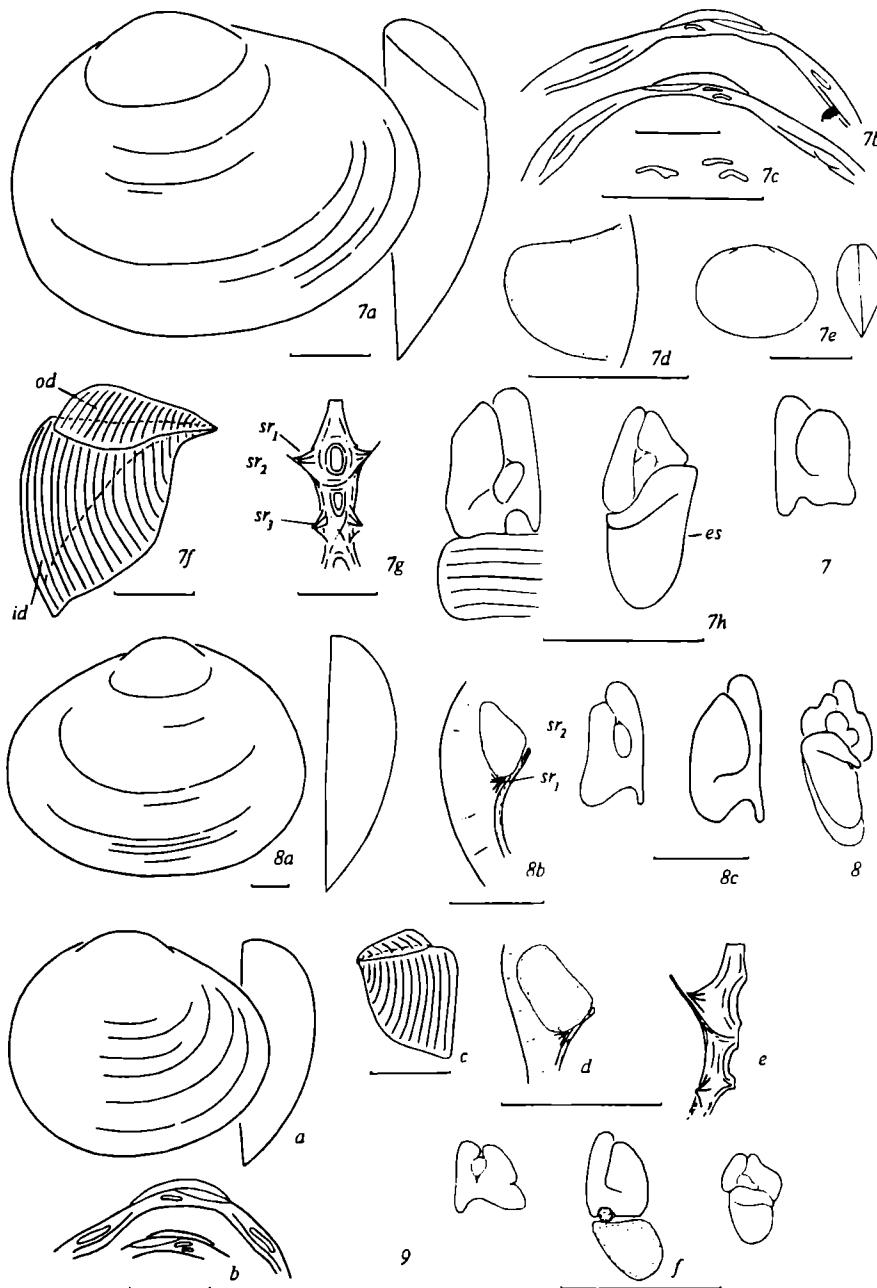


Рис. 7—9. Анатомия видов *Musculium* из оз. Титикака. 7. *M. lauricochae* из Isla Titicaca, NHML: а — левая створка латерально и фронтально; б — замок; в — кардинальные зубы; г — задние мускульные отпечатки; е — раковина молодого экз. латерально и фронтально; ф — жабра; г — сифональные мускулы с внутренней стороны; и — нефридии дорсально и вентрально. 8 — *M. lauricochae* из La Lagunillas, NHML: а — левая створка латерально и фронтально; б — верхние сифональные ретракторы латерально; в — нефридии дорсально и вентрально. 9 — *M. titicacense* из Таман; NHML: а — правая створка латерально и фронтально; б — замок; в — жабра; г — сифональные мускулы с внутренней стороны; и — нефридии дорсально и вентрально. Сокращения те же, что на рис. 1—2. Масштабная линейка 1 мм.

Fig. 7—9. Anatomy of *Musculium* species from Lake Titicaca. 7. *M. auricochae* from Isla Titicaca, NHML: a — right valve laterally and frontally; b — hinge; c — cardinal teeth; d — posterior muscle scars; e — shell of the young specimen laterally and frontally; f — gill; g — siphonal muscles from the inner side; h — nephridia dorsally and ventrally. 8 — *M. lauricochae* from La Lagunillas, NHML: a — left valve laterally and frontally; b — upper siphonal retractors laterally; c — nephridia dorsally and ventrally. 9 — *M. titicacense* from Taman; NHML: a — right valve laterally and frontally; b — hinge; c — gill; d — upper siphonal retractors laterally; e — siphonal muscles from the inner side; f — nephridia dorsally and ventrally. Abbreviations the same as in the Fig. 1—2. Scale bar 1 mm.

Taxonomic heterogeneity of the genus *Musculium* may be supposed from the differences in siphonal musculature described here. At least 3 species groups are distinguishable by the degree of siphonal retractors development. The first group includes large forms with long and strong upper retractors of the branchial siphon: *M. transversum*, *M. hartmanni*, *M. stuhlmanni* and some poorly known forms from East Asia (Korniushin, 1996, these data). If monophyly of this group is confirmed, the name *Paramusculium* Alimov et Starobogatov, 1968 (type species *Cyclas transversa* Say, 1829) may be available as a subgeneric name.

In the type species of *Musculium* — *Tellina lacustris* Müller, 1774 and several North American species siphonal retractors are less developed, but also rather long and strong (Korniushin, 1996). This group is considered in Russian literature since Alimov and Starobogatov (1968) as *Musculium* s. str.; it has an evident synapomorphy — separated embryonic shell which forms a cap (calycula).

The third group comprises the species with evidently reduced upper retractors of branchial siphons (most probably an apomorphy): *Musculium tasmanicum* from Australia and *M. incomitatum* (Kuiper) from South Africa (Korniushin, 1995) as well as South American *M. aequatoriale*, *M. forbesi*, *M. lauricochae* and *M. titicacense*. Alongside characters of siphonal musculature, the mentioned species (except *M. aequatoriale*) are characterized by noticeable posterior shift of umbones, being similar in this aspect to *Pisidium*. Embryonic shell may be well distinguishable, but never forms a cap, thus the group under consideration hardly can be derived from *Musculium lacustre* group, and more probably has the roots within the group which includes *M. transversum* and *M. hartmanni*. One also cannot exclude parallel reduction of siphonal musculature in several taxa, taking into account presence of species with strong muscles on different continents (*M. transversum* in America, *M. hartmanni* in Africa and some species in East Asia).

Several subgeneric and generic names were suggested for species observed above. Particularly, the genus *Sphaerinova* Iredale 1943 was established for the Australian species included now in *Musculium* and monotypic subgenus *Pseudopisidium* Korniushin 1995 was introduced for *Musculium incomitatum* (Kuiper, 1966), distinguished by rudimentary upper retractors of the branchial siphon. It is not possible to provide subgeneric division in *Musculium* at this stage of investigation, but one nomenclatural confusion needs to be settled. It appeared that the name *Pseudopisidium* was used earlier for designation of another genus (Tashiro, Koza, 1989). In order to avoid the homonymy, we propose here the new name to substitute the preoccupied one.

#### *Afromusculium* nom. n.

*Pseudopisidium* Korniushin, 1995, Tashira, Koza, 1989

Type species: *Pisidium incomitatum* Kuiper, 1966.

**Short diagnosis:** umbones of adult specimens evidently shifted posteriorly; ligament enclosed or partially visible from the dorsal side, but not convex; upper retractors of the branchial siphon reduced and tightly adjoin posterior adductor, the scars of these muscles cannot be distinguished from the adductor scar; outer demibranch is much smaller than the inner one and has small but distinct descending lamella; excretory sac of nephridium rather large, but not extended, without internal valve; funnel long. Complete description is given by Korniushin (1995).

The subgeneric status of the South American species with reduced siphonal musculature is not defined. Until anatomical investigation of the tropical *Musculium* is fin-

ished, we hesitate to provide taxonomic name for the South American group, nor include it in any of the taxa established earlier.

It is notable that endemic species from the Lake Titicaca are similar in their principal anatomical characters to the widely distributed *M. forbesi*. The differences concern mainly the size and shell outline. Thus, despite the evolution in conditions of isolation, all 3 species remain closely related. Degree of affinity of the species from Titicaca to the other South American ones is approximately of the same level as that of Baicalian species to their Siberian ancestors (Korniushin, 1996).

#### Acknowledgements

The author is deeply indebted to Prof. Ph. Bouchet (Paris), Dr. P. Mordan (London), Dr. Ronald Janssen (Frankfurt/Main) and Dr. Claus Meier-Brook (Tübingen) for the kind permission to study the most important collection lots. This investigation was supported by long-term grant of the International Science Foundation and Ukrainian Government (K23100), travel grant of the British Council (1995) and fellowship of the German Agency for Academic Exchange (DAAD).

- Alimov A. F., Starobogatov Ya. I. Sostav fauny i rasprostraneniye krupnykh Pisidiidae SSSR* (Composition of fauna and distribution of large Pisidiidae in the USSR)/ I. M. Likharev // Molluscs and their role in ecosystems: Theses of communications of the 3rd Meeting on the Investigation of Molluscs. — Lenigrad: Nauka, 1968. — P. 13—16. [in Russian].
- 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, Veneroida)* // 11th International Malacological Congress. Abstracts. — Siena, 1992. — P. 335—336.
- Heard W. H. Reproduction of fingernail clams (Sphaeriidae: Sphaerium and Musculium)* // Malacologia. — 1977. — 16, № 2. — P. 421—455.
- Hornbach D. J. On the validity of the genus Musculium (Bivalvia, Sphaeriidae): electrophoretic evidence* // Ca. J. Zool. — 1980. — 58, № 9. — P. 1703—1707.
- Korniushin A. V. Anatomy of some pill clams from Africa, with the description of new taxa* // J. Moll. Stud. — 1995. — 61, № 2. — P. 163—172.
- Korniushin A. V. Bivalve molluscs of the superfamily Pisidioidea in the Palaearctic Region. Fauna, systematics, phylogeny*. — Kiev: Schmalhausen Institute of Zoology, 1996. — 176 p. [in Russian].
- Kuiper J. G. J., Hinz W. Zur Fauna der Kleinmuscheln in den Anden (Bivalvia: Sphaeriidae)* // Arch. Moll. — 114, № 4—6. — S. 137—156.
- Mandahl-Barth G. Studies on African freshwater bivalves*. — Charlottenlund: Danish Bilharziasis Laboratory, 1988. — 161 p.
- Starobogatov Ya. 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. [in Russian, with English summary].
- Tashiro M., Kozai T. Bivalve fossils from the type Monobegawa Group (part 4)* // Res. Rep. Kochi Univ. Nat. Sci. — 1989. — 38. — P. 113—156.

#### ЗАМЕТКА

*Amphipoea crinanensis* (Lepidoptera, Noctuidae) — первая находка в Восточной Европе [The First Record of *Amphipoea crinanensis* (Lepidoptera, Noctuidae) in East Europe]. — В массовых сборах на свет, поступивших на определение в Зоологический музей Московского университета, обнаружен *A. crinanensis* (Burrows, 1908): ♂ и несколько экз. плохой сохранности, Тверск. обл., Лесной р-н, Борисовское, 8.08.1994 (Комочков); ♂, Тверск. обл., Центрально-Лесной запов., 1996 (без даты) (Сокова); ♂, Владимирской обл., Судогский р-н, Брыкино, 23.07.1996 (Усков); , Рязанской обл., Оксский запов., 29.06.1995 (Блинушев). Ранее вид был известен из Шотландии, Германии (север Шлезвига) и Дании. В Польше, Беларуси, Литве, Латвии и Эстонии до настоящего времени не обнаружен. — А. В. Свиридов (Зоологический музей Московского университета).

УДК 595.42

## TO THE KNOWLEDGE OF ACARID MITES OF THE GENUS *SCHWIEBEA* (ACARIFORMES, ACARIDAE) FROM THE FAR EAST, WITH NOTES ON SYSTEMATIC OF THE GENUS

Klimov P. B.

Institute of Biology and Pedology, Vladivostok-22, 690022, Russia

Accepted 20 March 1998

К познанию акаридных клещей рода *Schwiebea* (Acariformes, Acaridae) Дальнего Востока с замечаниями по систематике рода. Климов П. Б. — Для 5 видов рода *Schwiebea*, Oudemans, 1916 (Acariformes, Acaridae) с Дальнего Востока изучены взрослые стадии и гипопусы. Описан новый вид *Schwiebea neomycolicha* Klimov, sp. n. из Приморского Края (Россия). Установлена новая синонимия: *Schwiebea* (=*Megninietta* Jacot, 1936, syn. n.; *Jacotiella* Fain, 1977, syn. n.; *Troupeauia* Zachvatkin, 1941); *Schwiebea nova* (Oudemans, 1906) (=*Schwiebea rossica* Zachvatkin, 1941). Предложено новое подразделение рода *Schwiebea* на подроды: *Schwiebea* (s. str.) и *Robinisca* Zachvatkin, 1941, stat. n. Вид *Robinisca mycolicha* (Oudemans, 1912) отнесен к роду *Schwiebea*. *S. (R.) armata* (Mahunka, 1979); comb. n. и *S. (R.) capitata* (Mahunka, 1979), comb. n. перемещены из рода *Caloglyphus* (=*Sancassania* Oudemans, 1916, part.). *S. piceae* Bugrov, 1990, comb. n.; *S. longibursata* Fain et Wauthy, 1979, comb. n.; *S. cepsa* Karg, 1987 comb. n. и *S. ruienensis* Fain et Wauthy, 1979, comb. n. перемещены из подрода *Jacotiella*; *S. (R.) tuzkoliensis* Bugrov, 1990, comb. n.; *S. (R.) sakhalinensis* Bugrov, 1990, comb. n.; *S. (R.) kuriensis* Bugrov, 1990, comb. n. и *S. (R.) danielopoli* Fain, 1982, comb. n. перемещены из подрода *Schwiebea*. Описываются неизвестные ранее гипопусы и гетероморфные самцы *S. longibursata*. Последний вид впервые приводится для Южной Кореи. Впервые описывается *bursa copulatrix* у *S. nova*. Приводятся данные по биологии видов *S. neomycolicha*, *S. nova* и *S. longibursata*.

Ключевые слова: Acari, Acariformes, Acaridae; *Schwiebea neomycolicha*, новый вид; *Schwiebea*, *Robinisca*, *Troupeauia*, *Megninietta*, *Jacotiella*, *Schwiebea nova*, *Schwiebea rossica*, синонимия; *Schwiebea longibursata*, гипопусы, гетероморфные самцы, Южная Корея, первое нахождение; Дальний Восток России.

To the knowledge of acarid mites of the genus *Schwiebea* (Acariformes, Acaridae) from the Far East, with notes on systematic of the genus. Klimov P. B. — Both adults and hypopi are examined for 5 species of the genus *Schwiebea*, Oudemans, 1916 (Acariformes, Acaridae) originated from Far East. *Schwiebea neomycolicha* Klimov, sp. n. is described from Primorskiy Kray, Russia. New synonymy is established: *Schwiebea* (=*Megninietta* Jacot, 1936, syn. n.; *Jacotiella* Fain, 1976, syn. n.; *Troupeauia* Zachvatkin, 1941); *Schwiebea nova* (Oudemans, 1906) (=*S. rossica* Zachvatkin, 1941). New subdividing on subgenera of the genus *Schwiebea* is proposed: *Schwiebea* (s. str.) and *Robinisca* Zachvatkin, 1941, stat. n. Species *Robinisca mycolicha* (Oudemans, 1912) is attributed to genus *Schwiebea*. *S. (R.) armata* (Mahunka, 1979), comb. n. and *S. (R.) capitata* (Mahunka, 1979), comb. n. are transferred from genus *Caloglyphus* (=*Sancassania* Oudemans, 1916, part.). *S. piceae* Bugrov, 1990, comb. n.; *S. longibursata* Fain et Wauthy, 1979, comb. n.; *S. cepsa* Karg, 1987 comb. n. and *S. ruienensis* Fain et Wauthy, 1979, comb. n. are transferred from subgenus *Jacotiella*. *S. (R.) tuzkoliensis* Bugrov, 1990, comb. n.; *S. (R.) sakhalinensis* Bugrov, 1990, comb. n.; *S. (R.) kuriensis* Bugrov, 1990, comb. n. and *S. (R.) danielopoli* Fain, 1982, comb. n. are transferred from subgenus *Schwiebea*. Unknown hitherto hypopi and heteromorphic males of *S. longibursata* are described. Latter species is recorded for the first time for South Korea. *Bursa copulatrix* of *S. nova* is described for the first time. Data on biology of *S. neomycolicha*, *S. nova* and *S. longibursata* are provided.

Key words: Acari, Acariformes, Acaridae; *Schwiebea neomycolicha*, new species; *Schwiebea*, *Robinisca*, *Troupeauia*, *Megninietta*, *Jacotiella*, *Schwiebea nova*, *Schwiebea rossica*, synonymy; *Schwiebea longibursata*, hypopi, heteromorphic males, South Korea, first record; Russian Far East.

### Introduction

The genus *Schwiebea* is known from both adults and hypopi but only few species are known from all these stages (*S. parallela* (J. Müller, 1860) (=*S. tshernyshovi* Zachvatkin, 1941); *S. falcifrons* Woodring, 1966 and *S. zingiberi* Manson, 1972). Existence of hypopi which morphologically more variable than adults and

lacking of description of hypopi of type species of this genus were the causes which had promoted description a number of new taxa (*Megninietta*, *Jacotiella*, *Troupeauia*, *Robinisca* and probably several other genera) which in fact are identical with the genus *Schwiebea* (s. l.).

Laboratory rearing of four species of mites (including one new) of *Schwiebea* originated from Far East of Russia by author has yielded they developmental stages (including hypopi) and shown, that adults and hypopi of the species form two groups (considered herein as subgenera). These groups are differ by common for both adults and hypopi characters [placement of *ba* (= $\omega_1$  of D. Griffiths, 1970 in hypopi) and setation of the genua III], thus, the previous subdividing on subgenera on basis of number of genual solenidia of legs I in adults (Zachvatkin, 1941; Fain, 1976) is discarded.

The first group (*Schwiebea nova* Oudemans, 1906 and *S. longibursata* Fain et Wauthy, 1979) comprises species which have *ba* and  $\omega_1$  placed in common "field" on tarsi I-II and genu III with single solenidion in adults and without any elements in hypopi. Adults of *S. talpa* (hypopi are unknown), type species of the genus, have the same characters and should be attributed to this group (*Schwiebea* subgen.). Thus, genera *Troupeauia* (type species *S. nova*) and *Megninietta* (=*Jacotiella* subgen., see below) (*ba* and  $\omega_1$  are depicted very close each other in *Megninietta ulmi* Jacot, 1936, the type species of the genus) all are junior subjective synonyms for subgenus *Schwiebea*. Species of the second group (*Schwiebea neomycolicha*, *S. parallela* and additionally, *S. zingiberi*, which being absent in author's collection but had been sufficiently described from both adults and hypopi) have bases of *ba* and  $\omega_1$  are separated each other on tarsi I-II and genu III with one seta and solenidion in adults and one seta in hypopi. They should be attributed to subgenus *Robinisca*, stat. n.

Terms of body parts and abbreviations of idiosomal setae follow D. Griffiths *et al.* (1990); terms of parts of bursa copulatrix and abbreviations of leg elements follow D. Griffiths (1970) (beside  $\omega_3$  in hypopi which is replaced by *ba*).

All measurements are given in micrometers. The material (including insect host) is kept in Institute of Biology and Pedology, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok (IBPV). Mites had been collected by author if otherwise indicated.

## Genus *Schwiebea* Oudemans, 1916

*Schwiebea* Oudemans, 1916: 264; Zachvatkin, 1941: 197; Turk & Turk, 1957: 126; Černý & Samšiňák, 1971: 506; Tarreev, 1970: 9; Volgin, 1975: 43; Fain & Wauthy, 1979: 171; Fain, 1982: 360; Karg, 1987: 144; Manson, 1982: 71; Bugrov, 1995: 68; 1997: 152. Synonymy and species included see below for the subgenera.

Type species: *Schwiebea talpa* Oudemans, 1916, by original designation.

**Remarks.** The genus had been created for single species, *Schwiebea talpa*. In 1941, A. Zachvatkin had described several new species in this genus and established new genus *Troupeauia* (type species: *Tyroglyphus novus* Oudemans, 1906), based on hypopi only. In 1957, E. Turk & F. Turk had described both adults and hypopi under the name *Schwiebea nova* (Oudemans, 1906), thus, they synonymized *Troupeauia* with *Schwiebea* Oudemans, 1916. V. Černý and K. Samšiňák (1971) had accepted such synonymy. Fain (1976b) noted that hypopi and adults of *S. nova* describing by E. Turk & F. Turk (1957) do not correlated each other and retained *Troupeauia* in distinct genus. Present paper supports E. and F. Turks' point of view, but the genus *Troupeauia* is considered as an junior synonym for the subgenus *Schwiebea*.

The genus comprises about eighty species distributed in Holarctic, Afrotropic, Oriental, Neotropic and Antarctic Regions. Most species is known from adults only or from hypopi only. In fact, several species described from hypopi should be placed to other genera. Owing to insufficient description as well adults and hypopi in certain species, only part of the species which currently included in the genus *Schwiebea* are placed to corresponding subgenera below.

### Key to subgenera of the genus *Schwiebea* (adults and hypopi)

- 1(2). Bases of *ba* and  $\omega_1$  placed in common "field" on tarsi I-II in adults and on tarsus I only in hypopi. Genu III with single solenidion (adults) or without any elements (hypopi) ..... *Schwiebea* Oudemans, 1906
- 2(1). Bases of *ba* and  $\omega_1$  placed separately each other on tarsi I-II in adults hypopi. Genu III with single seta or with solenidion and seta or without any elements (hypopi) ..... *Robinisca* Zachvatkin, 1941, stat. n.

## Subgenus *Schwiebea* Oudemans, 1916

*Schwiebea* Oudemans, 1916: 264; Zachvatkin, 1941: 200 (as subgenus, part.); Fain, 1976a: 305 (as subgenus, part.); 1976b: 129; 122 (part.); Fain & Wauthy, 1979: 171 (as subgenus, part.); Fain, 1982: 360 (as subgenus); Tareev, 1970: 9 (part.); Karg, 1987: 144 (as subgenus, part.); Bugrov, 1995: 68 (as subgenus part.).

*Megninietta* Jacot, 1936: 631 (type species *Megninietta ulmi* Jacot, 1936, by original designation); Zachvatkin, 1941: 204 (as subgenus), *syn. n.*

*Troupeauia* Zachvatkin, 1941: 219 (type species *Tyroglyphus novus* Oudemans, 1906, by original designation; synonymized by F. Turk & E. Turk, 1957); Samšiňák, 1956: 355; Tareev, 1970: 9; Fain, 1976b: 129; Bugrov, 1997: 152.

*Jacotietta* Fain, 1976a: 305 (as subgenus, part.; type species: *Schwiebea falcicis* Woodring, 1966, by original designation); Fain & Wauthy, 1979: 171 (as subgenus, part.); Fain, 1982: 361 (as subgenus, part.); Karg, 1987: 145 (as subgenus, part.); Bugrov, 1995: 70 (as subgenus, part.); 1997: 152 (as subgenus, part.), *syn. n.*

Species included (the species marked by *comb. n.* are transferred from subgenus *Jacotietta*): *S. aksuensis* Bugrov, 1990; *S. cepa* Karg, 1987 *comb. n.*; *S. falcicis* Woodring, 1966; *S. longibursata* Fain et Wauthy, 1979, *comb. n.*; *S. nova* (Oudemans, 1906); *S. piceae* Bugrov, 1990, *comb. n.*; *S. punctata* Mahunka, 1962; *S. ruienensis* Fain et Wauthy, 1979, *comb. n.*; *S. scheucherae* Turk et Turk, 1957; *S. talpa* Oudemans, 1916; *S. tumestica* Mahunka, 1973 (= *Lamtoglyphus tumesticus* (Mahunka, 1973)); *S. ulmi* Jacot, 1936; (?) *S. laphriae* (Samšiňák, 1956) (= *Troupeauia laphriae*).

Remarks. The genus *Schwiebea* (adults) had been subdivided by A. Zachvatkin (1941) into two subgenera: *Schwiebea* (type species *S. talpa* Oudemans, 1916) and *Megninietta* Jacot, 1936 (type species *Megninietta ulmi* Jacot 1936). Later, M. Hughes (1957) and J. Woodring (1966) pointed out that such division was unwarranted and name *Megninietta* is invalid for the subgenus, because genus *Megninietta* includes species which do not belong to *Schwiebea*. M. Hughes (1957) gave redescription of *S. talpa* and noted that main characters dividing the subgenera (including the number of genual solenidia on the leg I) are variable even in the single species. Nevertheless, A. Fain (1976a) had retained division on subgenera in *Schwiebea* and replaced Zachvatkin's subgenus *Megninietta* by *Jacotietta* Fain, 1976 (type species *Schwiebea falcicis* Woodring, 1966) which differs from nominative subgenus mainly by presence of two genual solenidia on legs I. The same author (1982) included species *Megninietta ulmi* to the genus *Schwiebea* (but did not keyed the species as it is insufficiently described). As *M. ulmi* has two genual solenidia on the legs I-II and it is a type species for the genus, so *Megninietta* should be considered as senior subjective synonym for the *Jacotietta* subgen. In present paper genera (subgenera) *Megninietta*, *Troupeauia* and *Jacotietta* all are considered as junior synonyms for the nominative subgenus *Schwiebea*.

### *Schwiebea (Schwiebea) talpa* Oudemans, 1906

*Schwiebea talpa* Oudemans, 1916: 265; Hughes, 1957: 293, Figs 1–14.

*Schwiebea (Schwiebea) talpa*: Fain, 1976b: 171, 1982: 361; Karg, 1987: 144; Bugrov, 1987: 151; 1995: 69.

*Schwiebea (Schwiebea)pachyderma* Zachvatkin, 1941: 204, Figs 348–350 (synonymized by M. Hughes, 1957).

*Schwiebea pachyderma*: Volgin, 1975: 443, Fig. 1158.

Holotype (female) is kept in the Rijksmuseum of Leiden, the Netherlands.

Material. 2 ♀, Russia, Irkutsk Region, Bratsk, Energetik, forest litter, 8.09.1991; 1 ♀ Vladivostok, vc. Botanical garden, under bark of fallen tree, 1.05.1992.

Distribution. Cosmopolitan (Fain, 1982, 1987; Karg, 1987; Bugrov, 1995). *S. talpa subantarctica* Fain, 1976 is described from Kergulen Is.

***Schwiebea (Schwiebea) longibursata* Fain et Wauthy, 1979 (Figs 1–2)**

*Schwiebea (Jacotietta) longibursata* Fain & Wauthy, 1979: 172, Figs 1–7; Fain, 1982: 362; Karg, 1987: 146; Bugrov, 1995: 73.

*Schwiebea nova* Turk & Turk, 1957: 131, Fig. 85 (part).

Depositorium of the holotype (female) and paratypes is not indicated.

Hitherto this species had been known on females only. Hypopi and heteromorphic males are described below.

**Material.** 6 ♀, 1 ♂, 6 hypopi, 3 protonymphs (mounted on 2 slides), Russia, Irkutsk Region, Bratsk, Energetik, suburban forest, in decaying bracket-fungus (Polyporaceae) grown on fallen birch (*Betula*), 15.10.1995; 1 hypopus with *Imparipes* sp. (Acariformes, Tarsonemidae), Russia, Primorskiy Kray, 10 km N Livadia, ex *Pemphredon inornatus* Say, 1824 (Hymenoptera, Sphecidae), 19.09.1987 (P. Nemkov leg.); 14 hypopi, South Korea, Kyongsangnam-Do, Kojedo (Is.) (=Goje Island), GN Goje-city, Donghon-myon, ex *Necrodes asiaticus* Portevin, 1922 (Coleoptera, Silphidae) № 1.1, 4.07.1997 (A. B. Egorov leg.).

**Hypopus** (Figs 1.1–7). Body shape ovoid. Surface smooth. Idiosoma 201.3 long, 126.7 wide.

Gnathosoma enlarged, length longer than width. Width of gnathosoma approximately equal on full length of gnathosoma. Distal palpomeres indistinctly subdivided. Gnathosomal solenidia longer than gnathosoma.

Rostrum 13.4 long, well-developed; there is pair of pigmented small sclerites near its lateral edges. All idiosomal setae developed, represented by microsetae. *vi* placed outside propodosomal shield at level of rostral base. *scx* long (29.6 long), setiform, located outside the shield at level of hind edges of femora I. Distance between some setae is as follows: *se-se* 49.4, *si-si* 29.1, *c,-c,* 46.5, *d,-d,* 25.4, *e,-e,* 40.0, *h,-h,* 32.7. There is pattern of short interrupted lines on anterior edge of hysterosoma. Hysterosoma 123.8 long. Openings of opisthosomal glands situated between levels of *d*, and *d<sub>2</sub>*. *h*, 13.4 long. Sternal shield 82.3 long, 98.1 wide; with long, narrowing lateral edges (epimerites II 60.6 long) and short (15.7) hind edge. Sternum 31.5 long, significantly not reaching hind edge of sternal shield (the distance 43.6). Epimerae II 42.4 long, with curved externally tips, not reaching hind edge of sternal shield (the distance 23.0). Coxal field II not enclosed. Ventrogenital shield 60.6 long, 46.0 wide; not touching sternal one (there is short distance between the shields). Coxal fields III enclosed, well-defined, touching each other on rather long distance (13.3) at median line of body. Ventrum long (19.4), distance between ventrum and genital shield very short (0.7). Genital shield separated from ventral one by weak-visible bound, latter curved posteriorly. *1a*, *3b*, *3a* and *g* (1.8 long) setiform; *4a* (diameter 3.1) are suckers. Anal plate 31.3 long, 39.5 wide. Fore suckers 7.8; central ones 9.0; hind (*ps<sub>1</sub>*) and lateral (*ps<sub>2</sub>*) 5.4, supplied with wedge-like inner sclerites protruding from hind edge of the plate (length 10.1 and 13.0, respectively); fore cuticular suckers 5.6x4.3; hind ones absent.

**Legs.** Length of femora–tarsi I–III (length of corresponding legs are in parenthesis) is as follows: 21.3, 15.7, 14.5, 33.9 (85.5); 19.4, 13.1, 12.6, 30.8 (75.8); 11.9, 7.8, 7.3, 15.7 (42.6), respectively. Spines absent. Elements of leg chaetom represented by setiform or hair-like setae or setae with slightly widened tips. Leg I: *mG* 7.8; ♂ >12.3; *gT* 10.1; *hT* 7.8; *ω<sub>1</sub>* 16.8 with slightly clavate tip, its length is approximately half of tarsal length; there are *ba* (9.0 long, represented by solenidion) and very short *ξ* (famulus) in the common “field” with *ω<sub>1</sub>*; *ω<sub>2</sub>* 5.6 long, situated posteriorly *ω<sub>1</sub>* near base of tarsus; *wa* moved proximally from *ra* u *la*; *e* 16.8 with developed “saucer”. *d* III–IV long (*d* IV longer than leg IV and *d* III longer than tarsus III), situated paramedially on tarsi III–IV. *f* III–IV widened at tips. *e* IV longer than tarsus IV. Chaeto- and so

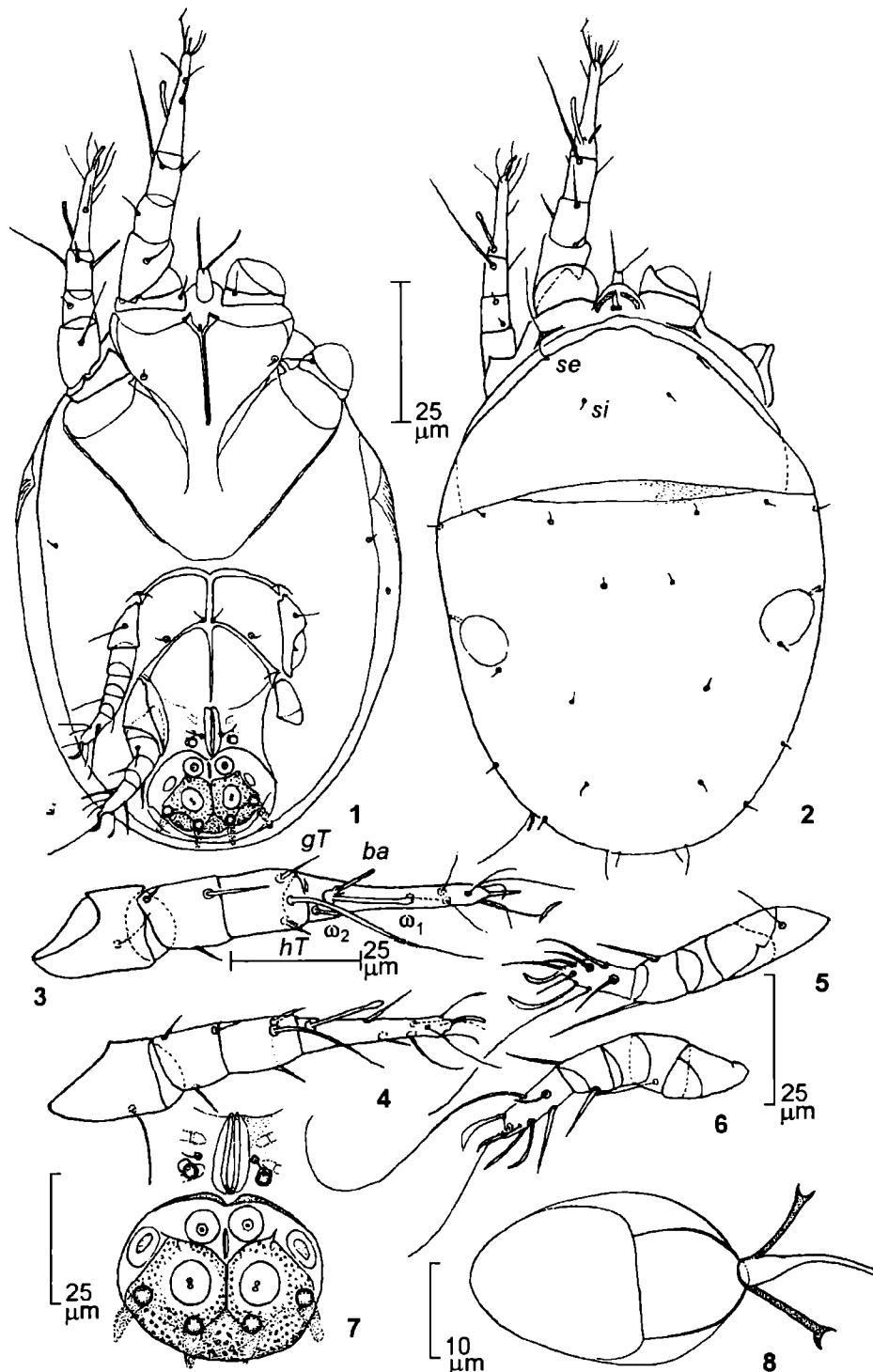


Fig. 1. *Schwiebea (Schwiebea) longibursata*, hypopus and female: 1 – ventral view; 2 – dorsal view; 3–6 – norms I–IV, respectively; 7 – anal plate; 8 – bursa copulatrix of female.

Рис. 1. *Schwiebea (Schwiebea) longibursata*, гипопус и самка: 1 – снизу; 2 – сверху; 3–6 – нормы I–IV, соответственно; 7 – анальный диск; 8 – бурса copulatrix самки.

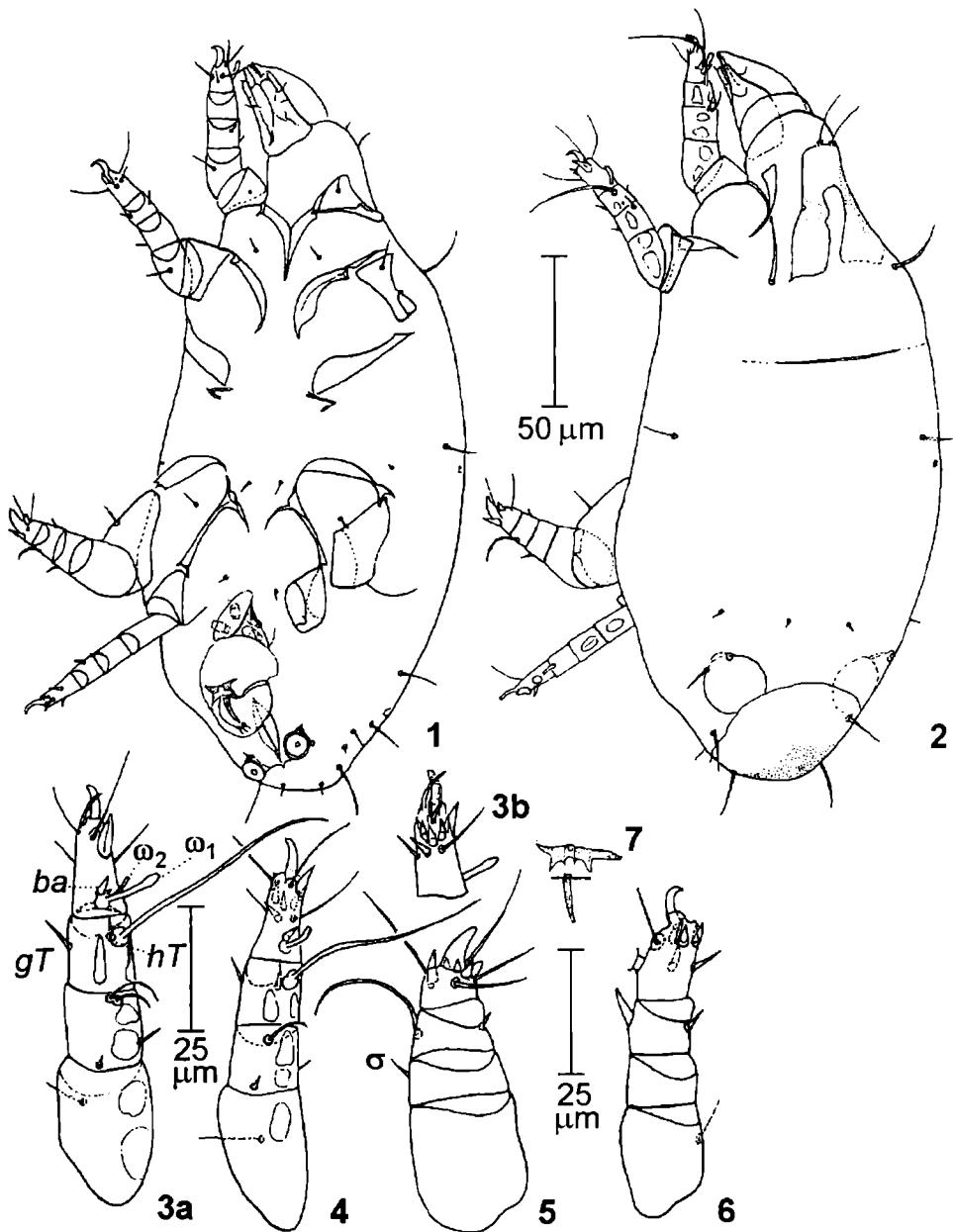


Fig. 2. *Schwiebea (Schwiebea) longibursata*, heteromorphic male: 1 — ventral view; 2 — сверху; 3 — нога I (а — сверху; б — лапка снизу); 4–6 — ноги II–IV, соответственно; 7 — гениталии.

Рис. 2. *Schwiebea (Schwiebea) longibursata*, heteromorphic male: 1 — ventral view; 2 — сверху; 3 — нога I (а — сверху; б — лапка снизу); 4–6 — ноги II–IV, соответственно; 7 — гениталии.

lenidiotaxy of legs I–IV (trochanters–tarsi) is as follows: 1–1–2+(1)–2+(1)–8+(3+1); 1–1–2+(1)–2+(1)–9+(1); 1–0–0+1+(1)–8; 0–1–0+1+(1)–8.

Length of idiosoma 188.9–215.6, width 115.8–147.7, length of idiosoma/width 1.42–1.67 (n=6). Length of sternum (1) is 29.1–37.5; distance between sternum and ventogenital shield (2) is 35.6–48.4; (2)/(1)=0.95–1.41 (n=6). Length of ventrum (1) is 18.2–24.2, distance between ventrum and genital shield (2) is 1.2–2.9; (1)/(2)=7.27–16.6 (n=6).

**Female.** Idiosoma 312.9–368.1 long, 147.2–184.1 wide (n=6). Bursa copulatrix (Fig. 1,δ) with rather long tube. Proximal end of tube gradually turns into bell-shaped structure (width 2.57). Dilatable sac is enveloped by thin walled shell. The sac divided on two parts. First part comparatively better sclerotized, 8.38 long, 10.07 wide; while second part is slightly longer and wider than the first one. Chitinized openings of oviducts 8.95 long, with semicircular incisions on tips.

**Heteromorphic male** (Fig. 2.). Idiosoma 284.3 long, 133.2 wide. Incision of propodosomal shield is approximately 2/3 of shield length. Setae *ve*, *si*, *c*<sub>1</sub>–*c*<sub>3</sub> (*c*<sub>3</sub> represented by alveoli), *d*<sub>1</sub>, *ps*<sub>1</sub>–*ps*<sub>3</sub> and *ad*<sub>1</sub>–*ad*<sub>3</sub>, absent. Propodosoma 104.1, hysterosoma 180.2 long. Length of *vi* 21.8, *se* 30.3, *cp* 17.1, *e*<sub>1</sub> 17.4, *h*<sub>1</sub> 24.5, *h*<sub>2</sub> 17.4. *e*<sub>2</sub> and *d*<sub>2</sub>, represented by microsetae. Legs and leg elements shown in Figs 2,3–6. Solenidion  $\omega_3$  (7.3) longer than in female. Length of leg I–IV podomeres (length of corresponding leg are in parenthesis): 24.9, 16.2, 13.3, 18.9 (73.4); 24.7, 14.8, 12.1, 18.2 (69.8); 25.4, 9.0, 9.4, 17.0 (60.8); 21.6, 11.6, 11.1, 16.5 (60.8). Chaeto- and solenidiotaxy of legs I–IV (trochanters–tarsi) is as follows: 1–1–2+(2)–2+(1)–12+(3+1); 1–1–2+(1)–2+(1)–13+(1); 1–0–(1)–1+(1)–10; 0–1–0–1+(1)–8+2.

**Distribution.** Germany (Turk & Turk, 1957); Austria; Belgium; Russia: Moscow and Irkutsk Regions, Primorskiy Kray, Sakhalin (Bugrov, 1995, 1997); South Korea (first record).

**Biology.** Adults inhabit decaying coniferous (*Picea*, *Pinus*) and leaf (*Betula*) trees (under bark). Hypopi had been collected on *Lithobius forficatus* Linnaeus, 1758 (Lithobiomorpha, Lithobiidae), *Poecilus cupreus* Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Carabidae), *Dorcus parallelopedipes* Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Lucanidae), *Dictyoptera aurora* Herbst, 1884 (Coleoptera, Cantharididae), *Cis boleti* Scopoli, 1763 (Coleoptera, Ciidae), *Hylobius abietis* Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Curculionidae), *Lasius fuliginosus* (Latreille, 1798) (Hymenoptera, Formicidae) (Turk & Turk, 1957 for *S. nova*, see below), *Necrodes asiaticus* and *Pemphredon inornatus*.

### *Schwiebea (Schwiebea) nova* (Oudemans, 1906) (Figs 3–4)

*Schwiebea nova*: Turk & Turk, 1957: 131, Figs 83–84 (part.); Černý & Samšiňák, 1971: 511, Fig. 58.

*Troupeauia nova*: Zachvatkin, 1941: 220, Figs 370–371; Fain, 1976b: 129, Figs 20–24.

*Schwiebea (Meginnietta) rossica* Zachvatkin, 1941: 205, Figs 199–200, 347, 351, **syn. n.**

*Schwiebea (Jacotietta) rossica*: Fain, 1982: 361; Karg, 1987: 145; Bugrov, 1995: 73.

*Schwiebea rossica*: Tareev, 1970: 9.

Holotype (hypopus) is kept in the Rijksmuseum of Leiden, Netherlands.

**Material.** 10 ♀, 5 heteromorphic ♂, 2 homeomorphic ♂, Russia, Irkutsk Region, Bratsk, mixed forest, under bark of fallen birch (*Betula*), 15.10.1995; 1 hypopus, Primorskiy Kray, 3 km E Rettikhovka, ex *Laphria flava* Linnaeus, 1758 (Diptera, Asilidae), 23.07.1990 (N. Kurzenko leg.); 2 ♀, about 50 hypopi, Russia, Vladivostok, vc. Botanical Garden, in decaying bracket-fungus *Ganoderma applanatum* (Pers. ex Wallr.) Pat. (Aphyllophorales, Polyporaceae), 21.05.1995; 6 ♀, 2 ♂, 1 hypopus and other developmental stages with *Boletoglyphus extremiorientalis* Klimov (Acariformes, Acaridae), same locality, 26.08.1995; 1 hypopus with *Calvolia bulgarica* Štorkán, 1935 (Acariformes, Winterschmidtiidae) ex *Chrysis* sp. (Hymenoptera, Chrysididae), Primorskiy Kray, Khasan Distr., Novokachalinsk, 23.07.1995 (A. Lelej leg.); 1 hypopus ex *Platycerus caraboides* Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Scarabaeidae), Novosibirsk Region, Maslyaninsky Distr., Matreny river, without date (Grigor'ev leg.).

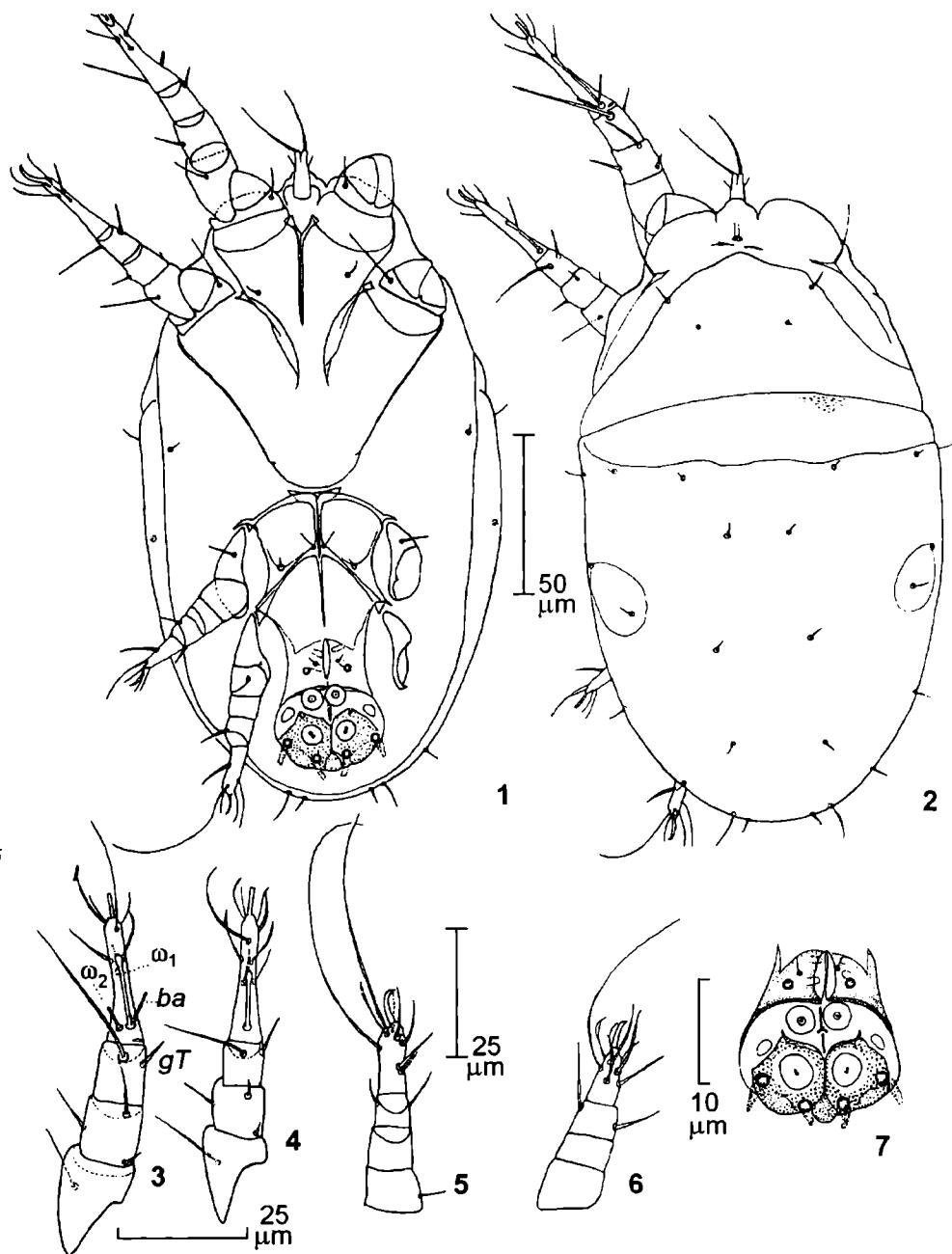


Fig. 3. *Schwiebea (Schwiebea) nova*, hypopus: 1 — ventral view; 2 — dorsal view; 3 — anal plate; 4—7 — legs I—IV, respectively.

Рис. 3. *Schwiebea (Schwiebea) nova*, гипопус: 1 — снизу; 2 — сверху; 3 — анальный диск; 4—7 — ноги I—IV, соответственно.

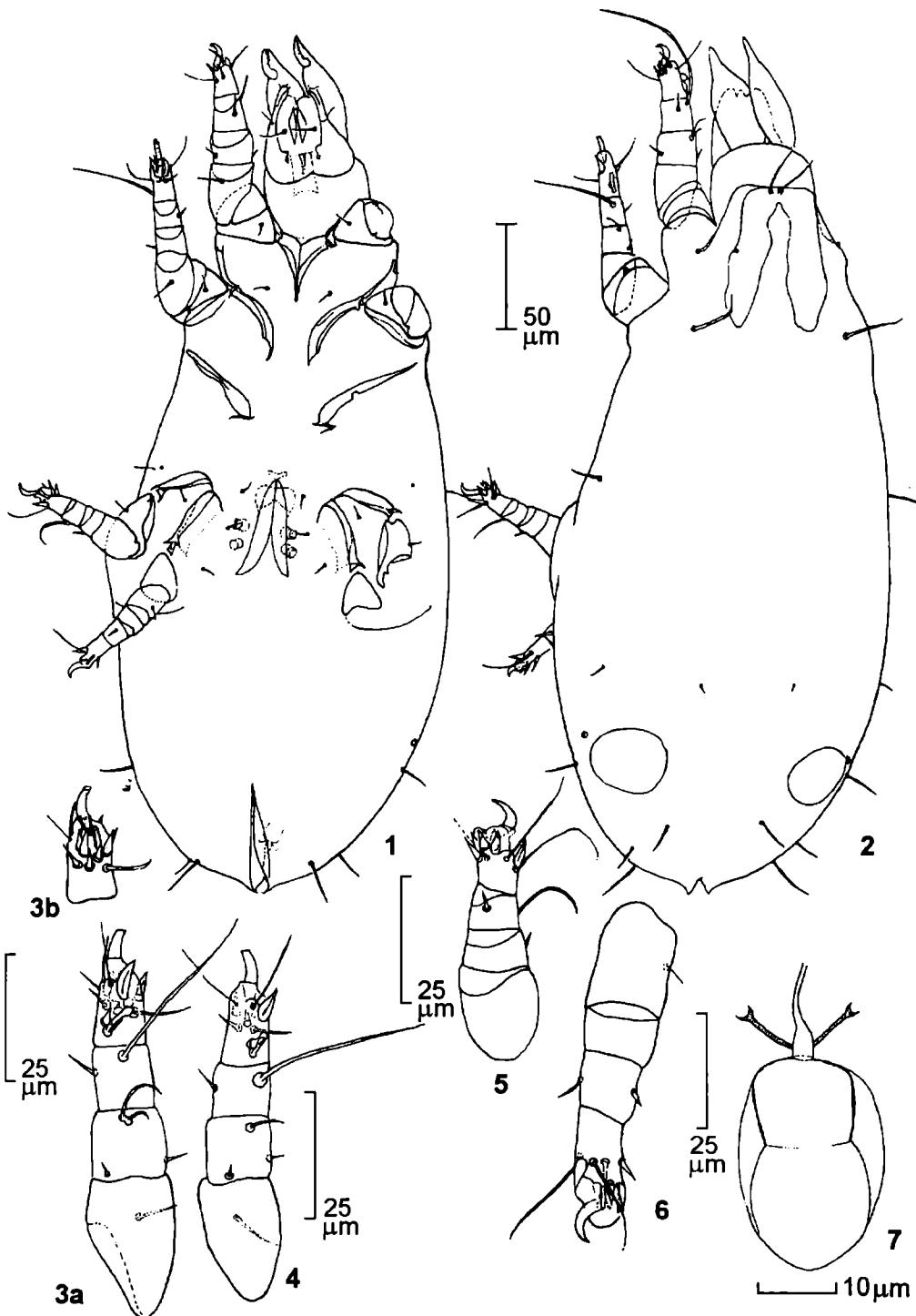


Fig. 4. *Schwiebea (Schwiebea) nova*, female: 1 – ventral view; 2 – dorsal view; 3 – leg I (a – dorsal view; b – tarsus, ventral view); 4–6 – legs II–IV, respectively; 7 – bursa copulatrix.

Рис. 4. *Schwiebea (Schwiebea) nova*, самка: 1 – снизу; 2 – сверху; 3 – нога I (а – сверху; б – лапка снизу); 4–6 – ноги II–IV, соответственно; 7 – бурса copulatrix.

Originally the species had been described on hypopi only, later A. Zachvatkin (1941) has described adults (females and heteromorphic males) under the name *S. rossica* Zachvatkin. E. Turk & F. Turk (1957) redescribed both adults and hypopi but probably these authors dealt with two closely related species (adults which they described posses one tibial seta (seta *hT* being absent) as in *S. nova* but hypopi had two tibial setae (*hT* and *gT*) as in *S. longibursata*). Finally, A. Fain (1976b) gave redescription of holotype specimen (hypopus) from Oudemans's collection. Owing to lack of adequate descriptions of both adults and hypopi of *S. nova* (beside Fain, 1976b for hypopi only) and possibility of geographical intraspecific morphological variation in the species, adults (females only) and hypopi are briefly redescribed below.

**Hypopus** (Fig. 3). Body ovoid. Surface smooth.

Gnathosoma as in *S. longibursata*. Idiosoma 201.8 long, 115.8 wide. Rostrum well-developed, not flanked by two sclerites. Arrangement of *vi*, *se* (6.1), *si* and *scx* (23.0) as in *S. longibursata*. Propodosomal shield 50.1, hysterosomal one 133.2 long. Distance between several setae is as follows: *se*—*se* 46.0, *si*—*si* 29.1, *c<sub>1</sub>*—*c<sub>1</sub>* 49.7, *d<sub>1</sub>*—*d<sub>1</sub>* 19.4, *e<sub>1</sub>*—*e<sub>1</sub>* 32.7, *h<sub>1</sub>*—*h<sub>1</sub>* 32.7. Coxal skeleton as in *S. longibursata*, but weak-developed triangle median sclerites near anterior edge of ventrogenital shield is present and distances between sternum and ventrogenital shield and between ventrum and genital shield are longer (see below). Sternal shield 90.8 long and wide. Sternum 33.9, epimerae II 37.5, epimerites II 49.7 long. Distance between epimerites II and hind edge of sternal shield 29.1. Length of *h<sub>3</sub>* 12.1. Ventrogenital shield 62.2 long, 46.0 wide. *I<sub>a</sub>*, *3b*, *3a* and *g* setiform; *4a* represented by suckers. Coxal fields III touch each other on the distance 14.5; ventrum 21.8 long. Anal plate 26.6 long, 36.3 wide; anterior suckers 7.3; central suckers 7.3, with touching each other pores; hind suckers (*ps<sub>1</sub>*) 4.4; lateral suckers (*ps<sub>2</sub>*) 4.8; two latter elements supplied with inner well-sclerotized wedge-like sclerites 9.7 and 10.9 long, respectively.

Structure of arrangements of leg elements as in *S. longibursata*, but  $\omega_2$  placed on the level of  $\omega_1$  (or slightly basally) and tibiae I—II bearing with 1 seta (*gT*), seta *hT* absent. Length of leg I—IV podomeres (length of corresponding leg is in parenthesis) is as follows: 21.8, 12.8, 13.3, 27.9 (75.8); 20.8, 10.9, 10.7, 26.6 (69.0); 11.9, 7.3, 8.5, 14.5 (42.1); 9.7, 7.3, 8.5, 15.7 (41.2), respectively. Legs I (all measurements are given for length of tarsus I 30.2): *mG* 7.8, *cG* 5.6,  $\sigma$  11.7; *gT* 6.7,  $\phi$  34.7;  $\omega_1$  15.4,  $\omega_2$  4.5, *ba* (solenidion) 13.4, *e* 14.5 long. Chaeto- and solenidiotaxy of legs I—IV (trochanters—tarsi) is as follows: 1—1—2+(1)—1+(1)—8+(3+1); 1—1—2+(1)—1+(1)—9+(1); 1—0—0—1+(1)—8; 0—1—0—1+(1)—8.

Length of idiosoma 171.8—208.6, width 101.8—126.4, length of idiosoma/width 1.6—1.8 (n=13). Length of sternum (1) is 29.1—33.7; distance between sternum and ventrogenital shield (2) is 46.0—53.8; (2)/(1)=1.37—1.83 (n=13). Length of ventrum (1) is 19.4—21.8, distance between ventrum and genital shield (2) is 3.1—6.3; (1)/(2)=3.19—6.15 (n=13).

**Female** (Fig. 4). Body elongate. Idiosoma 355.1 long, 159.9 wide.

Incision of propodosomal shield almost subdivided the shield on two halves. *scx* short, weak-developed. Following setae absent on idiosoma: *ve*, *si*, *c<sub>1</sub>*—*c<sub>3</sub>*, (*c<sub>3</sub>* represented by alveoli), *d<sub>1</sub>*, *ps<sub>1</sub>*—*ps<sub>3</sub>* and *ad<sub>1</sub>*—*ad<sub>3</sub>*. Length of some setae: *vi* 20.8, *se* 29.1, *cp* 17.0, *d<sub>2</sub>* 7.0, *e<sub>2</sub>* 18.2, *h<sub>1</sub>* 15.0, *h<sub>2</sub>* 13.3, *h<sub>3</sub>* 21.8. Setae *e<sub>1</sub>* and *d<sub>2</sub>* very short, represented by micro-setae. Bursa copulatrix rather long. Tube gradually turns into bell-shaped structure (width 1.57) at proximal end. Dilatable sac enveloped by thin walled shell. The sac divided on two parts. First part comparatively better sclerotized, 11.8 long, 10.07 wide; while second part is slightly longer and wider than the first one. Chitinized openings of oviducts 6.71 long, with semicircular incisions on tips.

**Legs.** Arrangement, proportions and structure of leg I—IV elements are shown in Figs 4,3—6. *ba* on tarsi I—II placed in common with  $\omega_1$  "field". Length of leg I—IV podomeres (length of corresponding leg is in parenthesis): 32.0, 17.0, 14.5, 20.6 (84.0);

31.5, 12.8, 12.1, 20.1 (76.5); 21.3, 7.3, 9.7, 17.0 (55.2); 20.6, 7.3, 9.7, 18.6 (56.2), respectively. Chaeto- and solenidiotaxy of legs I–IV (trochanters–tarsi) is as follows: 1–1–2+(2)–1+(1)–12+(3+1); 1–1–2+(1)–1+(1)–12+(1); 1–0–(1)–1+(1)–10; 0–1–0–1+(1)–10.

Length of idiosoma 343.6–392.6, width 141.1–196.0 (n=8). Length of some setae is as follows:  $v_1$  20.8–27.9,  $s_1$  26.6–33.9,  $c_1$  17.0–24.2,  $d_2$  4.8–7.8,  $e_2$  15.2–24.2,  $h_1$  14.5–17.7,  $h_2$  13.3–19.4,  $h_3$  19.4–24.2.

**Distribution.** Germany: Bremen (Turk & Turk, 1957); Greece (Mahunka, 1972); Russia: European part (Zachvatkin, 1941; Bugrov, 1995), Novosibirsk and Irkutsk Regions (first record), Primorskiy Kray (Tareev, 1970).

**Biology.** The species (adults and hypopi) inhabits forest litter, fungi (without indefinite species), decaying coniferous (*Picea*, *Pinus*) and leaf (*Betula*) trees (under bark) (Bugrov, 1997). Hypopi are associated (probably non-obligately) with the insects inhabited similar habitats: *Hylobius abietis*, *Ectemnius (Ectemnius) guttatus* (van der Linden, 1829) (=*Crabro spinicollis* Herrich-Schäffer) (Hymenoptera, Sphecidae) (Zachvatkin, 1941), *Chrysis* sp., *Platycerus caraboides* and *Laphria flava*. In Far East this species had been collected on bracket-fungus *Ganoderma applanatum*.

**Remark.** All authors (beside E. Turk & F. Turk, 1957) describing *S. nova* have noted that setae  $e_1$  (= $d_3$ ) and  $d_2$  (= $l_2$ ) being absent in adults. These setae being present in my material (represented by microsetae). Probably, owing to small sizes these setae had been omitted or certain populations of *S. nova* have these setae and other ones have not.

*S. longibursata* and *S. nova* are closely related species. They differential characters are provided in the identification key below.

#### Key to *S. longibursata* and *S. nova* (adults)

- 1(2). Tibiae I–II with two spines. Length of incision of propodosomal shield is approximately two third of the length of shield. Chitinized openings of oviducts in females is longer 7  $\mu$  and approximately equal with width of dilatable sac of bursa copulatrix or slightly shorter ..... *S. longibursata* Fain et Wauthy, 1979
- 2(1). Tibiae I–II with one spine. Incision of propodosomal shield is slightly shorter than length of the shield. Chitinized openings of oviducts in females is shorter 7  $\mu$  and clearly shorter than width of dilatable sac of bursa copulatrix ..... *S. nova* (Oudemans, 1906)

#### Key to *S. longibursata* and *S. nova* (hypopi)

- 1(2). Tibiae I–II with two setae. Rostrum is flanked by dark sclerites. Anteriomedian triangle sclerite being absent near ventrogenital shield. Distance between sternum and ventrogenital shield is 36–48  $\mu$ ; distance between ventrum is 7–17  $\mu$ . Length of idiosoma/width is 1.4–1.7. Solenidion  $\omega_2$  is often placed posteriorly from the level of  $\omega_1$  ..... *S. longibursata* Fain et Wauthy, 1979
- 2(1). Tibiae I–II with one seta ( $g_7$ ). Sclerite near lateral edges of rostrum being present. Anteriomedian triangle sclerites near ventrogenital shield is developed (but weak visible). Distance between sternum and ventrogenital shield is 46–53  $\mu$ ; distance between ventrum is 3–6  $\mu$ . Length of idiosoma/width is 1.6–1.8. Solenidion  $\omega_2$  is placed near the level of  $\omega_1$  ..... *S. nova* (Oudemans, 1906)

#### Subgenus *Robinisca* Zachvatkin, 1941, stat. n.

*Robinisca* Zachvatkin, 1941: 215 (part.).

*Schwiebea*: Zachvatkin, 1941: 200 (as subgenus, part.); Tareev, 1970: 9 (part); Fain, 1976a: 305 (as subgenus, part.); 1976b: 122 (part.); Fain, 1982: 360 (as subgenus, part.); Karg, 1987: 144 (as subgenus, part.); Bugrov, 1995: 68 (as subgenus, part.).

*Jacotiella* Fain, 1976a: 305 (as subgenus, part.); 1982: 361 (as subgenus, part.); Karg, 1987: 145 (as subgenus, part.); Bugrov, 1995: 70 (as subgenus, part.); 1997: 152 (as subgenus, part.).

Type species: *Tyroglyphus mycolichus* Oudemans, 1912 by original designation.

**Species included** (the species marked by **comb. n.** are transferred from subgenus *Schwiebea* if otherwise indicated): *S. (R.) capitata* (Mahunka, 1979), **comb. n.** (transferred from *Caloglyphus*); *S. (R.) danielopoli* Fain, 1982, **comb. n.**; *S. (R.) elongata* (Banks, 1906); *S. (R.) euryonympha* (Oudemans, 1911); *S. (R.) armata*

(Mahunka, 1979), comb. n. (transferred from *Caloglyphus* (=*Sancassania* Oudemans, 1916, part.); *S. (R.) kuriensis* Bugrov, 1990, comb. n.; *S. (R.) parallela* (J. Müller, 1860); *S. (R.) receptacula* Manson, 1972; *S. (R.) sakhalinensis* Bugrov, 1990, comb. n.; *S. (R.) scalops* Oudemans, 1924; *S. (R.) similis* Manson, 1972; *S. (R.) zingiberi* Manson, 1972; (?)*S. (R.) italicica* Oudemans, 1924.

**Remarks.** The genus *Robinisca* Zachvatkin, 1941 (type species: *Tyroglyphus mycolichus* Oudemans, 1912) had been created for several species described on hypopi only. All these species beside *R. mycolicha* belong to the genus *Viedebantia* Oudemans, 1927. Adults representatives of *Robinisca* (they are described below) shared all characters of the genus *Schwiebea* (s. l.). Certain characters (i. e. placement of  $\omega_1$  and  $ba$  on tarsi I, setation of genu III) of both adults and hypopi of the subgenus resembles this subgenus to genus *Rhizoglyphus* Claparede, 1869. Adults of the subgenus differ from those of the genus *Rhizoglyphus* by absence of several anterior ( $c_1-c_3$ ) and addanal ( $ad_1-ad_3$ ) setae of hysterosoma and in female only by absence of pseudanal setae ( $ps$ ).

### *Schwiebea (Robinisca) neomycolicha* Klimov, sp. n. (Figs. 5–7)

**Material.** Holotype: ♀, culture, on potato 14.08.1997 (culture were begun with adults which were collected on decaying bracket-fungus *Polyporellus badius* (Pers. ex S. F. Gray) Imazeki (Aphyllophorales, Polyporaceae) from Kedrovaya Pad' reserve (Primorskiy Kray, Russia). Paratypes: 14 ♀, 7 ♂ (heteromorphic), on the same slide as the holotype; approximately 45 hypopi, same data, (mounted on the other slide). Type material is deposited in the Institute of Biology and Pedology, Vladivostok, Russia. Supplementary material: about 50 specimens (including females, heteromorphic males and 1 homeomorphic male) from the same culture.

**Hypopus** (Fig. 5). Gnathosoma elongate, 28.5 long, 6.0–10.1 wide at the tip and base, respectively; lateral edges almost parallel; bearing with 2 conspicuous pair of setae: apical lateral spines (5.6) and ventral paramedian setiform setae. Basal "segment" 22.3, distal solenidia 30.5 long.

Idiosoma 230.1 long, 167.1 wide (length/width ratio 1.38), with fine punctuation. Propodosomal length 31.5. Length of hysterosoma/length of propodosoma 6.3. Propodosoma with small rostrum; *vi* placed on tip of the rostrum, short, touching each other by bases; *ve* and *scx* absent; *si* placed slightly before *se*, shorter than latter.

Setal set complete. All hysterosomal setae (including  $h_3$ ) represented by microsetae. Openings of opisthosomal glands are on the level of  $h_2$  – hind edge of sternal shield. Sternal shield 83.6 long, 118.7 wide. Coxal fields II enclosed; epimerae II almost touching hind edge of sternal shield, sternum 53.7 long, ending slightly before epimerae II. Ventral shield well defined, 78.2 long, 80.0 wide, touching sternal shield; ventrum 42.5 long, beginning on the fore angles of coxal fields IV; coxal fields III–IV enclosed; between internal edges of coxal fields III is narrow space. Genital shield separated from ventral one (but frequently its bound transparent and not clearly visible). Diameter of *1a*, *3b*, *4a* (all suckers): 4.1, 4.5, 4.9, respectively. Region of weak but fine punctuation located on median line of the venter (both on sternal and ventral shields). Anal plate 34.7 long, 47.0 wide; Ratio of its width/width of idiosoma 3.6. Fore suckers 7.8; central suckers 9.1x8.6; hind ones 6.7; lateral 6.9; fore cuticular suckers 9.2x6.2. There are large (5.6x3.4) cupules (*ih*) on the level of hind edge of anal plate.

Leg I 99.3 long; lengths of podomeres (femur–tarsus): 24.0, 21.8, 14.5, 46.0; seta of femur (*vF*) widened basally; tibial setae (*gT*, *hT*) both spiniform;  $\omega_1$  long, reaching 1/2 of tarsus;  $\omega_2$  short, touching  $\omega_1$  by its base;  $ba$  represented by solenidion (but it is not  $\omega_3$ ), reaching tip of tarsus; *wa* and *ra* elongate, spiniform; *la* setiform; *vsc* dilated apically. Leg II 84.8 long; lengths of podomeres (femur–tarsus): 26.6, 19.4, 12.6, 29.0; seta of femur (*vF*) widened basally; *gT* and *hT* spiniform;  $\omega_1$  long, reaching 2/3 of tarsus;  $ba$  short (represented by seta) not reaching tip of tarsus; *wa*, *ra* and *la* elongate spiniform; *vsc*, *e* and *f* widened apically. Tarsi III with 7 spines and 1 seta; tarsus IV similar to tarsus III, but the parabasal ventral spine is little longer. Chaeto- and soleniodiotaaxy of legs I–IV (trochanters–tarsi) is as follows: 1–1–2+(1)–2+(1)–8+(3), 1–1–2+(1)–2+(1)–8+(1), 1–0–1–1+(1)–8, 0–1–0–1+(1)–8.

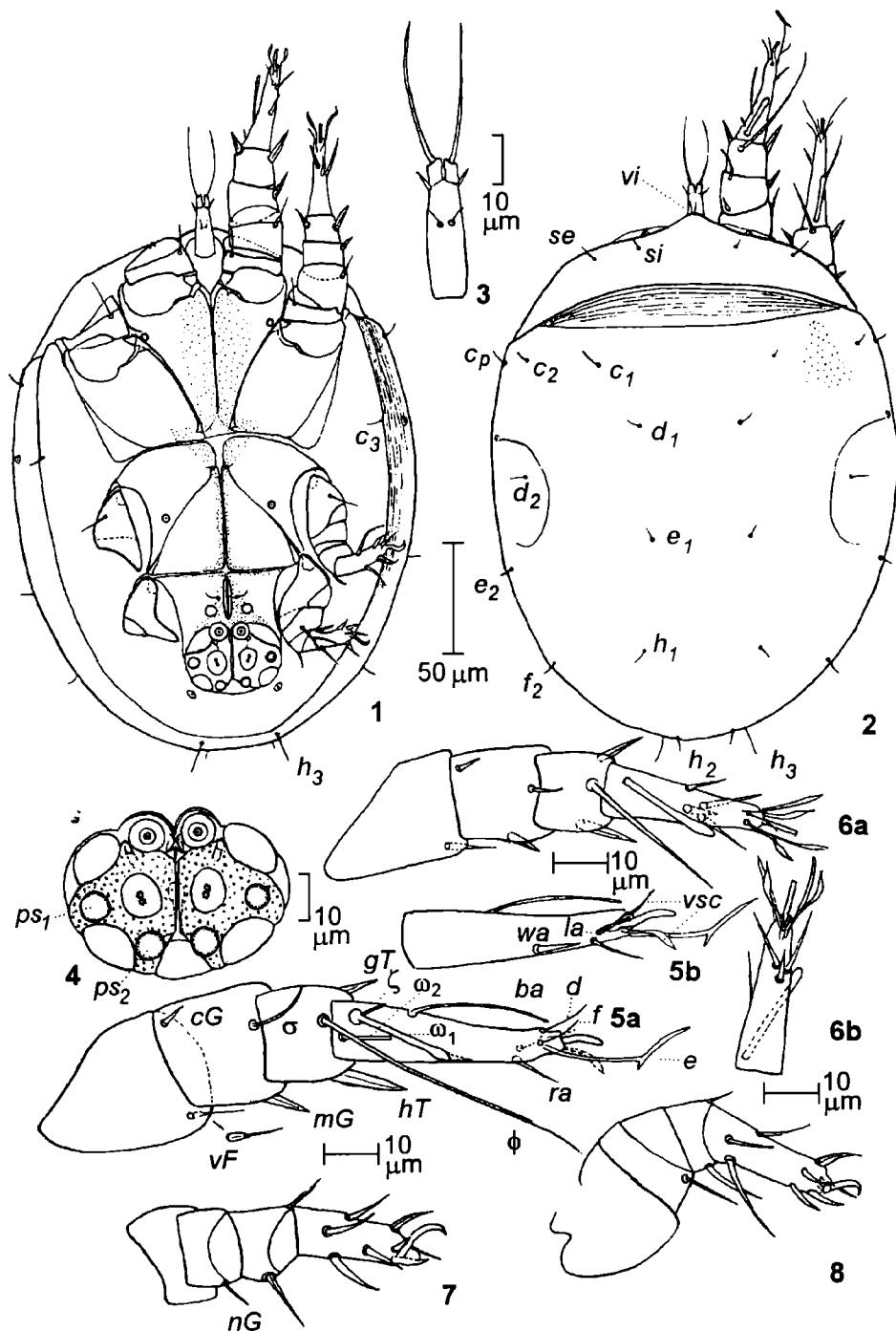


Fig. 5. *Schwiebea (Robinisca) neomycolicha*, sp. n., hypopus: 1 – ventral view; 2 – dorsal view; 3 – gnathosoma; 4 – anal plate; 5–6 – leg I–II, respectively (a – dorsal view; b – tarsus, ventral view); 7–8 – legs III–IV, respectively.

Рис. 5. *Schwiebea (Robinisca) neomycolicha*, sp. n., гипопус: 1 – снизу; 2 – сверху; 3 – гнатосома; 4 – анальный диск; 5–6 – ноги I–II, соответственно (а – сверху; б – лапка, снизу); 7–8 – ноги III–IV, соответственно.

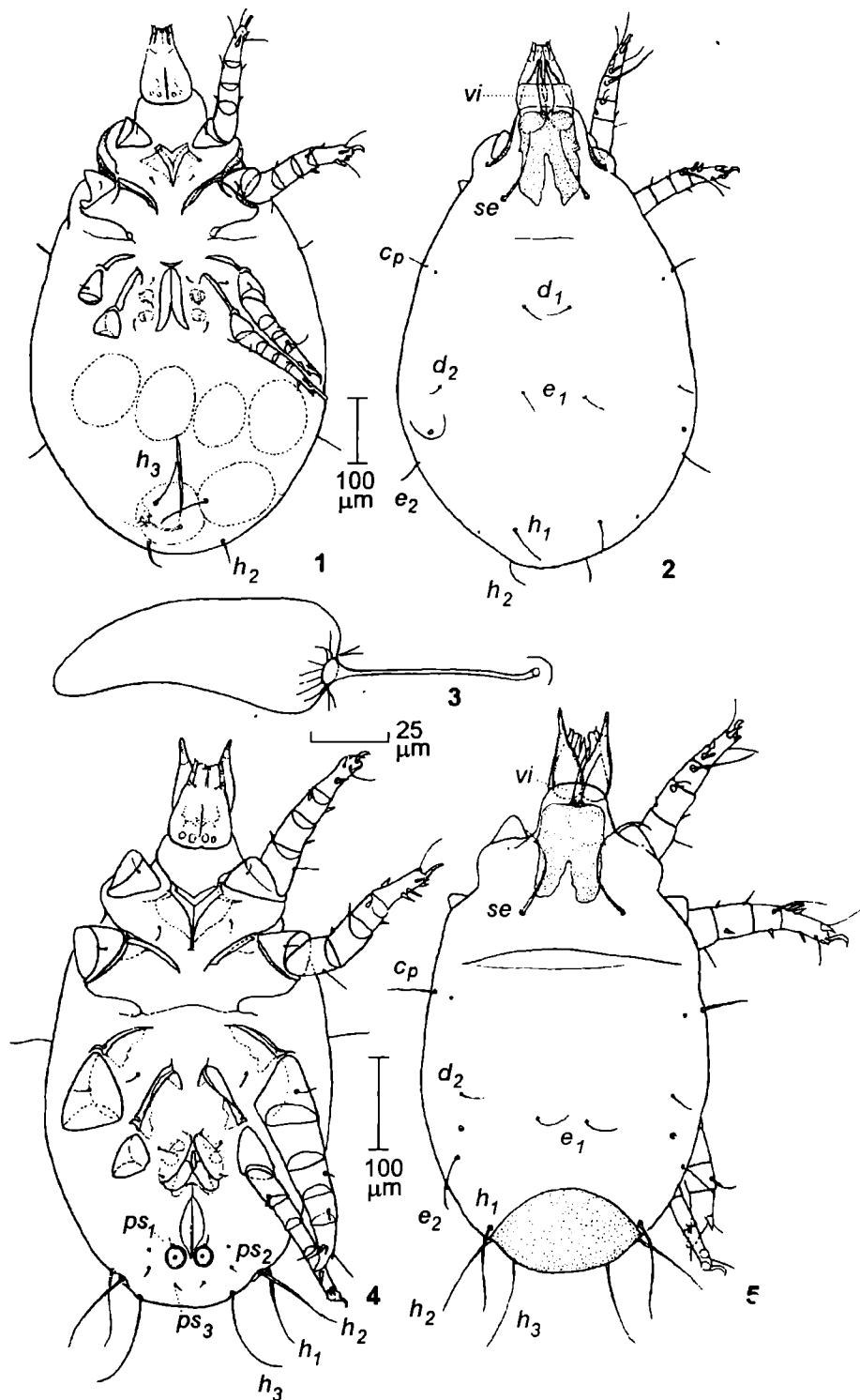


Fig. 6. *Schwiebea (Robinisca) neomycolicha*, sp. n., female and heteromorphic male: 1–3 – female (1 – ventral view; 2 – dorsal view; 3 – bursa copulatrix); 4–5 – heteromorphic male (4 – ventral view; 5 – dorsal view).

Рис. 6. *Schwiebea (Robinisca) neomycolicha*, sp. n., самка и гетероморфный самец: 1–3 – самка (1 – снизу; 2 – сверху; 3 – бурса копуляции); 4–5 – гетероморфный самец (4 – снизу; 5 – сверху).

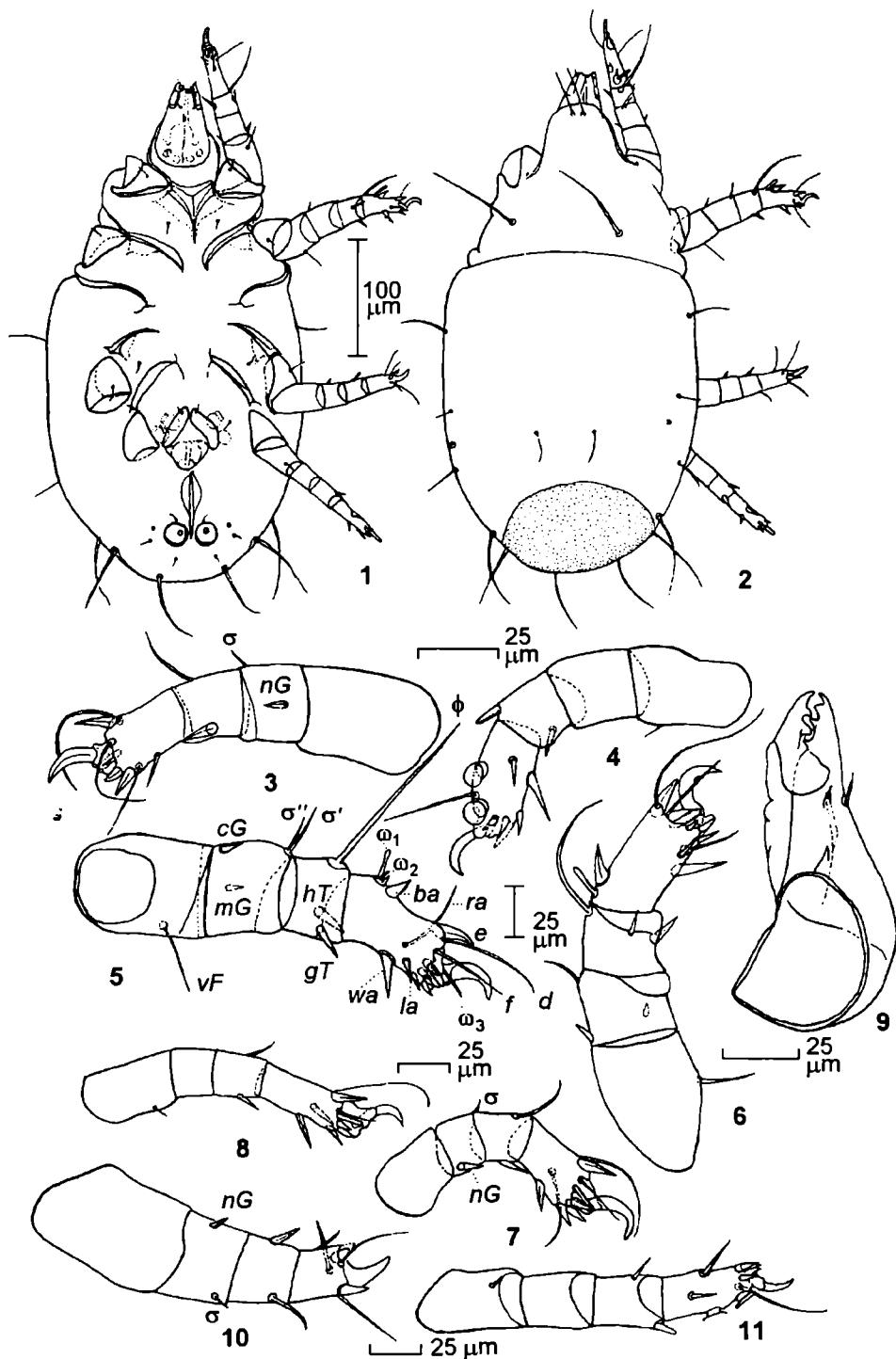


Fig. 7. *Schwiebea (Robinisca) neomycolicha*, sp. n., adults: 1–4 – гомеоморфный самец (1 – снизу; 2 – сверху; 3 – нога III; 4 – нога IV); 5–9 – самка (5–8 – ноги I–IV, соответственно; 9 – хелицера); 10–11 – гетероморфный самец (10 – нога III; 11 – нога IV).

Рис. 7. *Schwiebea (Robinisca) neomycolicha*, sp. н., взрослые: 1–4 – гомеоморфный самец; 1 – снизу; 2 – сверху; 3 – нога III; 4 – нога IV; 5–9 – самка (5–8 – ноги I–IV, соответственно; 9 – хелицера); 10–11 – гетероморфный самец (10 – нога III; 11 – нога IV).

Idiosoma 171.8–269.9 long, 130.0–200.0 wide; length of idiosoma/width 1.27–1.43; hysterosomal length/propodosomal length 4.76–7.69 (n=17).

**Female, holotype** (Figs 6.1–4, 7.5–9). Body length 812.2; idiosoma 728.8 long, 454.0 wide. Length of idiosoma/width 1.61.

**Gnathosoma.** Paraxial face of chelicera with 1 elongate spiniform seta and 2 protuberances (Fig. 7,9). Fixed digit with 3 teeth, movable one with 2 teeth. Subcapitulum with 2 pair of characteristic “windows” which placed ventrally near base of subcapitulum. Ventral seta *a* (after Hammen, 1982) setiform; dorsal one (*e*) represented by flattened spine.

**Propodosoma** with two pairs of setae (*vi* and *se*). *scx* represented by small processes, almost reduced. *se* 138.1 long. Propodosomal shield with incision on its hind edge; incision reaching 1/2 of the shield. Hysterosoma bearing with incomplete setal set. *c<sub>1</sub>*–*c<sub>3</sub>* and *f<sub>2</sub>* absent. Length of *c<sub>p</sub>* 79.9, *d<sub>1</sub>* 36.3, *d<sub>2</sub>* 26.6, *e<sub>1</sub>* 56.9, *e<sub>2</sub>* 47.2, *h<sub>1</sub>* 64.2, *h<sub>2</sub>* 53.2, *h<sub>3</sub>* 92.0. Distance between some setae is as follows: *se*–*se* 147.7, *d<sub>1</sub>*–*d<sub>1</sub>* 82.3, *e<sub>1</sub>*–*e<sub>1</sub>* 87.2, *h<sub>1</sub>*–*h<sub>1</sub>* 135.6. Pseudanal and addanal setae absent. Genital papillae: 29.1×30.8 (fore), 24.6×30.2 (hind). Bursa copulatrix as in Fig. 6,3; regular ornament of dilatable sac absent.

Legs I: *σ'* 32.1; *σ''* 19.6; *ω<sub>1</sub>* 19.0; *famulus* 6.2; *ω<sub>2</sub>* 7.8; *ba* 16.2 long; *ra* setiform. Legs II: *σ* 17.9; *ω<sub>1</sub>* 16.8; *ba* 20.1 long; *ra* setiform. *ba* on tarsi I–II placed separately from “*ω<sub>1</sub>* field”. Chaeto- and solenidiotaxy of legs I–IV (trochanters–tarsi) is as follows: 1–1–2+(2)–2+(1)–12+(2+1), 1–1–2+(1)–2+(1)–12+(1), 1–0–1+(1)–1+(1)–10, 0–1–0–1+(1)–10.

Body length 687.1–871.2, length of idiosoma 592.6–780.4, length of idiosoma/width 1.57–1.79 (n=22). *d*, in several specimens absent.

**Heteromorphic males** (Figs 6.4–5, 7.10–11). Idiosoma 527.6 long, 319.0 wide. Length of idiosoma/width 1.65. *vi* 92.0, *se* 130.8, *c<sub>p</sub>* 96.9, *d<sub>2</sub>* 18.2, *e<sub>1</sub>* 29.1, *e<sub>2</sub>* 50.9, *h<sub>1</sub>* 106.6, *h<sub>2</sub>* 118.7, *h<sub>3</sub>* 123.5. *d*, absent. Distance between some setae is as follows: *se*–*se* 113.8, *e<sub>1</sub>*–*e<sub>1</sub>* 60.6. Tarsus III with 4 setae and 3 spines. Second pair of pseudanal setae (*ps<sub>2</sub>*) placed near hind level of anal suckers. Tarsus IV with 3 setae, 4 spines and 2 suckers.

Body length 503.1–631.9, length of idiosoma 456.4–559.5, length of idiosoma/width 1.57–1.79 (n=16).

**Homeomorphic males** (n=1) Figs. 7.1–4. Body length 423.3; idiosoma 390.2 long 208.6 wide; length of idiosoma/width 1.87. *vi* 55.7, *se* 94.5, *c<sub>p</sub>* 60.6, *d<sub>2</sub>* 31.5, *e<sub>2</sub>* 37.5, *h<sub>1</sub>* 61.0, *h<sub>2</sub>* 77.5, *h<sub>3</sub>* 60.6. *d*, absent. Distance between some setae is as follows: *se*–*se* 92.0, *e<sub>1</sub>*–*e<sub>1</sub>* 53.3. Tarsus IV with 3 setae, 4 spines and 2 suckers.

**Differential diagnosis.** Females of new species are similar to *Schwiebea zingiberi* Manson, 1972 [China (including Hong Kong), Malaya] but differ in follows (character states of *S. zingiberi* are in parenthesis): bell-shaped structure of dilatable sac of bursa copulatrix is well developed (almost absent); pseudanal setae being absent (one pair is available); *ba* is shorter than *ω<sub>1</sub>* (both approximately of equal length); *h<sub>1</sub>* and *h<sub>2</sub>* are shorter than *h<sub>3</sub>* (*h<sub>1</sub>*, *h<sub>2</sub>*, *h<sub>3</sub>* are of equal length). Hypopi of *S. neomycolicha* are related to those of *S. zingiberi* and *S. mycolicha* Oudemans, 1912 but differ by solenidion *ba* which is long, reaching the tip of the tarsus (short, do not reach to tip of the tarsus in *S. zingiberi* and *S. mycolicha*); by apical spines of tarsi III–IV (setae in *S. zingiberi*; spines in *S. mycolicha*); by pores on central suckers of anal plate which do not touch each other (touching in *S. mycolicha*; do not touch in *S. zingiberi*).

**Etymology.** The specific name, *neomycolicha*, is derived from Greek adjective *neoσ* (new) and *mycolichus* (specific name of *Tyroglyphus mycolichus* Oudemans) with the reference to similarity of new species to *S. mycolicha*.

**Discussion.** Hypopi of new species are closely related to *Robinisca mycolicha*, type species of the genus, while the adults share all characters of the genus *Schwiebea*.

On the basis of presence of two solenidia on genu I ( $\sigma'$  and  $\sigma''$ ) they should be placed to the subgenus *Megninietta*. Therefore, genus *Robinisca* (part.) formally is an junior synonym of *Megninietta* (= *Jacotietta*). Comparison of hypopi of the new species and those of *S. nova* and *S. longibursata* Fain et Wauthy, 1979 (the species currently placed to *Jacotietta*) have revealed significant differences in several characters (i. e., placement of *se* and *si*; morphology of coxisternal and coxiventral skeleton and propodosomal shield; placement of  $\omega_1$  and *ba* on tarsi I; number of setae and solenidia on genua III). These characters are important for systematic even on generic level, so, the subdividing *Schwiebea* on subgenera on the basis of number of genual solenidia of legs I in adults is artificial.

### *Schwiebea (Robinisca) parallela* (J. Müller, 1860)

*Schwiebea parallela*: Samšiňák, 1958: 294.

*Schwiebea (Schwiebea) tshernyshevi* Zachvatkin, 1941: 201, Figs 329, 342–346; Tareev, 1970: 9; Fain, 1982: 360 (synonymized by K. Samšiňák, 1958).

*Schwiebea (Schwiebea) tchernichevi* (sic!): Bugrov, 1995: 69; 1997: 152.

*Schwiebea eurynymphae*: Turk & Turk, 1957: 129, Figs 80–82.

**Material.** 1 hypopus, Russia, Vladivostok, vc. Botanical garden, under bark of decaying tree, 14.05.1995; 3 hypopi, same locality, decaying bracket-fungus, ex *Cis jackuemartii* Mell. (Coleoptera, Ciidae), 22.05.1995; 4 ♀ 3 ♂ same locality, under bark of fallen tree, 22.05.1995; Russia, Kamchatka Region, vc. Petropavlovsk-Kamchatskiy, mouth of Krutoberezovaya river, ex unidentified Ichneumonidae (Hymenoptera), 4.07.1996 (Yu. Tshitjakov leg.); 1 hypopus, Russia, Kuril Islands, Paramushir, 4 km NW. Severo-Kuril'sk, ex *Nebria (Catonebria) catenulata banksi* Crotch, 1870 (= *Carabus nitidula* Fabricius) (Coleoptera, Carabidae), 5.08.1997 (A. Lelej & S. Storozhenko leg.); 1 hypopus ex *Nebria (Reductonebria) carbonaria* Eschscholtz, 1829, same data.

**Distribution.** Western Europe (Samšiňák, 1958); Ukraine (Zachvatkin, 1941); Russia: Moscow and Novosibirsk Regions (Bugrov, 1995, 1997), Primorskiy Kray (Tareev, 1970), Kunashir (Bugrov, 1995), Paramushir.

### Acknowledgements

I wish to express my thanks to Dr. A. Lelej for critical reading of the manuscript and collecting of the certain insects hosts, to Dr. P. Lehr and to Dr. A. Egorov for possibility to study they entomological collections, to Dr. N. Kurzenko, Dr. Yu. Storozhenko, Dr. P. Nemkov and Dr. Yu. Tshitjakov (all IBPV) for collecting of certain insect hosts, to Dr. A. V. Kompantzev (Severtzov Institute of Problems of Ecology and Evolution, Moscow) for identification of the beetle of the family Ciidae and Dr. E. M. Bulakh (IBPV) for identification of the bracket-fungi.

Černý V., Samšiňák K. [Nadkohorta Acaridae] / M. Daniel, V. Černý (eds.). Klíč zvířeny ČSSR. – 1971. – 4. – S. 496–529.

Bugrov S. A. [New species of the genus *Schwiebea* (Astigmata, Acaridae) from Russia and adjacent countries] // Zoologicheskiy zhurnal. – 1990. – 74, 6. – P. 61–75. [in Russian].

Bugrov S. A. [Free-living Astigmata (Acariformes) of the Moscow District fauna] // Zoologicheskiy zhurnal. – 1997. – 76, 2. – P. 147–156. [in Russian].

Fain A. Acariens recoltes par le Dr. J. Trave aux Iles subantarctiques. II. Familles Acaridae, Anoetidae, Ereynetidae et Tarsonenidae (Astigmates et Prostigmates) // Acarologia. – 1976a. – 18, 2. – P. 302–328.

Fain A. Notes on the species of the genus *Schwiebea* described by Oudemans (Acarina: Astigmata) // Zoolo-gische Mededelingen. Leiden. – 1976b. – 50. – P. 121–131.

Fain A. Notes sur le genre *Schwiebea* Oudemans, 1916 (Acarina, Astigmata, Acaridae) // Bulletin et Annales de la Societe Royale Entomologique de Belgique. – 1977. – 113, 10–12. – P. 251–276.

Fain A. Cinq especes du genre *Schwiebea* Oudemans, 1916 (Acari, Astigmata) dont trois nouvelles decouvertes dans des sources du sous-sol de la ville de Vienne (Autriche) au cours des travaux du metro // Acarologia. – 1982. – 23, 4. – P. 359–371.

- Fain A., Wauthy G. Les Acaridae (Acari, Astigmata) d'horizons hémiedaphiques dans trente forêts décidues de Belgique // Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologique. — 1979. — 115, 4–6. — P. 169–182.
- Griffiths D. A. A further systematic study of the genus *Acarus* L., 1758 (Acaridae, Acarina), with a key to species // Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology series. — 1970. — 19, 2. — P. 85–118.
- Griffiths D. A., Atyeo W. T., Norton R. A., Lynch C. A. The idiosomal chaetotaxy of astigmatid mites // Journal of Zoology. — 1990. — 220, 1. — P. 1–32.
- Hammen L. van der. Morphology and postembryonic development of *Rhizoglyphus echinopus* (Fumouze & Robin) (Chelicerata, Actinotrichida) // Zoologische Mededelingen. Leiden. — 1982. — 56, 19. — P. 237–258.
- Hughes A. M. On the identity of the acarid mite *Schwiebea talpa* Oudemans, 1916 // Proceedings of the Zoological Society of London. — 1957. — 129, 2. — P. 293–300.
- Jacot A. P. Three possible vectors of the Dutch elm disease // Annals of Entomological Society of America. — 1936. — 29. — P. 627–635.
- Karg W. Zur Kenntnis der Gattung *Schwiebea* Oudemans, 1916 (Acarina, Sarcoptiformes) // Deutsche Entomologische Zeitschrift, N. F (Berlin). — 1987. — 34. — S. 141–148.
- Mahunka S. Neue und interessante Milben aus dem Genfer Museum. VII. Acariden und Anoetiden (Acari) aus Griecheland // Revue Suisse de Zoologie. — 1972. — 79, 2 (32). — P. 947–956.
- Manson D. C. M. Three new species, and a redescription of mites of the genus *Schwiebea* (Acarina: Tyroglyphidae) // Acarologia. — 1972. — 14, 1. — P. 71–80.
- Oudemans A. C. Acari verzamelt bij Bonn // Entomologische Berichten. — 1916. — 4. — P. 261–266.
- Samšinák K. Roztocí (Acari) na mouse Laphria flava L. // Věstník Československé Zoologické Společnosti. — 1956. — 20, 4. — P. 353–357.
- Samšinák K. Einige Neue Acariden—Deutonymphen als Commensalen der Insekten (Acari) // Časopis Československé Společnosti Entomologické. — 1958. — 55, 3. — P. 289–295.
- Tareev V. N. Akaroidnye kleshchi (Acaroidea) Primorskogo Kraja. Ph. D. thesis. Vladivostok. — 1970. — P. 1–32. [in Russian].
- Turk E., Turk F. Systematik und Ökologie der Tyroglyphiden Mitteleuropas / Stammer H. J. (ed.). Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer Acarina. — 1957. — 1, 1. — S. 2–231.
- Volgin V. I. [Family Acaridae Leach, 1816] / M. S. Gilyarov (ed.) Opredelitel' obitayushikh v pochve kleshchei (Sarcoptiformes). Moscow: Nauka. — 1975. — P. 416–444. [in Russian].
- Woodring J. P. North American Tyroglyphidae (Acari): II The genus *Schwiebea*, with description of four new species // The Proceedings of the Louisiana Academy of Sciences. — 1966. — 29. — P. 85–112.
- Zachvatkin A. A. Tiroglifoidnye kleshchi (Tyroglyphoidea). Fauna SSSR. Paukoobraznye. — 6, 1. — Moscow—Leningrad: Nauka. — 1941. — 475 pp. [in Russian, French abstract].

## КРАСНАЯ КНИГА УКРАИНЫ

**Интересные находки насекомых на островах Днепродзержинского водохранилища и прилегающей территории [Interesting Findings of insects in the Islands of Dnieprodzierzynsk Water Reserve and Adjacent Territory].** — С своеобразие видового состава насекомых Полтавской обл. основано на смешении фаун двух природных зон — лесостепной и степной с преобладанием видов, свойственных Лесостепи. Особый интерес представляют здесь находки видов степного происхождения. Одним из них является ктырь *Satanas gigas* (Diptera, Asilidae), обнаруженный в августе 1995 г. на берегах Днепродзержинского водохранилища в окр. с. Радянське. Вид достаточно редкий в области, находки единичны. Еще один краснокнижный вид пестрянка *Zygaena laeta* (Lepidoptera, Zygaenidae) зарегистрирован в уроцище Пелехи. В небольшом количестве здесь обнаружены также несколько особей *Scolia hirta* (Нутриенты, Scoliidae). Другой вид этого рода — *S. maculata*, напротив, на юге Полтавской обл. встречается еще достаточно часто. Оба вида сколий включены в Красную книгу Украины. Мощные сосновые леса естественного происхождения сохранились на островах водохранилища: Вишняки, Крамерово, Старо-Орликские кучугуры. Нигде на побережье подобных стаций после создания водохранилища не осталось. На каждом из островов выявлены изолированные популяции сатира *Pararge aegeria* (Lepidoptera, Satiridae). Факт изолированности основан на существенной удаленности островов как друг от друга, так и от берегов. На острове Вишняки обнаружена белянка *Leptidea sinapis* (Lepidoptera, Pieridae). В других местах Кобеляцкого р-на данный вид не отмечен. — О. Н. Руденко (Полтавский пединститут, Украина).

УДК 598.112.1/47+57/:576.316.7

## ОСОБЕННОСТИ КАРИОТИПОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА GEKKONIDAE (SAURIA, REPTILIA)

### СООБЩЕНИЕ 3. РОД *TENUIDACTYLUS*

В. В. Манило

Национальный Научно-природоведческий музей НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев—30, ГСП, 252601, Украина

Получено 29 апреля 1996

**Особенности кариотипов некоторых видов семейства Gekkonidae (Sauria, Reptilia). Сообщение 3.**  
Род *Tenuidactylus*. Манило В. В. — Описаны кариотипы 4 видов тонкопалых гекконов рода *Tenuidactylus*. Их хромосомные формулы имеют вид: *T. caspius*  $2n = 28M(4sT + 24A) + 14m(4v + 10a) = 42$ , NF = 50; *T. fedtschenkoi*  $2n = 28M(14sT + 14A) + 14m(6v + 8a) = 42$ , NF = 62; *T. l. microlepis*  $2n = 28M(6sT + 22A) + 14m(2v + 12a) = 42$ , NF = 50; *T. turcmenicus*  $2n = 28M(14sT + 14A) + 14m(6v + 8a) = 42$ , NF = 50. Показано, что кариологические данные подтверждают правильность выделения *T. turcmenicus* в самостоятельный вид. Для рода неизменным является только диплоидное число  $2n = 42$ , а основное варьирует от NF = 50 до NF = 62.

**Ключевые слова:** Reptilia, Sauria, Gekkonidae, *Tenuidactylus*, кариотип, филогения.

**Peculiarities of the Karyotypes in the Family Gekkonidae (Sauria, Reptilia). Communication 3. Genus *Tenuidactylus*.** Manylo V. V. — The karyotypes of 4 species of *Tenuidactylus* has been studied: *T. caspius* —  $2n=28M(4sT+24A)+14m(4v+10a)=42$ , NF=50; *T. fedtschenkoi* —  $2n=28M(14sT+14A)+14m(6v+8a)=42$ , NF=62; *T. l. microlepis* —  $2n=28M(6sT+22A)+14m(2v+12a)=42$ , NF=50; *T. turcmenicus* —  $2n=28M(14sT+14A)+14m(6v+8a)=42$ , NF=50. The karyological data support the validity of *T. turcmenicus*. The diploid number  $2n=42$  appears stable for the genus, while NF vary from 50 through 62.

**Key words:** Reptilia, Sauria, Gekkonidae, *Tenuidactylus*, karyotypes, phylogeny.

**Род тонкопалые гекконы — *Tenuidactylus* Szczerbak et Golubev, 1984**

**Каспийский геккон — *T. caspius* (Eichw., 1831)**

**Типовая территория:** г. Баку, Азербайджан.

**Распространение:** имеет обширный ареал, обитает на территории Туркменистана, Узбекистана, Казахстана, России, Таджикистана, Ирана, Афганистана.

Кариологически изучены животные из 5 точек ареала — Туркменистан, окр. пос. Берзенги, 1980, 1981, 1985 г.; Туркменистан, 20 км южнее г. Кара-Кала, 1982 г.; Узбекистан, Бухарская обл., Шафриканский р-н, окр. ст. Каракум, 1986 г.; Азербайджан, окр. г. Баку, 1987 г.; Туркменистан, окр. г. Акробата, 1988 г. (рис. 5). Исследовались препараты крови, костного мозга, слизистой оболочки кишечника и семенников.

Диплоидный набор  $2n$  включает 42 хромосомы. Условно кариотип можно разделить на два класса: 28 макро- (M) и 14 микрохромосом (m). Четкого разрыва между ними не наблюдается. Морфологическая характеристика кариотипа: 1-я и 6-я пары диглоидного набора субтело-, 16-я и 18-я мета-, а остальные 17 пар акроцентрические. Хромосомная формула  $2n=28M(4sT+24A)+14m(4v+10a)=42$ , ко-



Рис. 1. Каспийский геккон: *a* — митотическая метафаза делящейся клетки костного мозга; *б* — биваленты диакинеза; *в, г* — кариограммы двух самцов; *д* — идиограмма кариотипа.

Fig. 1. *T. caspius*: *a* — mitotic metaphase of a divided bone marrow cell; *b* — diakinesis bivalents; *e, г* — karyogrammes of two males; *д* — karyotype idiomgramme.

личество хромосомных плеч NF = 50 (рис. 1). Кариотипы женских и мужских особей различий не имеют.

На препаратах семенников большинство делящихся клеток исследовались на стадии диакинеза, со стабильным количеством бивалентов — 21. Наиболее крупные имели крестообразную форму, средние — кольцевидную, палочковидную. Как и в диплоидном наборе, размеры их уменьшались постепенно, без заметной границы между крупными и мелкими (рис. 1, *б*).

Половые хромосомы цитологически не идентифицированы.

#### Туркестанский геккон — *T. fedtschenkoi* (Strauch, 1887)

Типовая территория: Самарканд, Узбекистан.

Распространение: имеет обширный ареал, обитает на территории Туркменистана, Узбекистана, Казахстана, Таджикистана, Киргизстана.

Кариологически изучены животные из 6 популяций ареала — Таджикистан, Душанбинская обл., ущелье Рамит, 1981, 1984 г.; Таджикистан, окр. г. Нуреда,

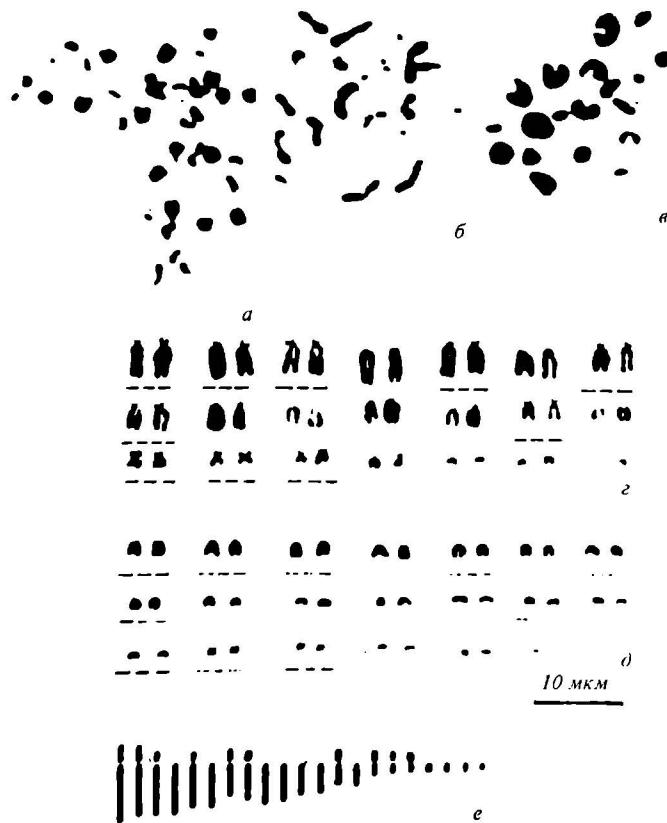


Рис. 2. Туркестанский теккон: *a* — митотическая метафаза делящейся клетки крови; *б* — хромосомы метафазы II; *в* — фигуры диакинеза; *г, д* — кариотип самки и самца; *е* — идиограмма кариотипа.

Fig. 2. *T. fedtschenkoi*: *a* — mitotic metaphase of a divided blood cell; *b* — metaphase II chromosomes; *c* — diakinesis patterns; *e*, *d* — female and male karyotype; *e* — karyotype idiomgramme.

1981 г.; Узбекистан, окр. г. Самарканда, 1984 г.; Узбекистан, окр. г. Ташкента, 1986, 1987 г.; Туркменистан, окр. г. Чарджоу, 1987 г.; Узбекистан, Сурхандарьинская обл., окр. ст. Шурга, 1987 г. (рис. 5). Исследовались препараты крови, слизистой оболочки кишечника, костного мозга и семенников.

Диплоидный набор  $2n$  включает 42 хромосомы. Условно его можно разделить на 28 макро- (M) и 14 микрохромосом (m). Длина их равномерно уменьшается без заметной границы между крупными и мелкими элементами. Морфологическая характеристика кариотипа: 1-я, 2-я, 3-я, 5-я, 7-я, 8-я, 13-я пары диплоидного набора субтело-, 15-я, 16-я, 17-я пары мета-, остальные 11 пар акроцентрические. Хромосомная формула кариотипа  $2n=28M(14sT+14A)+14m(6v+8a)=42$ , количество хромосомных плеч  $NF=62$  (рис. 2). Различий между кариотипами мужских и женских особей не выявлено.

На препаратах семенников исследовались делящиеся клетки на стадии диакинеза и метафазы II. Количество бивалентов диакинеза и хромосом метафазы II стабильно — 21. Биваленты, отвечающие макрохромосомам имели кольцеобразную форму, а отвечающие микрохромосомам палочко- и точковидную. Хромосомы метафазы II (рис. 2, б) имели палочковидную форму, за исключением нескольких крупных элементов, на которых можно было различить вторые плечи.

Половые хромосомы цитологически не выявлены.



Рис. 3. Длинноногий геккон мелкочешуйчатый: а — митотическая метафаза делящейся клетки крови; б — фигуры диакинеза; в, г — кариотип самки и самца; д — идиограмма кариотипа.

Fig. 3. *T. longipes microlepis*: а — mitotic metaphase of a divided blood cell; б — diakinesis patterns; в, г — female and male karyotype; д — karyotype idiogramme.

#### Длинноногий геккон мелкочешуйчатый — *T. longipes microlepis* (Lantz, 1918)

Типовая территория: долина р. Теджен (Туркменистан) близ границы с Ираном.

Распространение: Туркменистан (Бадхыз), В. Иран, Афганистан.

Кариологически изучены животные из 2 точек ареала — Туркменистан, окр. с. Акар-Чешме, 1981, 1985, 1986 г.; Туркменистан, окр. г. Акробата, 1988 г. (рис. 5). Исследовались препараты костного мозга, крови и семенников.

Диплоидный набор  $2n$  включает 42 хромосомы. Условно кариотип можно разделить на 28 макро- (M) и 14 микрохромосом (m), резкой границы между которыми не наблюдается, длина хромосом уменьшается постепенно. Несмотря на сильную спирализацию хромосом, можно выделить в разряд субтелоцентриков 1-ю, 2-ю и 8-ю пары диплоидного набора, а 18-ю пару отнести к метацен-



Рис. 4. Туркменский геккон: *a* — митотическая метафаза делящейся клетки костного мозга; *б* — хромосомы метафазы II; *в* — фигуры диакинеза; *г, д* — кариограммы двух самцов; *е* — идиограмма кариотипа.

Fig. 4. *T. turcmenicus*: *a* — mitotic metaphase of a divided bone marrow cell; *b* — metaphase II chromosomes; *c* — diakinesis patterns; *g, d* — karyogrammes of two males; *e* — karyotype idiogramme.

трикам, остальные 17 пар — акроцентрические. Хромосомная формула:  $2n=28M(6sT+22A)+14m(2v+12a)=42$ , количество хромосомных плеч NF=50 (рис. 3). Различий между кариотипами мужских и женских особей не выявлено.

На препаратах семенников исследовались делящиеся клетки на стадии диакинеза. Количество бивалентов было стабильным — 21. Размеры их уменьшались постепенно, без резкой границы между крупными и мелкими. Крупные фигуры диакинеза, а также часть средних имели кольцевидную, последние 8—9 элементов — палочко- и точкообразную форму (рис. 3, *б*).

Половые хромосомы не выявлены.

Туркменский геккон — *T. turcmenicus* (Szczerbak, 1978)

Типовая территория: Туркменистан, Бадхыз, окр. г. Кушка, урочище Агашлы. Рапространение: Туркменистан и Афганистан.

Кариологически изучены животные из 1 точки типового ареала — Туркменистан, 30 км сев. г. Кушка, окр. с. Чемен-и-Бит, 1981, 1985, 1988 г. (рис. 5). Исследовались препараты костного мозга, крови и семенников.

Диплоидный набор  $2n$  включает 42 хромосомы, которые условно можно разделить на 28 крупных макро- (M) и 14 мелких микрохромосом (m). Как у предыдущих видов, длина хромосом кариотипа уменьшается равномерно, без четко выраженной границы. Морфологическая характеристика кариотипа: 1-я, 2-я пары набора, а также с 4-й по 8-ю субтело-, с 15-й по 17-ю мета-, а остальные 11 пар — акроцентрические. Хромосомная формула кариотипа имеет вид:  $2n=28M(14sT+14A)+14m(6v+8a)=42$ , количество хромосомных плеч NF=62 (рис. 4). Различий между кариотипами мужских и женских особей не выявлено.

На препаратах семенников исследовались делящиеся клетки на стадии диакинеза и метафазы II. Количество бивалентов диакинеза и хромосом метафазы II было стабильным — 21. Биваленты, отвечающие 1—3-й парам хромосом диплоидного набора, имели крестообразную форму, остальные — кольцевидную, палочко- и точкообразную (рис. 4, в). Хромосомы метафазы II практически на всех исследованных пластинках были сильно спирализованы, в связи с чем только на нескольких самых крупных можно было различить вторые плечи, а остальные имели палочко- и точковидную форму. Размеры их уменьшались постепенно, без заметного деления на крупные и мелкие (рис. 4, б).

Половые хромосомы цитологически не выявлены.

#### Сравнительный анализ кариотипов рода *Tenuidactylus*

Недавно (Щербак, 1988) было показано, что род *Tenuidactylus*, ранее рассматривавшийся как подрод (Щербак, Голубев, 1986), включает 4 среднеазиат-

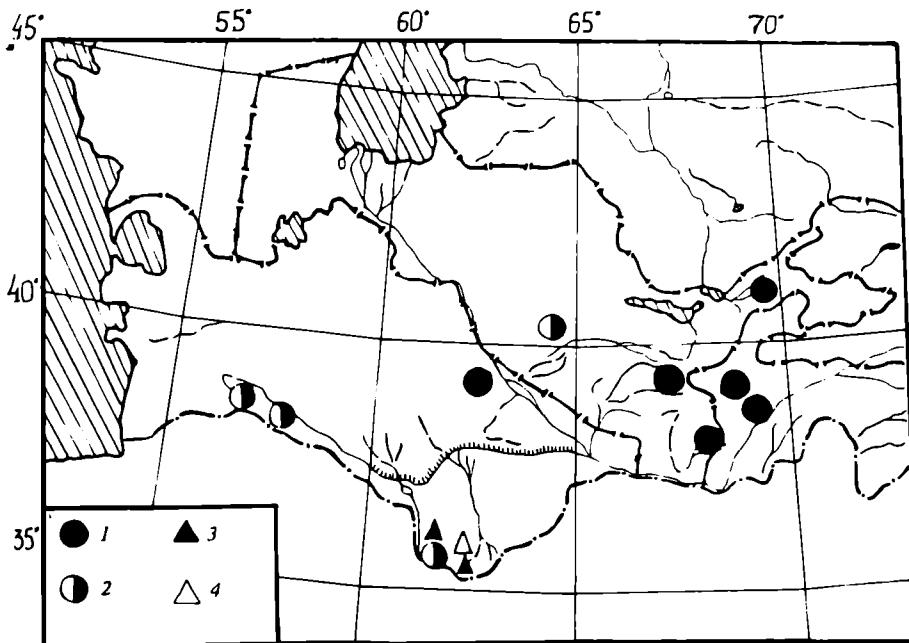


Рис. 5. Карта пунктов сбора гекконов рода *Tenuidactylus*. 1 — *T. fedtschenkoi*; 2 — *T. caspius*; 3 — *T. longipes microlepis*; 4 — *T. turcmenicus*.

Fig. 5. *Tenuidactylus* gekko collection localities: 1 — *T. fedtschenkoi*; 2 — *T. caspius*; 3 — *T. longipes microlepis*; 4 — *T. turcmenicus*.

ских вида. Все они кариологически исследованы, за исключением 2 подвидов длинноногого геккона — *T. l. longipes* и *T. l. voraginous*, обитающих за пределами исследуемой территории. Сравнительный анализ данных, представленных в настоящей работе, а также предыдущих работах (Щербак и др., 1981; Куприянова, 1982) показал, что кариотипы всех исследованных видов включают одинаковое количество хромосом  $2n=42$ . Основные различия касаются только структуры кариотипов. По этому признаку виды разделяются на 2 группы. К первой относятся *T. caspius* и *T. l. microlepis* с количеством хромосомных плеч в диплоидном наборе  $NF=50$ , а вторая группа, в которую входят *T. turcmenicus* и *T. fedtschenkoi*, характеризуется большим количеством двуплечих хромосом, и основное число у них значительно выше —  $NF=62$ .

Кариотипы данного рода сходны с родом *Mediodactylus* по количеству хромосом в диплоидных наборах и отличаются от кариотипов рода *Alsophylax*, у которого диплоидные числа значительно ниже (Манило, 1986, 1987).

Различия в структуре кариотипов *T. caspius* и *T. turcmenicus* ( $NF=50$  и  $NF=62$ ) подтверждают правильность выделения последнего в отдельный вид (Щербак, 1978).

- Куприянова Л. А.** Кариотипы двух видов гекконов рода *Gymnodactylus* // Цитология. — 1982. — 24, № 2. — С. 215—218.  
**Манило В. В.** Кариотипы гекконов родов *Alsophylax* и *Crossobamont* // Вестн. зоологии. — 1986. — № 5. — С. 46—54.  
**Манило В. В.** Цитогенетические особенности и эволюция кариотипов семейства Gekkonidae (Sauria, Reptilia) фауны СССР // V съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. — М., 1987. — 3. — С. 128—129.  
**Щербак Н. Н.** *Gymnodactylus turcmenicus* sp. n. (Reptilia, Sauria) новый вид геккона из южной Туркмении // Вестн. зоологии. — 1978. — № 3. — С. 39—44.  
**Щербак Н. Н.** К номенклатуре палеарктических тонкопалых гекконов (Tenuidactylus, Gekkonidae, Reptilia) // Вестн. зоологии. — 1988. — № 4. — С. 84.  
**Щербак Н. Н., Голубев М. Л.** Гекконы фауны СССР и сопредельных стран. — Киев: Наук. думка, 1986. — 231 с.  
**Щербак Н. Н., Жукова В. В., Писанец Е. М.** Кариотипы гекконов подрода *Cyrtodactylus* (*Gymnodactylus*, Gekkonidae, Sauria, Reptilia) фауны СССР // Докл. АН УССР. Сер. Б. — 1981. — № 8. — С. 85—88.

## КРАСНАЯ КНИГА УКРАИНЫ

Нові дані про рідкісні та зникаючі види перетинчастокрилих (Hymenoptera) Запорізької області [New Data on the Rare and Disappearing Species of Hymenoptera in the Zaporozhye Region]. — Протягом 1990—1997 рр. на території Запорізької обл. нами визначалась наявність рідкісних та зникаючих видів комах, що занесені до Червоної книги України. Виявлено 13 видів перетинчастокрилих: *Scolia maculata* Drury (Scoliidae) — ♀, с. Балки, лучний степ, на *Echinops ritro* L., 26.07.1996 (Мороз); *Scolia hirta* Sch. (Scoliidae) — ♂, с. Любимівка, на *Eringium campestre* L., 14.08.1996 (Мороз); *Rhopalitoides canus* Ever. (Halictidae) — 2 ♀, с. Лукашеве, поле, на *Medicago sativa* L., 11.06.1995 (Мороз); *Megachile rotundata* Fabr. (Megachilidae) — 2 ♀, с. Разумівка, сад, на *Salvia sclarea* L., 07.06.1997 (Мороз); *Melitturga clavicornis* Latr. (Andrenidae) — ♀, с. Якимівка, луки, на *Ajuga reptans* L. (Мороз); *Xylotopa valga* Gerst. (Anthophoridae) — 2 ♀, 10 км НПС Запоріжжя, на *Salvia aethiopis* L., (Мороз); *X. violacea* L. (Anthophoridae) — ♀, біля с. Новомиколаївка, на *Cynoglossum officinale* L., 03.06.1995 (Мороз); *Bombus muscorum* Fabr. (Apidae) — гніздування протягом 1993—1996 рр. на заплавній луці, ПС о. Хортиця (Мороз); *B. fragrans* Pall. (Apidae) — 2 робочі особини, Канцеровська балка, лучний степ, на *Thymus marschallianus* Willd., 14.06.1990 (Мороз); *B. argillaceus* Scop. (Apidae) — 3 робочі особини, біля Мелітополя, "Кам'яна могила", різнотравно-злаковий степ, на *Linaria vulgaris* Mill. та *Achillea stepposa* Klok. et Kry., 20.07.1996 (Мороз); *B. serrisquamata* F. Mor. (Apidae) — 1 робоча особина, с. Михайлівка, сухий лук, на *Phlomis pungens* Willd., 02.07.1991 (Мороз); *B. laesus* F. Mor. (Apidae) — 2 робочі особини, ПС о. Хортиці, суходольна лука, на *Echium maculatum* L., 28.07.1994 (Мороз); *Larra anatema* Rossi (Sphecidae) — 4 ♀, біля Мелітополя, узбережжя р. Молочної, на *Euphorbia* sp., 12.08.1996 (Мороз); При визначенні вищевказаних видів використовувався довідковий матеріал з колекції Інституту зоології НАН України (фонди відділу загальної та прикладної ентомології). — О. Ю. Мороз (Інститут зоології НАН України, Київ).

УДК 591.471.36/37:576.31

## ИСТОЧНИКИ ТРОФИКИ И СТРУКТУРНОГО ВОСПОЛНЕНИЯ ХРЯЩЕВОГО ПОКРОВА В СИНОВИАЛЬНЫХ СУСТАВАХ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НИЗШИХ И ВЫСШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

П. М. Мажуга

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

Получено 17 марта 1997

**Источники трофики и структурного восполнения хрящевого покрова в синовиальных суставах у представителей низших и высших позвоночных.** Мажуга П. М. — Рассматриваются пути структурно-функциональной дифференциации хондроцитов и особенности цитоархитектоники суставного хряща. Питание клеток суставного хряща осуществляется от сосудов подхрящевой кости. Со стороны суставной поверхности происходит деградация и элиминация хондроцитов и межклеточного вещества. Физиологическое самовосстановление суставного хряща происходит механизмами интерстициального роста благодаря пролиферации хондроцитов в промежуточной зоне.

**Ключевые слова:** суставной хрящ, хондроцит, эпифиз, синовиальная жидкость, интрамуральные кровеносные сосуды.

**The Nutrition and Structural Renewal Sources of the Synovial Joint Cartilage Cover in Representatives of Terrestrial Vertebrates.** Mazhuga P. M. — The ways of structural-functional chondrocyte differentiation and the peculiarities of the articular cartilage cytoarchitectonics are considered. The trophics of the articular cartilage cells is accomplished from the bone underlying it. Towards the articular surface a chondrocyte degradation and elimination take place. The physiological joint cartilage self-repair is achieved by the interstitial growth mechanism due to chondrocyte proliferation into the middle zone.

**Key words:** articular cartilage, chondrocyte, epiphysis, synovial fluid, intramural blood vessels.

### Введение

Объектами исследования были взяты представители низших (бесхвостые амфибии) и высших (млекопитающие) наземных позвоночных с той целью, чтобы сопоставить состояние хрящевого покрова в синовиальных суставах различной морфологической зрелости. Подобные сравнения могут помочь глубже понять механизмы структурного формирования суставного хряща и выяснить остающиеся до сих пор спорными вопросы об источниках его самовосполнения и трофики.

### Материал и методы

Последовательность формирования суставного хряща и участие в этом процессе хондроцитов изучали на хрящевой и костной стадиях развития скелета конечностей (грудных и тазовых). Исследован материал от озерной и травяной лягушек, белой крысы, морской свинки, домашнего быка. Особенности метаболизма и специфического биосинтеза в хондроцитах изучали также в опытах на белых крысах и морских свинках, которым вводились интраперitoneально в индикаторной дозе радиоактивные предшественники биосинтеза ДНК ( $^3\text{H}$ -тиимидин), коллагена ( $^3\text{H}$ -глицин), сульфатированных глюкозаминогликанов ( $^{35}\text{SO}_4$ -сульфат), гликогена ( $^{14}\text{C}$ -глюкоза). Обработку материала, изготовление гистологических срезов и гистоавтографов проводили общепринятыми методами. Смонтированные на предметных стеклах срезы костно-хрящевых участков суставных концов костей окрашивали гематоксилином-эозином, пикрофуксином, гематоксилин-тионин-эозином (Мажуга, Вечерская, 1974). На ультратонких срезах суставного хряща с помощью электронного микроскопа исследовали состояние ядра, гранулярного и агранулярного эндоплазматического ретикулума, комплекса Гольджи, митохондрий, содержание продуктов внутриклеточного углеводного, белкового, липидного биосинтезов в хондроцитах. Идентификацию состава содержимого клеток и межклеточного хрящевого матрикса проводили с помощью соответствующих гистохимических реакций и по включению в определенные субстраты радиоактивных маркеров. Кровеносную систему в компонентах сустава исследовали методом просветления после инъекции сосудов черной тушью (Мажуга, 1966).

## Результаты и их обсуждение

У взрослых особей бесхвостых земноводных в некоторых суставах конечностей (например, в коленном) сочленяющиеся концы длинных трубчатых костей (эпифизы) в течение всей жизни особи сохраняют хрящевое состояние. В то же время в других скелетных звеньях (например, в лопатко-плечевом суставе) хрящевые эпифизы в основной своей массе замещаются костью. Только узкий суставной край остается хрящевым, по аналогии его можно сравнить с суставным хрящом млекопитающих. В первом случае можно говорить лишь о суставных поверхностях на сопряженных хрящевых эпифизах. Во втором случае имеем дело с сохранившейся со стороны сустава и перешедшей в дефинитивное состояние периферической частью хрящевого эпифиза, принявшей форму и функцию самостоятельного компонента — суставного хряща. И хотя хрящевой суставной край продолжает оставаться частью исходного целого, все же возникает вопрос: изменились ли источники его трофики? Другими словами: существуют ли различия в питании целого хрящевого эпифиза и той его периферической части, которая остается хрящевой после завершения синостоза?

У млекопитающих, как известно, внутренний скелет в раннем онтогенезе также проходит хрящевую стадию развития. В этот период сочленения образуются, как и у земноводных, путем прямого контакта суставных концов хрящевых закладок скелета. Дифференцировка суставного хряща происходит значительно позже в процессе замещения провизорных закладок скелета костью. При этом как в закладках коротких костей, так и в эпифизах длинных костей процесс замещения костью не распространяется на самую периферическую часть суставного конца; она сохраняется в течение всей жизни индивида в виде хрящевого покрытия — суставного хряща. Постепенно он приобретает свою особую внутреннюю цитоархитектонику. При весьма ограниченной общей массе (толщина суставного хряща измеряется в миллиметрах) на гистологическом срезе суставного хряща отчетливо выступает зональный полиморфизм хондроцитов, которые на различной глубине залегания отличаются между собой по объему, форме, репродуктивными свойствами, плотностью распределения в матриксе, признаками ультраструктурной организации, особенностями метаболизма и др. Общая картина цитоархитектоники позволяет выделить в суставном хряще три структурные зоны: поверхностную, обращенную к синовиальной полости сустава; среднюю или промежуточную зону и глубокую, обращенную к кости зону. Поскольку исходными для структурного самоиздержания суставного хряща являются клетки его промежуточной зоны, целесообразно начать описание с нее.

**Промежуточная зона.** По объему, занимаемому в общей толщине зрелого суставного хряща, на долю средней (промежуточной) зоны приходится примерно одна треть (четкой видимой границы

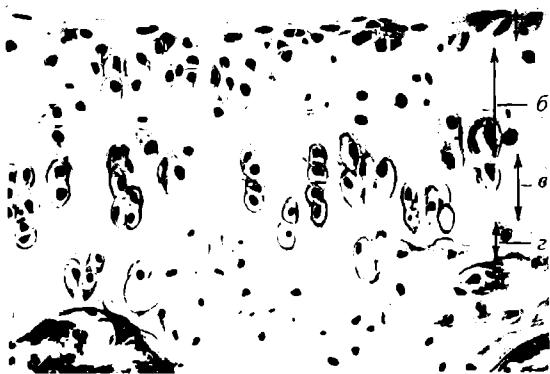


Рис. 1. Суставной хрящ дистального эпифиза бедренной кости белой крысы: *a* — поверхностная зона; *b* — промежуточная зона; *c* — глубокая зона; *e* — подстилающая (подхрящевая) костная пластинка. Вертикальный срез после декальцинации. Гематоксилин-эозин. Об. 20, ок. 10.

Fig. 1. Articular cartilage of the thigh bone distal epiphysis in white rat: *a* — superficial zone; *b* — intermediate zone; *c* — profound zone; *e* — underlying (under cartilage) bone plate. Vertical section after decalcination. Hematoxylin-eosin. Lens 20, eyegle 10.

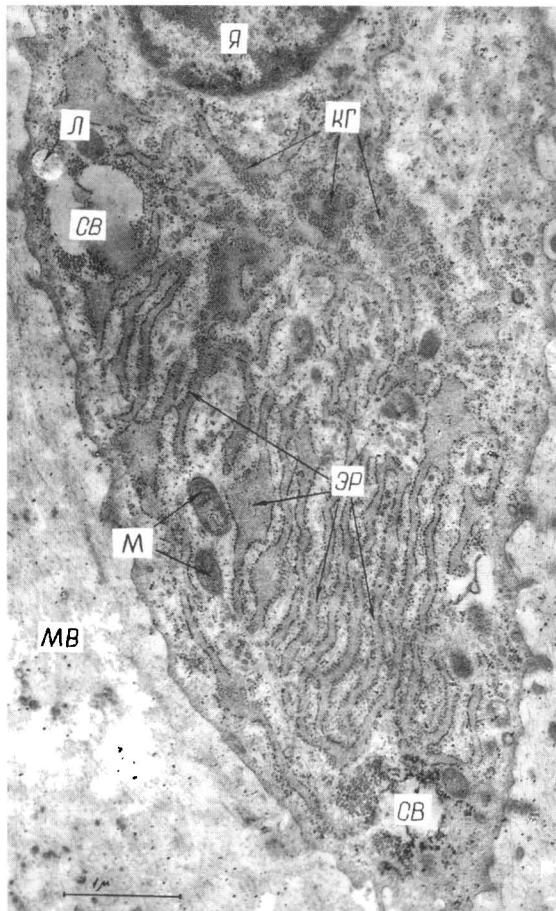


Рис. 2. Фрагмент хондроцита средней зоны суставного хряща дистального эпифиза бедренной кости морской свинки: Я — ядро; КГ — комплекс Гольджи; ЭР — эргастоплазма (видны многочисленные каналы и цистерны гранулярного ретикулума); М — митохондрии; СВ — секреторные везикулы; Л — лизосома; МВ — межклеточное вещество (матрикс). Электронная микрофотография,  $\times 26\,000$ .

Fig. 2. A fragment of the Guinea pig thigh bone distal epiphysis articular cartilage middle zone chondrocyte: Я — nucleus; КГ — Golgi complex; ЭР — ergastoplasm (numerous granular reticulum channels and cisterns are visible); М — mitochondria; СВ — secretory vesiculae; Л — lysosome; МВ — intercellular substance (matrix). Electron microscopy photograph,  $\times 26,000$ .

правленных на удовлетворение потребностей матрикса. Преобладающими компонентами матрикса здесь являются мощные коллагеновые волокна, дополненные макромолекулярными агрегатами протеогликанов, гликопротеидов и хондроитинсульфатов. Описываемое состояние является характерным, но не для всей популяции хондроцитов однообразным. Даже в пределах отдельных изогенных групп в зрелом хряще только единицы способны ассимилировать  $^3\text{H}$ -тимидин и, примерно, на 600—820 хондроцитов можно встретить одну фигуру митоза. Для большинства клеток характерно включение экзогенных  $^{35}\text{SO}_4^-$ -сульфата,  $^{14}\text{C}$ -глюкозы,  $^3\text{H}$ -глицина,

между зонами нет). Хондроциты здесь размещены небольшими изогенными группами, размеры которых по количеству содержащихся клеток заметно убывают к поверхностной зоне. Изогенные гнезда представляют собой плотно упакованные колонки хондроцитов, ориентированные строго вертикально к суставной поверхности (рис. 1). Уже само явление изогении свидетельствует о способности клеток к саморепродукции, которая сохраняется в промежуточной зоне в течение всей жизни. Поэтому в разные возрастные периоды среди клеток изогенных групп встречаются, хотя и с неодинаковой частотой, фигуры митотического деления, а на гистоавтографах с  $^3\text{H}$ -тимидином — включения этого маркера в ядро хондроцитов, пребывающих в репродуктивном цикле. Трансмиссионной электронной микроскопией в хондроцитах промежуточной зоны выявляется система хорошо развитых цитоплазматических органоидов: гранулярный эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, митохондрии, а также разной величины и формы вакуоли, наполненные электроннопрозрачными субстанциями и липидами (рис. 2). Состояние ядра и цитоплазмы в клетках промежуточной зоны, равно как и ассимиляция ими радиоактивных предшественников нуклеинового, протеинового и полисахаридного обменов определено отражают активное состояние метаболизма и биосинтеза, на-

хотя метки включений этих изотопов распределяются среди отдельных хондроцитов с неодинаковой интенсивностью в одно и то же время на разных территориях промежуточной зоны (рис. 3). Такое явление обусловлено тем, что процессы биосинтеза распределены между клетками асинхронно, и в разных субпопуляциях хондроцитов суставного хряща структурное состояние, характер и интенсивность специфического биосинтеза последовательно изменяются соответственно их дифференцировке (созреванию) и направленности одних в сторону глубокой зоны, других — поверхностной зоны. То есть, гетероморфность и функциональная неоднородность хондроцитов промежуточной зоны сопряжены с их ролью камбия для всей структуры суставного хряща. Именно клетки промежуточной зоны обеспечивают структурное самоподдержание суставного хряща и восполнение его естественной убыли. Возможности физиологической регенерации всей тканевой системы суставного покрова заложены в механизмах ее внутреннего (интерстициального) роста (Мажуга, 1994).

**Поверхностная зона.** Вопреки распространенному мнению, будто поверхность нормального суставного хряща не содержит погибших клеток (Модяев, 1983; Павлова и др., 1988), в действительности это не так. Из многочисленных наблюдений за состоянием суставного хряща у представителей различных позвоночных с очевидностью вытекает, что вся последовательность изменений в клетках и матриксе поверхности зоны происходит по пути постепенного угасания, деградации и неизбежной убыли их со стороны суставной поверхности. Установлено, что матрикс суставного хряща на 50–70% состоит из коллагена, имеет большой запас прочности, полный обмен коллагена в нем может растягиваться до 120–160 лет у человека (Maroudas, 1980), однако, в условиях постоянных скольжений в суставе естественное изнашивание хряща со стороны суставной поверхности происходит в течение всей жизни индивида. Если же обратиться непосредственно к гистологическим срезам суставного хряща, то на них можно увидеть, что клетки в поверхностной зоне не имеют признаков репродукции, ближе к суставной поверхности они измельчаются, уплощаются, ядро их переходит в состояние пикноза

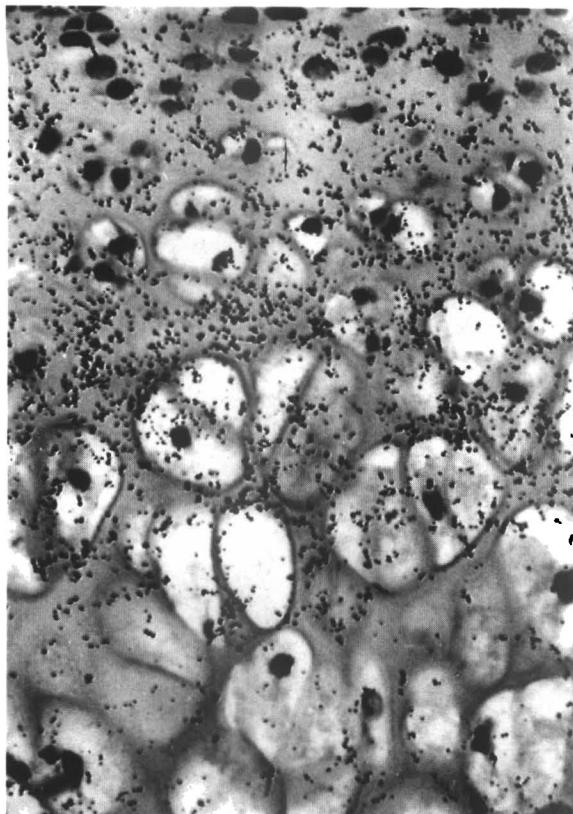


Рис. 3. Срез суставного хряща дистальной эпифиза бедренной кости белой крысы. Гистоавтограф через 27 ч после введения в организм  $^{3}\text{H}$ -глицина. Включение радиоактивной аминокислоты регистрируется преимущественно в средней зоне, в меньшей степени — в глубокой зоне и полностью отсутствуют в самом поверхностном слое. Гематоксилин-эозин. Об. 40, ок. 10.

Fig. 3. A section of the thigh bone distal epiphysis articular cartilage of white rat. Histoautograph after 27 hr of  $^{3}\text{H}$ -glycine administration. A radioactive amino acid inclusion is mostly registered in the middle zone, in lower degree — in profound zone, and completely absent in the most superficial layer. Hematoxylin-eosin. Lens 40, eyeglass 10.

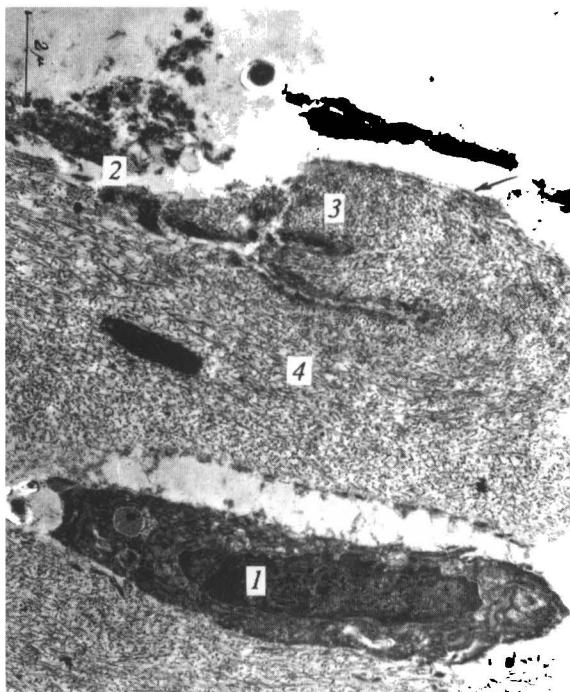


Рис. 4. Вертикальный срез поверхности зоны суставного хряща дистального эпифиза бедра быка. Видны остатки двух хондроцитов, подвергшихся деструкции; в глубже расположенному хондроците (1) еще видны: пикнотизированное ядро, сокрушенная цитоплазма, фрагментарные остатки некоторых органелл. Сокрушенное тело клетки в отдельных местах потеряло связь с межклеточным матриксом. Другой хондроцит (2) у самой суставной поверхности полностью разрушился и по месту его залегания происходит десквамация матрикса (3); 4 — хрящевой матрикс. Электронная микрофотография x 26 000.

Fig. 4. Vertical section through the superficial zone of the thigh bone distal epiphysis articular cartilage in a bull. The remnants of two chondrocytes after destruction are visible; in more deeply situated chondrocyte (1) still visible: picnotized nucleus, shrunk cytoplasm, fragmentary remnants of certain organelles. The shrunk cell body in some points have lost connection with intercellular matrix. Another chondrocyte (2) at the very articular surface completely destroyed, and in the place of its position the matrix desquamation is observed (3); 4 — cartilage matrix. Electron microscopy photograph, x 26,000.

особенно высокая, хондроциты дегенерируют и погибают. Разумеется, с разрушением хондроцитов и их элиминацией одновременно теряются самые поверхностные слои хрящевого матрикса (рис. 4).

Глубокая зона. В тот период онтогенеза, когда рост скелетного звена еще продолжается, со стороны глубокой зоны суставного хряща происходит типичный процесс энхондрального замещения, идентичный тому, который совершается в эпифизарной хрящевой пластинке (подробно описано ранее: Mazhuga, 1984; Мажуга, 1992). Пролиферация клеток в промежуточной зоне в этот период направлена преимущественно на пополнение глубокой зоны, чем компенсируется убыль при разрушении гипертрофированных (набухших) хондроцитов. По

при одновременной прогрессирующей редукции цитоплазматических органоидов и самой цитоплазмы. У самого края суставной поверхности видны лишь сокрушенные остатки бывших хондроцитов (рис. 4). Регрессивные изменения происходят также в матриксе из-за последовательно прогрессирующего угасания биосинтеза в хондроцитах его компонентов. До сих пор было принято считать (Stockwell, 1983; Modis et al., 1986), что специализация хондроцитов на биосинтезе коллагена I-го типа характеризует их незрелость и возможность дальнейшей хондрогенной дифференцировки. Это, однако, нельзя распространить на хондроциты поверхностной зоны суставного хряща. Способность их к синтезу вроде бы не свойственных зрелому хрящу субстанций, связана, надо полагать, с прямым влиянием на метаболизм в хондроцитах синовиальной среды сустава. В поверхностные слои суставного хряща из синовиальной жидкости силами компрессии что-то нагнетается (Дедух и др., 1992). Этим "что-то" практически может быть только гиалуроновая кислота, и ее присутствие в поверхностной зоне хряща постоянно поддерживает особый метаболический фон, исключающий возможность прогрессивной дифференцировки хондроцитов. Они пребывают здесь как бы в незрелом состоянии и ближе к суставной поверхности, где в матриксе хряща концентрация гиалуроната

мере резорбции самых нижних слоев хондроцитов фронт замещения надвигается на очередные их эшелоны, достигающие к этому времени гипертрофированного состояния. Территория разрушенных клеток используется в процессе энхондрального замещения для адекватного прироста костного эпифиза. То есть, глубокая зона суставного хряща на этом этапе онтогенеза участвует в общем механизме аппозиционного роста кости.

С завершением роста костного звена энхондральное замещение полностью блокируется: в ростковых хрящах путем синостоза метафиза с эпифизом, в суставном хряще — путем формирования под ним сплошной костной пластинки, жестко спаивающейся с кальцифицированным слоем глубокой зоны суставного хряща (рис. 5). К этому времени показатель пролиферации хондроцитов в промежуточной зоне резко сокращается; продуцирование компонентов матрикса хондроцитами и их репродукция ограничены потребностями структурного самоподдержания суставного хряща. Но гипертрофированные хондроциты глубокой зоны (рис. 6), включая и ее кальцифицированный слой, сохраняют жизнеспособность и продолжают выполнять роль путей транспорта питания от кровеносных капилляров подлежащей костной пластинки к клеткам промежуточной зоны.

Источники трофики суставного хряща следует рассмотреть подробнее. Разногласия по этому непростому вопросу порождены и поддерживаются в основном двумя обстоятельствами: во-первых, отсутствием в суставном хряще собственных кровеносных сосудов; во-вторых, уникальной топографией хрящевого покрова в суставах, при которой его основание органически спаяно с подлежащей костью, а свободная поверхность омывается синовиальной жидкостью. Именно непре-

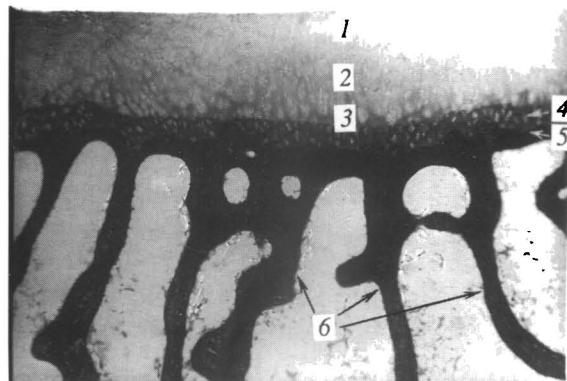


Рис. 5. Вертикальный срез суставного хряща мышелка большеберцовой кости быка: 1 — поверхностная зона; 2 — промежуточная зона; 3 — глубокая зона; 4 — кальцинированный слой глубокой зоны хряща; 5 — подхрящевая костная пластина; 6 — костные trabекулы эпифиза. Гематоксилин-эозин. Об. 20, ок. 7.

Fig. 5. Vertical section through the articular cartilage of the bull tibia condylus: 1 — superficial zone; 2 — intermediate zone; 3 — profound zone; 4 — profound cartilage zone calcinated layer; 5 — subcartilage bone plate; 6 — epiphysis bone trabecules. Hematoxylin-cosin. Lens 20, eyeglass 7.

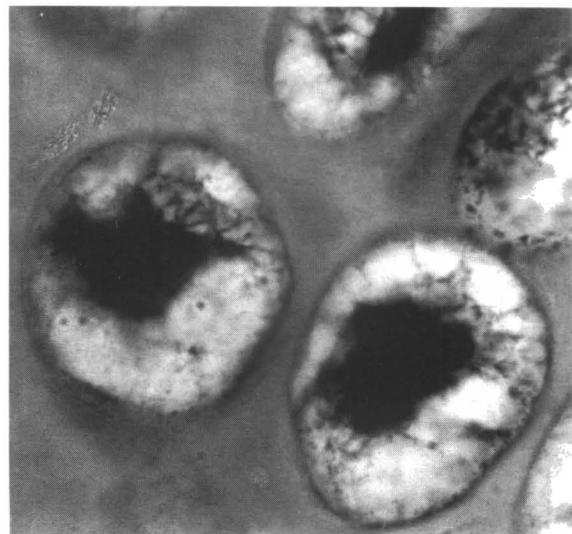


Рис. 6. Хондроциты глубокой зоны суставного хряща в состоянии гипертрофии (набухания). Видны: уплотненное ядро и массивная гидратированная цитоплазма. Гематоксилин-эозин. Об. 60, ок. 12.

Fig. 6. The articular cartilage chondrocytes at the state of hypertrophy (swelling): condensed nucleus and massive hydrated cytoplasm are visible. Hematoxylin-eosin. Lens 60, eyeglass 12.

ложный факт прямого контакта суставного хряща с синовией используется многими в качестве аргумента в пользу того, что синовиальная жидкость служит источником его питания (Гитис, 1949; Косицин, 1949; Шакалов, 1949; Хэм, Кормак, 1983; Павлова и др., 1988; Дедух и др., 1992 и др.). Если же рассматривать ситуацию более объективно, то сразу возникает вопрос: может ли вообще пытаться тканевая система со стороны поверхности, постоянно подвергающейся деградации и износу? Тем более, что на роль источника трофики предлагается среда — синовиальная жидкость, которая по своему составу и свойствам никак не может быть питательным субстратом. Синовиальная жидкость, как известно, кроме диартрозов содержится также в синовиальных сухожильных влагалищах. Здесь, как и в синовиальных суставах, она является эффективной биологической смазкой, и никто не считал возможным приписывать ей роль источника питания сухожилия. И это понятно, так как и само сухожилие и его оболочка (перитендинеум) все же снабжены, хотя и бедно, собственными кровеносными сосудами. В суставном хряще сосудов нет, как нет сосудов и в гиалиновом хряще других локализаций, тем не менее питание последних однозначно связывают с кровеносными сосудами прилежащих тканей. Таким источником для суставного хряща является хорошо васкуляризированная подлежащая костная пластина, с которой суставной хрящ структурно объединен в единое целое (рис. 5). Правда, этому единому целому не всегдадается правильная оценка. Дело в том, что, как уже упоминалось выше, гиалиновый матрикс в самых нижних слоях глубокой зоны суставного хряща наполнен кристаллами фосфорнокальциевых солей, а хондроциты в процессе созревания переходят здесь в состояние набухания (гипертрофии). И первое, и второе, по ошибочной оценке некоторых исследователей (Хэм, Кормак, 1983), непременно должны приводить к гибели хондроцитов и переходу кальцинированного слоя хряща в неживое состояние. Таким образом на границе суставного хряща с подлежащейостью вроде бы создается препятствие, исключающее возможность диффузии кислорода и питательных веществ в хрящ из сосудов подлежащей кости. В действительности такого препятствия здесь нет, так как в течение всей жизни индивида суставной хрящ, в том числе и клетки в его кальцинированном слое, сохраняют жизнеспособность благодаря монолитному слиянию с хорошо васкуляризованной костью. Жизнеспособность хондроцитов в глубокой зоне суставного хряща подтверждается, в частности, возможностью их репродукции; здесь среди гипертрофированных хондроцитов встречаются клетки с фигурами митотического деления (рис. 7)

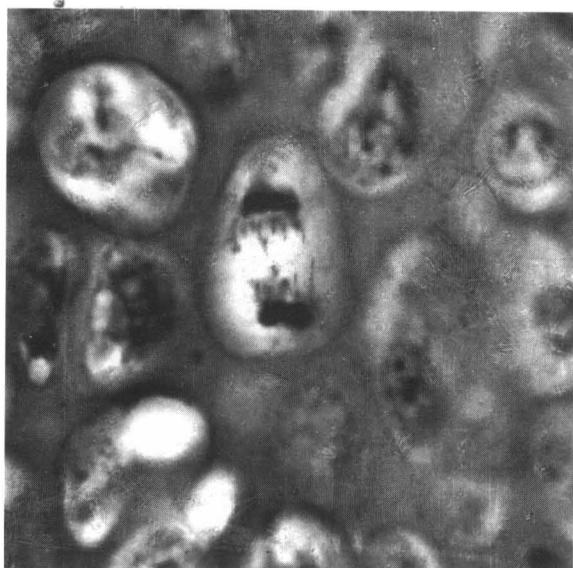


Рис. 7. Митотическое деление гипертрофированного хондроцита (анафаза). Гематоксилин-эозин. Об. 60, ок. 10.

Fig. 7. Mitotic division of a hypertrophied chondrocyte (anaphase). Hematoxylin-eosin. Lens 60, eyeglass 10.

В процессе дифференцировки набухание зрелых хондроцитов сопряжено с накоплением в их цитоплазме макромолекулярных агрегатов глюкозаминогликанов и гликопротеидов, которые отличаются высоким сродством к по-

лярным молекулам воды и ковалентно связывают их в весьма большом количестве. Поэтому цитоплазма в таких клетках находится в состоянии геля, удерживающего более 85% воды. Такая живая гидрофильная "начинка" в клетках ставит их в положение посредников эффективного пути диффузии в хрящ питательных веществ и кислорода.

Поверхностная зона суставного хряща исключает такую возможность в основном по двум причинам. Во-первых, хондроциты здесь, как уже упоминалось выше, последовательно (от средней зоны к суставной поверхности) из-за недостаточной трофики вследствие удаления от подлежащей кости, деградируют и подвергаются в конечном счете полной деструкции (рис. 4). Во-вторых, из всех компонентов, входящих в состав синовиальной жидкости, в матрикс хряща физически способна проникать только гиалуроновая кислота, которая в принципе не может быть субстратом для питания клеток. К тому же таким путем не может поступать к хондроцитам кислород. И все же, обладая свойствами гидрофильности, гиалуроновая кислота способствует поддержанию в поверхностной зоне хряща необходимого тургора, создавая при этом высокий уровень внутритканевого ацидоза. Таким образом, в сочленяющихся звеньях скелета со стороны полости сустава синовиальной средой постоянно поддерживаются особые условия, полностью блокирующие распространение энхондрального замещения на суставной хрящ. То есть, для сочленяющихся скелетных звеньев синовиальная жидкость в суставах является не только биологической смазкой трущихся поверхностей, но и необходимым условием дифференцировки на определенном этапе онтоге-

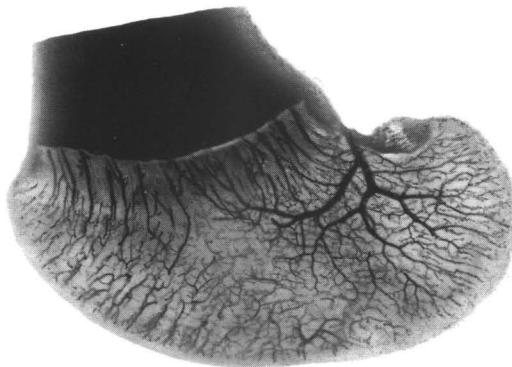


Рис. 8. Внутриорганская кровеносная система хрящевого эпифиза бедренной кости теленка (плод 6 месяцев). Капиллярные сети в виде ажурных муфт размещены внутри хрящевых каналов, пронизывающих всю толщу хрящевого эпифиза и ветвящихся по древовидно-концевому принципу. Нисходящие ветви сосудистых каналов распространяются почти до краевой зоны суставной поверхности. Просветленный распил хрящевого эпифиза после инъекции кровеносных сосудов черной тушью.

Fig. 8. Intraorganic blood circulatory system of the calf cartilaginous femoral epiphysis (6 months foetus). Capillary network are situated inside cartilage channels as tracery sockets going through the entire thickness of the cartilaginous epiphysis and branching under tree-like ending principle. Descending branches of the vessel channels are distributed almost up to the marginal zone of the articular surface. Cartilaginous epiphysis clarified saw after blood vessel injection with Indian ink.

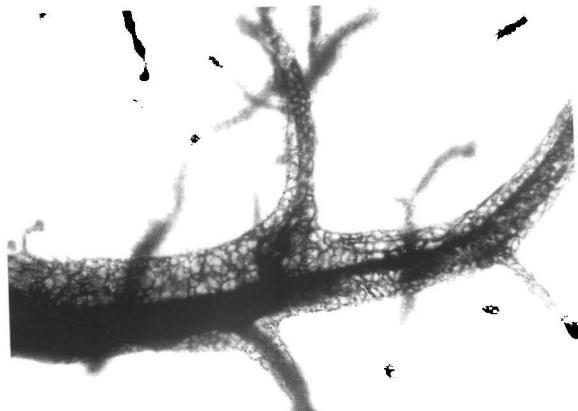


Рис. 9. Участок интраорганной системы кровеносных сосудов в хрящевом канале эпифиза трубчатой кости. Ажурные капиллярные сети этой системы размещены на внутренней поверхности хрящевого канала, формируя своеобразную сетчатую муфту, внутри которой находятся артерия и вена. Просветленный распил эпифиза после наполнения сосудов черной тушью. x 40.

Fig. 9. A part of intraorganic blood vessel system in a tubular bone epiphysis cartilaginous channel. Tracery capillary networks of this system are situated over internal surface of the cartilaginous channel forming a peculiar network socket containing artery and vein. Cartilaginous epiphysis clarified saw after blood vessel injection with Indian ink. x 40.

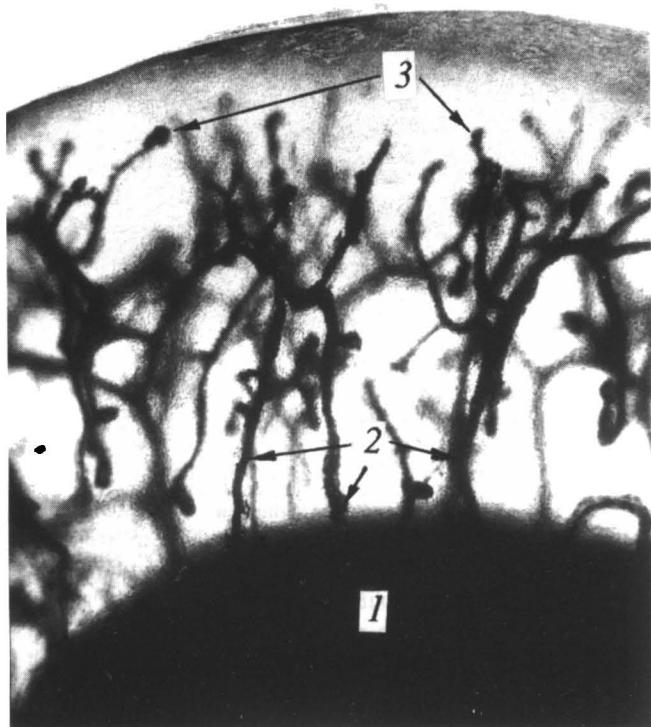


Рис. 10. Кровеносные сосуды в хрящевой части эпифиза, замещающегося костью. Видна прямая связь этих сосудов с очагом окостенения; в сторону суставной поверхности (будущего суставного хряща) формируются капиллярные терминальные клубочки: 1 — очаг замещения хряща костью; 2 — сосуды, связанные с очагом окостенения; 3 — терминальные капиллярные клубочки к суставной поверхности. Просветленный распил недекальцинированного эпифиза после предварительного наполнения кровеносных сосудов черной тушью.  $\times 20$ .

Fig. 10. Blood vessels in cartilaginous part of the epiphysis replacing with bone. A direct connection of these vessels with ossification centre is visualised; capillar terminal clubs are formed toward articular surface (future articular cartilage): 1 — centre of cartilage replacement with bone; 2 — vessels connected with the ossification centre; 3 — terminal capillar clubs toward articular surface. Clarified saw of an undecalcinated epiphysis after preliminary vessel injection with Indian ink.  $\times 20$ .

хрящевую массу вплоть до суставной поверхности. Как это видно на просветленном препарате, размещена внутри хрящевых каналов, ветвящихся по древовидно-концевому принципу. Каждый хрящевой канал несет в себе ажурную сеть кровеносных капилляров в виде своеобразной муфты, внешне напоминающей вязаный чулок (рис. 9). В концевых ответвлениях каналов вблизи суставной поверхности ажурная сосудистая муфта заканчивается терминальным капиллярным колпачком (рис. 10). После полного замещения хрящевого эпифиза (закладки короткой кости) костью система концевых капиллярных терминалей почти в неизмененном виде сохраняется непосредственно под глубоким слоем суставного хряща (рис. 11, 12). То есть, как в хрящевом состоянии,

неза суставного хряща и его последующего сохранения. Из этого, однако, следует, что если по каким-то причинам такое условие нарушается, неизбежно должны наступить изменения в состоянии хрящевого покрова сустава. И действительно, как было доказано в специальных опытах на собаках (Дружинин, 1889), при вычленении кости в суставе с удалением капсулы сустава с синовиальной оболочкой (т. е. источника продуцирования синовии), в первые же дни после операции в глубоком слое суставного хряща активизируется энхондральная резорбция, и вскоре суставной хрящ полностью замещается костью.

Если обратиться к сравнениям, то можно увидеть, что у низших позвоночных (бесхвостые амфибии) в течение всей жизни, а у высших (млекопитающие) в раннем онтогенезе эпифизы длинных костей и короткие кости находятся в хрящевом состоянии; здесь нет еще структуры, которую принято называть суставным хрящом. У млекопитающих в каждом таком эпифизе и в хрящевых закладках коротких костей еще до начала замещения костью содержится своя внутриорганская система кровеносных сосудов (рис. 8), которая питает всю

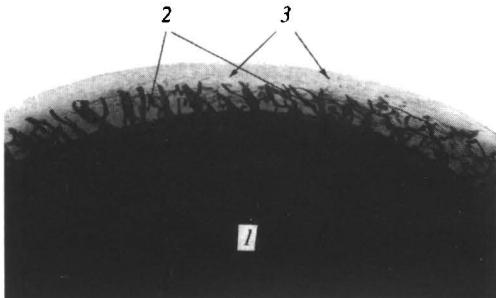


Рис. 11. Кровеносные сосуды в периферической хрящевой части окостеневающего эпифиза в период дифференцировки суставного хряща: 1 — очаг окостенения эпифиза; 2 — сосуды в хрящевой части эпифиза, связанные с очагом окостенения и направленные своими терминалями в сторону дифференцирующегося суставного хряща; 3 — суставной хрящ. Просветленный недекальцинированный распил эпифиза трубчатой кости после предварительного наполнения кровеносных сосудов черной тушью.  $\times 20$ .

Fig. 11. Blood vessels in peripheral cartilaginous part of the epiphysis during ossification and articular cartilage differentiation: 1 — epiphysis ossification centre; 2 — vessels of the cartilaginous epiphysis part connected with ossification centre and directed with their terminals toward articular cartilage under differentiation; 3 — articular cartilage. Clarified saw of an undecalcinated epiphysis after preliminary vessel injection with Indian ink.  $\times 20$ .

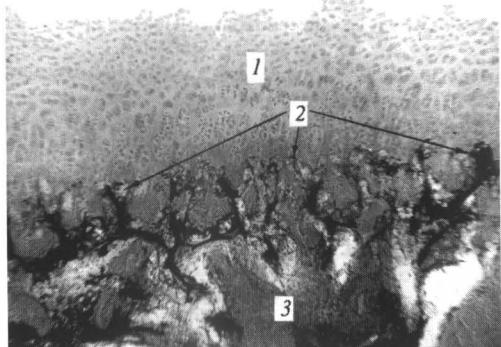


Рис. 12. Сагиттальный срез суставного хряща дистального эпифиза бедра. Видны терминальные капиллярные корзинки, достигающие глубокой зоны суставного хряща со стороны костного эпифиза: 1 — суставной хрящ; 2 — капиллярные кровеносные терминали; 3 — подстилающая губчатая кость. Сосуды наполнены черной тушью. Гематоксилин-эозин. Об. 10, ок. 7.

Fig. 12. Sagittal section of the distal femoral epiphysis articular cartilage. Terminal capillar baskets reaching profound zone of the articular cartilage from the bone epiphysis side are visible: 1 — articular cartilage; 2 — blood capillar terminals; 3 — underlying spongy bone. Vessels injected with Indian ink. Hematoxylin-eosin. Lens 10, eyeglass 7.

так и после замещения костью все части эпифиза (короткой кости), включая и суставной хрящ, питаются посредством единой внутриорганный системы кровеносных сосудов. Ее терминальные участки в течение всей жизни индивида сохраняют связь с той частью провизорной структуры скелетного звена, которая не заменилась костью, и перешла в дефинитивное состояние в виде суставного хряща. Можно еще раз повторить ту непреложную истину, что хрящевой покров в синовиальных суставах является органической частью сочленяющегося скелетного звена и имеет общий источник питания со своей костной основой. Со стороны трущейся поверхности суставной хрящ постоянно несет потери клеток и межклеточного вещества. Физиологическое самовосстановление структуры суставного хряща осуществляется механизмами интерстициального роста благодаря поддерживающейся пролиферации хондроцитов в промежуточной зоне.

Гитис М. К. Артериальные системы коленного сустава человека в связи с патогенезом хирургических заболеваний сустава // Хирургия. — 1949 — № 2. — С. 27–33.

Дедух Н. В., Зупанец И. А., Черных В. Ф., Дроговоуз С. Ч. Остеоартрозы; пути фармакологической коррекции. — Харьков: Изд-во "Основа" при Харьк. гос. ун-те, 1992. — 138 с.

Дружинин М. И. Об изменениях суставного хряща при вычленении: Дис. ... докт. мед. наук. — С.-Пб., 1889. — 112 с.

Косицин И. И. О кровоснабжении коленного сустава // Хирургия. — 1949. — № 2. — С. 21–26.

Мажуга П. М. Функциональная морфология кровеносных сосудов конечностей человека и животных. — Киев: Наук. думка, 1966. — 258 с.

Мажуга П. М. Костная субSTITУЦИЯ внутреннего скелета в прогрессивной эволюции наземных позвоночных // Вестн. зоологии. — 1992. — № 2. — С. 49–56.

Мажуга П. М. Особенности дифференцировки клеток в хондрогенезе и остеогенезе // Цитология и генетика — 1994. — 28, № 1. — С. 9–15.

- Мажуга П. М., Вечерская Т. П.** Способ комбинированного окрашивания клеточных и тканевых структур на гистологических срезах костно-хрящевой ткани // Цитология и генетика. — 1974. — 8, № 2. — С. 160–161.
- Модяев В. П.** Морфология суставного хряща в норме и после местного воздействия ионизирующей радиации: Автореф. дис. ... докт. мед. наук. — М., 1983. — 36 с.
- Павлова В. Н., Копьева Т. Н., Слуцкий Л. Н., Павлов Г. Г.** Хрящ. — М.: Медицина, 1988. — 317 с.
- Хэм А. Б., Кормак Д.** Гистология. — М.: Мир, 1983. — Т. 3. — 291 с.
- Шакалов К. И.** Болезни конечностей лошади. — М.; Л.: Сельхозгиз, 1949. — 84 с.
- Maroudas A.** Metabolism of cartilaginous tissues; a quantitative approach // Stud. Joint Disease. — Cambridge, 1980. — P. 59–86.
- Mazhuga P. M.** Mechanisms of cartilage precursor replacement by bone in the mammalian skeleton // Acta Biol. Hung. — 1984. — 35, N 2/4. — P. 219–225.
- Modis L., Adany R., Szekanecz Z., Raystijk G., Nagy I.** Differentiation of the extracellular matrix in cartilage: 21-Symposium of the Polish Histochemical and Cytochemical Society. — Krakow, 1986. — P. 46.
- Stockwell R. A.** Metabolism of cartilage // Cartilage / Ed. B. K. Hall. — New York: Acad. press, 1983. — Vol. I. — P. 253–280.

## КРАСНАЯ КНИГА УКРАИНЫ

Рідкісні та зникаючі види рослинноїдних перетинчастокрилих — пильщиків та рогохвостів (Нутемоптера, Symphyta) Української частини дельти Дунаю [Rare and Disappearing Species of Phytophagous Hymenopterans Sawflies (Hymenoptera, Symphyta) of Danube Delta Reserve]. — Внаслідок трирічних досліджень (1995–1997 рр.) на території Донецького біосферного заповідника (Одеська обл.) виявлено 52 види пильщиків з 6 родин. Серед них є ряд корисних видів (запилювачі дико-рослих та культурних рослин, знищувачі бур'янів, види-біоіндикатори стану екосистем), а також — шкідників різних культурних рослин.

В складі фауни пильщиків ДБЗ не виявлено видів, включених до 2-го видання "Червоної книги України" (1994). Проте знайдено ряд рідкісних та зникаючих видів пильщиків. В з'язку з початком організаційної роботи щодо підготовки нового, третього видання "Червоної книги України" першочерговим завданням має бути посилення досліджень щодо пошуку та виявлення в різних регіонах України рідкісних та зникаючих видів комах — нових кандидатів для включення в природоохоронні списки.

Проведені мною на території ДБЗ дослідження дозволили виявити та рекомендувати для включення до списків видів комах — кандидатів до нового видання "Червоної книги України" такі 10 видів пильщиків з 4 родин: Cephidae — *Janus luteipes* Lep.; Megalodontidae — *Megalodontes nigritegulalis* Konow; Argidae — *Aprosthemia austriaca* Konow, *A. melanura* Klug, *Sterictiphora furcata* Viller; Tenthredinidae — *Allantus togatus* Panz., *Ametastegia albipes* Thoms., *Elinora sabariensis* Mocs., *Macrophya postica* Br., *Nematus stichi* Enslin.

Підкresлю, що виявлення видів комах — кандидатів для включення в нове видання "Червоної книги України" сприятиме загальній справі збереження біорізноманіття України. — В. М. Єрмоленко (Інститут зоології НАН України, Київ).

УДК (591.85+591.436):597.8

## ТОПОГРАФИЯ И СТРУКТУРА СКОПЛЕНИЙ ПИГМЕНТ-СОДЕРЖАЩИХ КЛЕТОК В ПЕЧЕНИ ЛЯГУШКИ ОЗЕРНОЙ (*RANA RIDIBUNDA*)

Н. М. Акуленко

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

Получено 23 апреля 1997

**Топография и структура скоплений пигмент-содержащих клеток в печени лягушки озерной (*Rana ridibunda*).** Акуленко Н. М. — В статье рассматривается структура, топографическое положение и состав скоплений пигмент-содержащих клеток в печени лягушки озерной. В скоплениях обнаружаются пигментные клетки, макрофаги, а также коллагеновые волокна и прослойки. Скопления топографически связаны с синусоидами и сообщаются с их просветами. Делается вывод, что скопления пигмент-содержащих клеток в печени амфибий не тождественны меланомакрофагальным центрам рыб, несмотря на значительное сходство.

**Ключевые слова:** макрофаги, пигмент, печень, амфибии.

**Topography and Structure of the Pigment Cell Aggregation in the Liver of the Frog (*Rana ridibunda*).** Akulenko N. M. — In this paper we display the structure, topographic localization and composition of the pigment-containing cells aggregations in the liver of the frog, *Rana ridibunda*. Aggregation consist from pigment cells, macrophages, and collagen fibrils and layers. Aggregations have topographic relations with the sinusoids and their intercellular spaces correspond with lumens of the sinusoids. We do the conclusion that pigment-containing cells aggregations are not identical with the fish melanomacrophage centres despite the similarity.

**Key words:** macrophages, pigment, liver, amphibia.

### Введение

Скопления пигмент-содержащих клеток (т. н. меланомакрофагов) давно описаны в кроветворных органах (селезенке, печени, почках) рыб различных филогенетических групп. За ними в литературе утвердилось название меланомакрофагальных центров (Agius, 1980; Горышна, Чага, 1990). По существующим представлениям меланомакрофагальные центры участвуют в иммунном ответе рыб и в значительной степени выполняют функцию герминативных центров, которые у рыб отсутствуют (Горышна, Чага, 1990; Negraez, Zapata, 1986). С другой стороны, есть многочисленные указания на то, что меланомакрофагальные центры рыб играют важную роль в метаболизме и неспецифической защите (Горышна, Чага, 1990; Negraez, Zapata, 1986). У амфибий подобные образования не описаны, хотя само наличие пигмент-содержащих клеток в печени и селезенке известно достаточно давно. Отмечена топографическая связь отложений пигмента с синусоидами (Горышна, 1980); с местами, где происходит фагоцитоз (Manning, Horton, 1984). Е. Н. Горышна (1980) в селезенке травяной лягушки обнаружила гигантские "меланомакрофаги", содержащие десятки и даже сотни ядер на одном срезе. Однако, учитывая, что эти образования рассматривались только на гистологических срезах, даже сам автор не исключает возможность того, что речь идет не о "гигантских клетках", а о конгломерате клеток. Таким образом, общирные скопления пигмент-содержащих клеток, обнаруженные нами (Акуленко, 1996) в печени амфибий, не были предметом специального исследования. Целью настоящей работы было изучение топографии и структуры скоплений пигмент-содержащих клеток в печени лягушки озерной с точки зрения их функции, а также выявления сходства и различия с меланомакрофагальными центрами у рыб.

### Материалы и методы

В опыте было использовано 35 половозрелых самцов лягушки озерной (*Rana ridibunda*), отловленных в окр. г. Киева. Печень для гистологического исследования фиксировали по Буэну и окрашивали гематоксилином Майера-эозином, паноптическим методом и, выборочно, по Малори для

выявления коллагеновых и ретикулиновых волокон. Из оригинальной прописи Малори мы исключили окраску фуксином, который интенсивно окрашивал цитоплазму гепатоцитов и маскировал соединительнотканые прослойки между ними. Для выявления фагоцитирующих клеток на срезах трем животным в подкожные лимфатические мешки вводилась взвесь китайской туши на физрастворе; печень для гистологического исследования забирали через 6 и через 24 ч. Затем на срезах производилось отбеливание пигментов перманганатом калия (Пирс, 1962), чтобы были отчетливо видны частицы туши. Кроме того, для световой микроскопии изготавливали мазки печени и окрашивались по Паппенгейму.

Образцы ткани для электронной микроскопии фиксировали 2,5%-ным глютаральдегидом и 1%-ным OsO<sub>4</sub>, заключали в аралдит, контрастировали уранилацетатом и по Рейнольду (Уики, 1975). Ультратонкие срезы просматривали в электронном микроскопе "ТЕСЛА-БС 500".

## Результаты и обсуждение

Скопления пигмент-содержащих клеток в печени лягушки озерной различаются по размерам, структуре и клеточному составу (рис. 1, *a—e*). Однако сравнение большого количества таких скоплений между собой, в том числе после отбеливания пигмента, показывает, что мы имеем дело с одними и теми же структурами, а морфологическое разнообразие зависит от степени зрелости и функционального состояния входящих в них клеток. Во всех случаях скопления пигментных клеток отчетливо выделяются на фоне паренхимы печени, а входящие в их состав клетки легко отличимы от гепатоцитов.

Меланомакрофагальные центры рыб всегда окружены сплошной мембранный, ШИК-положительной и аргирофильной (Agius, 1980). В печени лягушки между пигмент-содержащими клетками располагаются коллагеновые прослойки (особенно заметные при окраске по Малори), однако сплошной мембранны, отделяющей пигментные скопления от паренхимы печени, у них нет (рис. 1, *г*). Волокна, образующие внутренний каркас, хорошо видны в тех скоплениях, в которых много вакуолизированных и разрушенных клеток (рис. 1, *г*). Коллагеновые прослойки пигментных скоплений соединяются с соединительноткаными прослойками между гепатоцитами и с базальными мембранными синусоидов. При электронномикроскопическом исследовании видны отдельные пучки коллагеновых фибрилл, проходящих между клетками в скоплениях. Скопления пигментных клеток топографически связаны с синусоидами, хотя площадь крупных скоплений во много раз превосходит диаметр синусоида, и протяженность контакта оказывается относительно небольшой. Крупные скопления контактируют с несколькими синусоидами. Обычно там, где скопления соприкасаются с синусоидами, базальная мембрана и эндотелий отсутствуют, и клетки, входящие в состав скопления, могут непосредственно контактировать с циркулирующей кровью (рис. 1, *д*). На электронограммах видны занесенные в скопления клетки крови, в частности эритроциты (рис. 3). Наличие эритроцитов служит доказательством того, что поступающая в печень кровь проникает в такие скопления, потому что эритроциты, в отличие от лейкоцитов, не способны к самостоятельным миграциям за пределы сосудистого русла.

На срезах в составе скоплений видно от 2–3 до десятков и сотен клеток. Структура скоплений зависит от их клеточного состава, который, в свою очередь, определяется временем года и физиологическим состоянием животного. В зависимости от этих факторов скопления могут быть плотными и наполненными пигментом, когда в них преобладают пигментные клетки (рис. 1, *в*), или, помимо пигментных клеток, содержать большое количество макрофагов, поглощающих пигмент, который выделяется из пигментных клеток (рис. 1, *а*; рис. 2). Наконец, встречаются скопления, в которых преобладают дегенерировавшие макрофаги и дегенерировавшие пигментные клетки (рис. 1, *б*). В таких скоплениях коллагеновый каркас сохраняет прежнюю форму, но большинство его яче-

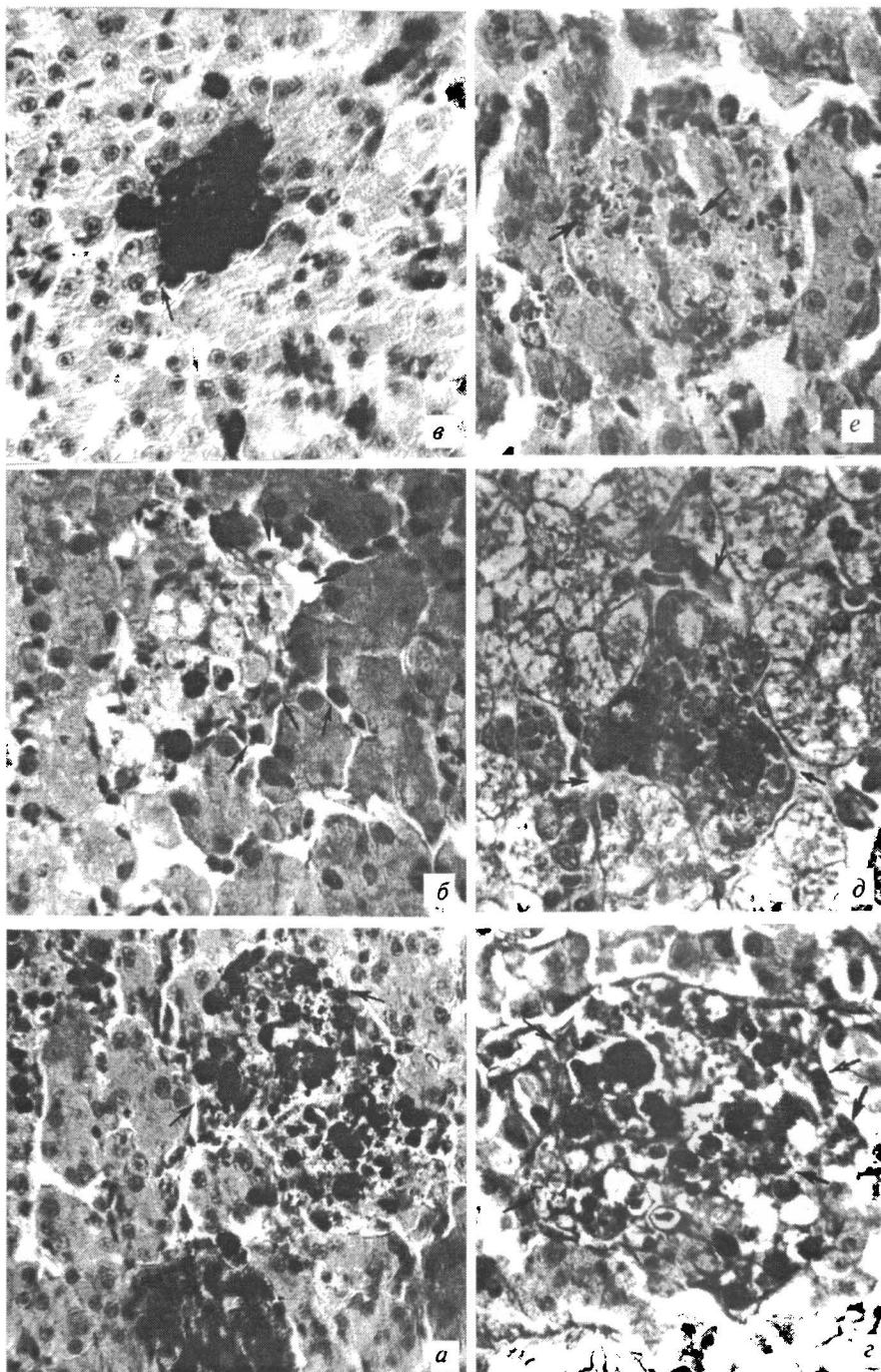


Рис. 1 Меланомакрофагальные скопления в печени лягушки озерной. Микрофото. Окраска гематоксилином Майера-эозином (*a*, *b*, *c*, *e*) и по Малори (*g*, *d*). Отбелывание пигментов (*e*). Ув. 200: *a*–*d* — стрелками обозначены просветы синусоидов, примыкающих к скоплениям; двойными стрелками на рис. *g* обозначены участки контакта между пигментным скоплением и паренхимой печени, в которых отсутствует коллагеновая прослойка; *e* — скопление через 24 ч после введения туши. Видны макрофаги с частицами туши (стрелки) и отдельно лежащие частицы туши.

Fig. 1. Melano-macrophagal aggregations in the frog liver. Microphotograph. Stained with Mayer hematoxylin-eosin (*a*, *b*, *c*, *e*) and by Mallory (*g*, *d*). Pigment bleaching (*e*). x 200: *a*–*d* — arrows indicate sinusoid lumens joining aggregations; double arrows on the fig. *g* indicate contact areas between pigment aggregation and liver parenchyme with collagen layer absent; *e* — aggregation after 24 hr after ink injection; macrophages with ink particles (arrows) and separate ink paticles are visible.

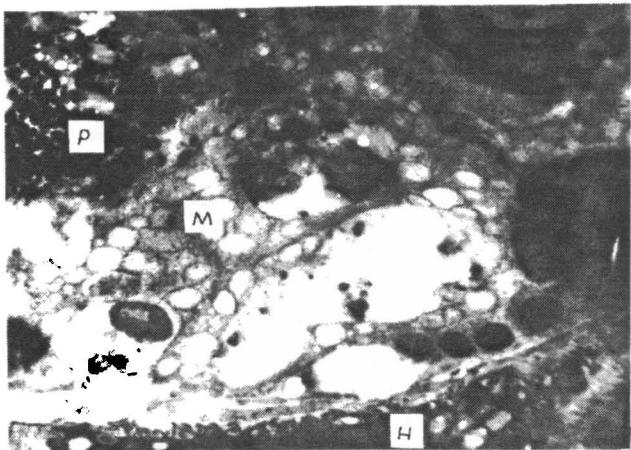


Рис. 2 Меланомакрофагальное скопление в печени лягушки озерной. Электронограмма. Ув. 4 000. Видны: пигментная клетка (P), макрофаг, фагоцитирующий пигментные гранулы (M), гепатоцит (H).

Fig. 2. Melano-macrophagal aggerations in the frog liver. Electronograph. x 4,000. Pigment cell (P), a macrophage phagocytizing the pigment granules (M), hepatocyte (H) are visible.

турным данным, в меланомакрофагальных центрах, в том числе частицы туши, первоначально поступают в эндотелиальные клетки и в цитоплазму одиночных макрофагов внутри синусоидов.

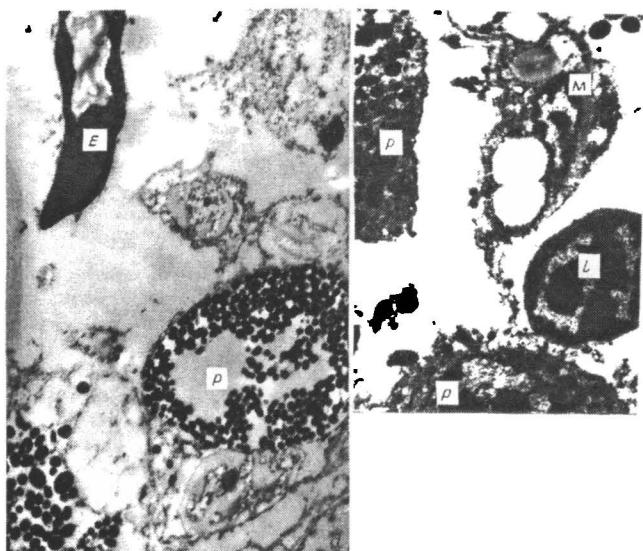


Рис. 3 Разрыхленные меланомакрофагальные скопления в печени лягушки озерной. Электронограммы. Ув. 4 000: а — разрушенная пигментная клетка (P) и эритроцит (E); б — фрагмент вакуолизированного макрофага (M), пигментные клетки (P), лимфоцит (L).

Fig. 3. Loosen melano-macrophagal aggregation in the frog liver. Electronographs. x 4,000: a — destroyed pigment cell (P) and erythrocyte (E); b — vacuolized macrophage fragment (M), pigment cells (P), lymphocyte (L).

ек пусты или заполнены разрыхленным клеточным детритом, и только в некоторых местах остаются целые пигментные клетки или макрофаги.

После введения туши и отбеливания пигментов в скоплениях пигментных клеток становятся видны макрофаги, фагоцитировавшие частицы туши. Через 24 ч после введения большая часть туши обнаруживается в скоплениях пигментных клеток, частично в цитоплазме макрофагов, а некоторые частицы, по-видимому, свободно лежат между клетками (рис. 1, е). Некоторое количество нагруженных тушию макрофагов видны в просветах синусоидов. По литературным данным, в меланомакрофагальных центрах рыб чужеродные частицы, в том числе частицы туши, первоначально поступают в эндотелиальные клетки и в цитоплазму одиночных макрофагов внутри синусоидов, и только потом перемещаются в меланомакрофагальные центры (Неггаэз, Запата, 1986). Вероятно, у лягушек дело обстоит так же.

Учитывая сведения о роли меланомакрофагальных центров рыб в иммунных реакциях, мы специально обращали внимание на наличие лейкоцитов в составе скоплений или в непосредственной близости от них. При этом отмечены малые лимфоциты, нейтрофилы, часто — эозинофилы, но всегда в виде единичных клеток. Очагов размножения миелоидных или лимфоидных клеток в скоплениях или вблизи от них нет. В литературе не раз высказывались предположения, что меланомакрофагальные центры рыб аналогичны герминативным центрам высших позвоночных. Мы пока не можем делать никаких заключений

относительно бесхвостых амфибий; этот вопрос нуждается в самостоятельном исследовании. Можно только отметить, что контакты между малыми лимфоцитами и макрофагами в меланомакрофагальных скоплениях наблюдаются. С другой стороны, в них слишком мало лимфоцитов и много эозинофилов, что не характерно для герминативных центров.

Таким образом, данные, изложенные в этой и предыдущей статьях (Акуленко, 1994) свидетельствуют о том, что в состав скоплений входят различные клетки: собственно пигментные клетки, фагоцитирующие пигмент макрофаги и вакуолизированные клетки, появляющиеся в результате массового разрушения первых и вторых. В то же время, хотя меланомакрофагальные центры рыб хорошо изучены, в литературе нет сведений о том, что составляющие их клетки морфологически или функционально неоднородны. В скоплениях пигмент-содержащих клеток амфибий выявляются соединительнотканые волокна, но мембрана, подобная окружающей меланомакрофагальные центры рыб, отсутствует. Скопления пигмент-содержащих клеток у амфибий топографически связаны с синусоидами и не отделены от их просветов слоем эндотелия, тогда как меланомакрофагальные центры рыб связаны с более крупными сосудами, и нет данных, что они непосредственно сообщаются с их просветами (Agius, 1980). Наконец, у рыб меланомакрофагальные центры часто окружены слоем лимфоидных или миелоидных клеток (Agius, 1980; Горышнина, Чага, 1990; Hergaez, Zapata, 1986), а в скопления пигментных клеток у амфибий мигрируют только одиночные зрелые лейкоциты.

Таким образом, скопления пигмент-содержащих клеток в печени амфибий не идентичны меланомакрофагальным центрам, описанным у рыб: они отличаются и особенностями структуры, и топографическим положением, и клеточным составом. Называть их меланомакрофагальными центрами, как это делалось в соответствующей литературе (Горышнина, Чага, 1990; Горышнина, 1980), нет оснований. Учитывая, что в состав этих образований входит большое количество макрофагов и пигментных клеток, мы предлагаем для них термин "меланомакрофагальные скопления", который отражает сходство с меланомакрофагальными центрами рыб и в то же время показывает, что они не являются тождественными образованиями.

- Акуленко Н. М. Пигмент-содержащие клетки в печени лягушки озерной // Цитология и генетика. — 1994. — № 6. — С. 80.
- Акуленко Н. М. Скопления пигмент-содержащих клеток в печени амфибий // Актуальні питання морфології. — Тернопіль, 1996. — Т. 1. — С. 37–39.
- Горышнина Е. Н. Изучение кинетики репродукции и дифференцировки клеток нейтрофильно-макрофагального ряда травяной лягушки в различные сезоны года // Цитология. — 1980. — 22, № 7. — С. 765–773.
- Горышнина Е. Н., Чага О. Ю. Сравнительная гистология тканей внутренней среды с основами иммунологии. — Л., Изд-во ЛГУ, 1990. — 320 с.
- Лирс Э. Гистохимия. — М., Изд-во иностр. лит-ры, 1962. — 962 с.
- Уилки Б. Электронная микроскопия для начинающих. — М., Мир, 1975. — 324 с.
- Agius C. Phylogenetic development of melano-macrophage centres in fish // J. Zool. — 1980. — 191, p. 1. — P. 11–31.
- Herraez M. P., Zapata A. G. Structure and function of the melano-macrophage centres of the goldfish *Carassius auratus* // Vet. Immunol. and Immunopathol. — 1986. — 12, № 1. — P. 117–126.
- Manning M. J., Horton J. D. RES structure and function of the amphibia // Reticuloendothel. System. A comprehensive treatise. — 1984. — Vol. 3. — P. 423–459.

## ЗАМЕТКА

Первая находка в Европе *Symplesis ringoniella* Kamijo (Hymenoptera, Eulophidae) — паразита минирующих молей. [First Record of *Symplesis ringoniella* Kamijo (Hymenoptera, Eulophidae) a Parasite of Leaf-mining Moths in Europe]. — *S. ringoniella* был известен из Приморского края, Кореи и Японии. В качестве хозяина для него указывалась минирующая моль *Phyllonorycter ringoniella* Mtssm. (Gracillariidae). Нами этот вид выведен из мин *Ph. pyrifoliella* Grsm., собранных в яблоневом саду в окр. г. Киева (с. Новоселки) (1 ♀ 15.09.63, det. Storozheva, 1990). — С. В. Свиридов (Институт зоологии НАН Украины, Киев).

УДК 591.11:597.6+598.1+597

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЦИТОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОК БЕЛОЙ КРОВИ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ХОЛОДНОКРОВНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Е. И. Лобода

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

Получено 17 марта 1997

**Морфологические и цитохимические особенности клеток белой крови у представителей некоторых видов холоднокровных позвоночных.** Лобода Е. И. — Изучены морфологические и цитохимические особенности клеток белой крови — лимфоцитов, моноцитов, макрофагов и гранулоцитов у некоторых представителей разных классов холоднокровных позвоночных — рыб, амфибий и рептилий. Показано, что лимфоциты, моноциты и макрофаги подобны у всех холоднокровных. Клетки же гранулоцитарного ряда имеют значительные отличия, которые выявляются в их морфологии (сегментированность ядер, величина, ультраструктурные особенности специфичных гранул) и цитохимических показателях.

**Ключевые слова:** холоднокровные позвоночные, лимфоциты, моноциты, макрофаги, гранулоциты.

**Morphological and Cytochemical Peculiarities of the White Blood Cells in Representatives of Some Species of the Poikilotherm Vertebrates.** Loboda E. I. — Morphological and cytochemical peculiarities of the white blood cells — lymphocytes, monocytes, macrophages and granulocytes of the poikilotherm vertebrates representatives — fishes, amphibians and reptiles were studied. Lymphocytes, monocytes and macrophages of the poikilotherm vertebrates are shown to have similar phylogenetic line. The granulocyte cells have more expressed differences in morphology (size, shape and quantity of the nuclear segments, specific granules ultrastructure) and cytochemical indexes.

**Key words:** poikilotherm vertebrates, lymphocytes, monocytes, macrophages, granulocytes.

### Введение

Клетки белой крови (лимфоциты, моноциты, макрофаги и гранулоциты), которые обеспечивают защиту организма от патогенных факторов, наиболее изучены у млекопитающих. Сравнительному исследованию этих клеток у холоднокровных уделяется неоправданно мало внимания. Изучение морфологических и цитохимических особенностей клеток белой крови у рыб, амфибий и рептилий необходимо для понимания становления и функционирования защитных механизмов в филогенетическом ряду позвоночных. Оно может иметь также практическое значение в плане разработок по регуляции направленного иммуногенеза. Основными очагами кроветворения у рыб являются почки и селезенка, у амфибий (бесхвостых) и рептилий — костный мозг и селезенка (Пестова, 1976). Защитная функция присуща гемopoэтическим элементам лимфоидного, плазмоцитарного, моноцитоидного и гранулоцитарного рядов (Бережная, 1988).

В настоящей работе представлены результаты исследования особенностей цитохимии клеток белой крови у представителей разных классов холоднокровных позвоночных — рыб: карп (*Cyprinus carpio*), линь (*Tinca tinca*); амфибий: лягушка озерная (*Rana ridibunda*), лягушка остромордая (*Rana arvalis*) и рептилий: ящерица прыткая (*Lacerta agilis*), черепаха болотная (*Emys orbicularis*), уж обыкновенный (*Natrix natrix*) в сравнительном аспекте.

### Материал и методика

Материалом для изучения служили клетки белой крови и кроветворных органов (почки и селезенка рыб, костный мозг и селезенка амфибий и рептилий). Исследования выполнены при помощи световой и электронной микроскопии. Мазки окрашивали по Паппенгейму. Проведены цитохими-

ческие реакции на гликоген по Мак-Манусу и Хочкису, липиды — по Шинену и Сторею, катионные белки — по Пигаревскому, кислую фосфатазу — по Гольдбергу и Барка, щелочную фосфатазу — по Аккерману, пероксидазу — по Сато в модификации Кваггино, неспецифическую эстеразу ( $\alpha$ -нафтилацетатэстеразу) — по методу Леффлера. Для электронномикроскопических исследований кусочки органов (размером 1мм<sup>3</sup>) фиксировали в 1% -ном р-ре осмиевой кислоты, обезвоживали в спиртах и ацетоне, заливали в араллит. Ультратонкие срезы просматривали на электронном микроскопе "Тесла-БС500".

## Результаты и обсуждение

Исследования показали, что клеточный состав белой крови упомянутых видов рыб, амфибий и рептилий различен. Данные этого анализа представлены на графиках (рис. 1, 2). Подобно лимфоцитам птиц и млекопитающих, на мазках периферической крови лимфоциты рыб, амфибий и рептилий разделяются на малые, средние и большие. Малые лимфоциты характеризуются высоким ядерно-цитоплазматическим отношением, плотным ядром, окруженным тонким слоем цитоплазмы. Цитоплазма часто располагается вокруг ядра неравномерно, в результате чего клетка приобретает причудливые очертания. Средние лимфоциты — более крупные, имеют плотное ядро и относительно широкий слой цитоплазмы. Большие лимфоциты — наиболее крупные клетки с рыхлым ядром, обильной цитоплазмой и невысоким ядерно-цитоплазматическим отношением. Лимфоциты холоднокровных позвоночных часто содержат в цитоплазме азурофильные гранулы. При цитохимических исследованиях в этих клетках выявлено небольшое количество гликогена, умеренная или высокая активность кислой фосфатазы, слабая активность неспецифической эстеразы. Моноциты рыб, амфибий и рептилий, подобно моноцитам птиц и млекопитающих — крупные клетки с большим объемом цитоплазмы серого цвета (при окраске по Паппенгейму). Ядро базофильное, овальной или бобовидной формы, с инвагинациями, располагающееся, как правило, эксцентрично. Хроматин в ядре в виде глыбок. Цитоплазма часто вакуолизирована, содержит фаголизосомы. При электронномикроскопических исследованиях в моноцитах отмечены митохондрии, гранулярный эндоплазматический ретикулум, микротрубочки, многочисленные рибосомы, различные вакуоли и электронноплотные гранулы.

На отпечатках костного мозга и селезенки обнаруживаются макрофаги, которые имеют крупные размеры, низкое ядерно-цитоплазматическое отношение.

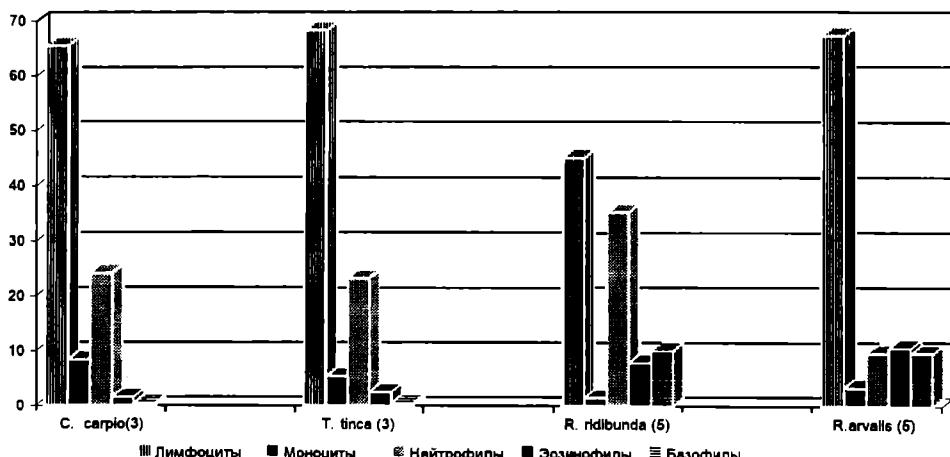


Рис. 1. Состав клеток периферической крови у рыб и амфибий, %.

Fig. 1. The composition of the peripheral blood cells in fishes and amphibians, %.

Ядро располагается в центре или эксцентрично, в цитоплазме выявляются многочисленные разрушенные эритроциты, фагосомы, остаточные тельца, миелинизированные образования, различной величины гранулы и вакуоли. В моноцитах и макрофагах отмечается высокая и умеренная активность гликогена и кислой фосфатазы.

Особый интерес представляют клетки гранулоцитарного ряда холоднокровных позвоночных. У рыб к ним относят нейтрофилы, эозинофилы, псевдоэозинофилы, базофилы, псевдоБазофилы. Нейтрофилы рыб — в основном округлые клетки с прозрачной цитоплазмой, одно- или двухсегментным ядром, смещенным к периферии. Эозинофильные гранулоциты рыб в световом микроскопе идентифицируются довольно легко, поскольку к эозинофилам относят гранулоциты с окси菲尔ной зернистостью в цитоплазме. При электронномикроскопическом исследовании эозинофильные гранулы рыб имеют сходство с таковыми млекопитающих, благодаря наличию в них игольчатых структур. Псевдоэозинофилы и псевдоБазофилы не были обнаружены. Н. А. Головина и И. Д. Тромбицкий (1939) отмечают, что эти клетки в крови встречаются непостоянно, их процент возрастает при патологиях.

Гранулоциты у амфибий представлены нейтрофилами, эозинофилами и базофилами. Нейтрофильные гранулоциты в наибольшей степени сходны с нейтрофилами млекопитающих, имеют прозрачно-голубую цитоплазму, сегментированные ядра. При световой микроскопии специфическая зернистость не выявляется, а обнаруживается лишь при электронномикроскопических исследованиях. Эозинофилы амфибий, так же как и рыб, имеют окси菲尔ную зернистость, при электронномикроскопических исследованиях выявляют умеренную электронную плотность.

До настоящего времени нет единой и общепринятой классификации гранулоцитов у рептилий. Мы подразделяем гранулоциты рептилий на клетки I типа, II типа и базофилы. Гранулоциты I типа морфологически сходны с нейтрофилами рыб и амфибий, однако имеют в голубовато-серой цитоплазме мелкую розовую зернистость, из-за которой их нельзя отнести к нейтрофилам. Кроме того, у большинства этих клеток ядра несегментированы. Исключение составляют гранулоциты I типа черепах, ядра которых содержат 2 округлых или овальных близкорасположенных сегмента. У ящерицы прыткой такие клетки

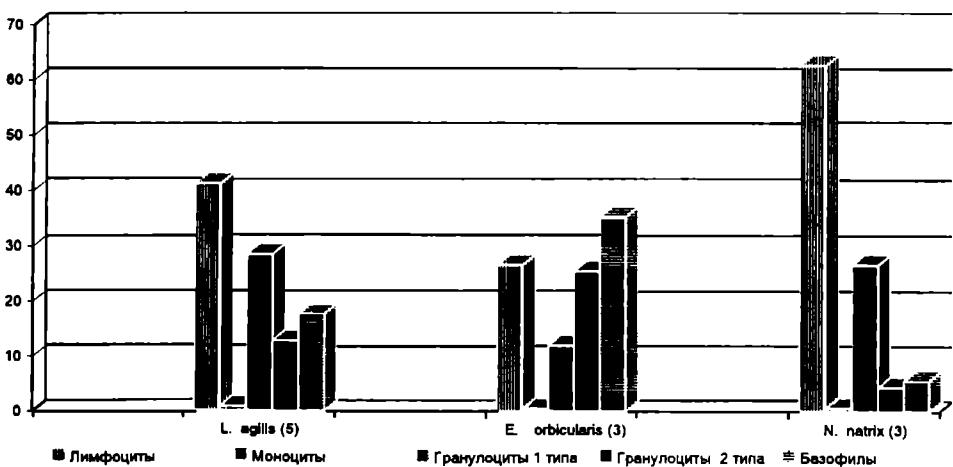


Рис. 2. Состав клеток периферической крови у рептилий, % (в скобках указано количество исследованных животных).

Fig. 2. The composition of the peripheral blood cells in reptiles, %.

имеют ядра неправильной формы, бобовидные, в виде толстой палочки, крайне редко — двухсегментные. К гранулоцитам II типа отнесены клетки, морфологически сходные с эозинофилами рыб и амфибий, имеющие многочисленные крупные окси菲尔ные гранулы, плотно заполняющие цитоплазму. Базофильные гранулоциты исследованных представителей холоднокровных имеют округлое (реже сегментированное) ядро, прикрытое многочисленными азуро菲尔ными гранулами. Иногда гранулы располагаются вокруг ядра. Необходимо отметить, что количество и величина специфических гранул в эозинофилах рыб и амфибий, а также гранулоцитах II типа рептилий и базофилах варьируют.

При цитохимическом изучении клеток гранулоцитарного ряда холоднокровных позвоночных установлено, что наиболее активными функционально у рыб и амфибий являются нейтрофилы и эозинофилы, у рептилий — гранулоциты II типа, морфологически подобные эозинофилам. В нейтрофилах рыб и амфибий отмечается высокое содержание гликогена, умеренная активность кислой фосфатазы, пероксидазы и эстеразы, небольшое количество липидных гранул. В гранулоцитах I типа рептилий выявляется умеренное количество гликогена и незначительная активность кислой фосфатазы.

В эозинофилах исследованных видов рыб и амфибий отмечается умеренное содержание гликогена, высокое содержание липидов, высокая активность катионных белков и пероксидазы, следы кислой и щелочной фосфатаз. Для гранулоцитов II типа рептилий установлена высокая активность гликогена, липидов, катионных белков, пероксидазы, щелочной фосфатазы, следовые количества кислой фосфататзы и эстеразы. Гранулоциты II типа у рептилий ряд исследователей (Красильников, 1966; Хамидов и др., 1978) называют специальными лейкоцитами и полагают, что функционально они соответствуют клеткам нейтрофильного ряда других позвоночных. В базофильных гранулоцитах холоднокровных при проведении цитохимических реакций выявляются лишь следовые количества гликогена.

## Выводы

На основании проведенных исследований можно сделать следующие выводы:

1. Лимфоциты рыб, амфибий и рептилий морфологически и по цитохимическим показателям сходны как между собой, так и с лимфоцитами теплокровных позвоночных, что свидетельствует об эволюционной преемственности этих клеток.

2. Морфологические и цитохимические показатели моноцитов и макрофагов рыб, амфибий и рептилий свидетельствуют об универсальности функций этих клеток в ряду позвоночных от рыб до млекопитающих. Моноциты и макрофаги играют важную роль в защитных реакциях специфического и неспецифического характера.

3. Гранулоциты рыб, амфибий и рептилий различны между собой по особенностям морфологии и цитохимии и отличаются от гранулоцитов теплокровных позвоночных (птиц и млекопитающих). Особо выраженные отличия имеют гранулоциты I типа у рептилий при сравнении их с нейтрофильными гранулоцитами животных других классов. Однако следует отметить сходство нейтрофильных гранулоцитов рыб и амфибий, эозинофильных гранулоцитов рыб и амфибий с гранулоцитами II типа рептилий.

Базофильные гранулоциты рыб, амфибий и рептилий сходны с базофилами птиц и млекопитающих.

*Бережная Н. М. Нейтрофилы и иммунологический гомеостаз. — Киев: Наук. думка, 1988. — 192 с.*  
*Головина Н. А., Тромбецкий И. Д. Гематология прудовых рыб. — Кишинев: Штиинца, 1989. — 160 с.*  
*Красильников Е. Н. Лейкоцитарный состав крови рептилий // Арх. анат., гистол., эмбриологии. — 1966. — 50, № 4. — С.102–107.*

*Пестова И. М. Краткий очерк эволюции лимфоидной ткани и ее иммуноклеточной реактивности у позвоночных // Арх. анат., гистол., эмбриологии. — 1976. — № 3. — С. 26–38.*

*Хамидов Д. Х., Акилов А. Т., Турдыев А. А. Кровь и кроветворение у позвоночных животных. — Ташкент: ФАН, 1978. — 166 с.*

УДК 594.1

## СВЯЗЬ ПОРОВОГО АППАРАТА РАКОВИНЫ И ОТРОСЧАТЫХ КЛЕТОК МАНТИИ У МОЛЛЮСКОВ НАДСЕМЕЙСТВА PISIDIOIDEA (BIVALVIA)

А. О. Чернышева<sup>1</sup>, Г. Е. Киричук<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина

<sup>2</sup> Житомирский педагогический институт, ул. Б. Бердичевская, 44, 262002 Житомир, Украина

Получено 9 апреля 1997

**Связь порового аппарата раковины и отросчатых клеток мантии у моллюсков надсемейства Pisidioidea (Bivalvia).** Чернышева А. О., Киричук Г. Е. — Для 10 видов моллюсков надсемейства Pisidioidea гистологическим методом установлено наличие цитоплазматических выростов клеток внешнего эпителиального слоя мантии, их взаимосвязь со створками раковин. Рассматриваются морфофункциональные аспекты значения этих цитоплазматических выростов.

**Ключевые слова:** моллюски, мантия, цитоплазматические выросты мантии, железистые клетки, секрет.

**Association of Pores and Caecal Cells of the Mantle in Molluscs of the Superfamily Pisidioidea (Bivalvia).** Chernyshova A. O., Kirichuk G. E. — Presence of caeca in cells of outer mantle epithelium is confirmed by histological method for 10 mollusc species of the superfamily Pisidioidea. Interrelation of caeca and shell is studied and some aspects of their functional role are observed.

**Keywords:** molluscs, mantle, cellular caeca of mantle, glandular cells, secretion.

### Введение

В раковинах многих двустворчатых моллюсков есть каналы, которые начинаются оформленными отверстиями на внутренней поверхности створки и пронизывают все её кальцифицированные слои, оканчиваясь у нижней границы периостракума (Omori et al., 1962; Oberling, 1964; Waller, 1980; Araújo et al., 1994 и др.). Предполагается морфологическая и функциональная связь между порами раковин и отросчатыми клетками мантийного эпителия (Schroder, 1907; Rosso, 1954; Алексеев, 1987). Высказывалось мнение, что каналы могут образовываться и после формирования раковины (Алексеев, 1987). В пределах надсемейства Pisidioidea наличие каналов в раковинах установлено у 43 видов. Показано, что они отсутствуют ниже мантийной линии и обнаруживают родовую специфичность в плотности размещения (Dyduch-Falniowska, 1983; Киричук, Стадниченко, 1996).

В настоящее время наличие пор в раковинах двустворчатых моллюсков и особых отросчатых клеток в мантийном эпителии не вызывает сомнения, но остаются невыясненными вопросы строения этих клеток и их функционального назначения. В представленной работе мы попытались установить на светооптическом уровне детали морфологии мантии, имеющие, по нашему мнению, значение для функционирования порового аппарата моллюсков, а также проследить взаимосвязь отросчатых клеток мантии с порами раковины.

### Материал и методика

Изучено 10 видов моллюсков надсемейства Pisidioidea: *Rivicoliana rivicola* Lamarck, 1818; *Sphaerium corneum* Lamarck, 1758; *Nucleoclycas radiatum* Clessin in Westerlund, 1877; *N. nucleus* Studer, 1820; *Musculium hungaricum* Hazay, 1881; *Euglesa (E.) casertana* Poli, 1791; *E. (Roseana) rosea* Scholtz, 1843; *E. (E.) personata* Malm, 1853; *E. (Cyclocalyx) obtusalis* Lamarck, 1818; *Pseudeupera (P.) subtruncata* Malm, 1853, собранных на территории Житомирской обл. в 1996 г. Таксономическая принадлежность их дана в соответствии с системой, предложенной А. В. Корнюшиным (1996).

Фиксированный жидкостью Буэна материал заливали в парафин по общепринятой схеме. Серийные срезы толщиной 6 мкм окрашивали гематоксилином Гейденгайна с докраской азофлокси-

ном и гематоксилином по Кацнельсону (1953) для дифференцированной окраски соединительно-канальных элементов, железистых образований и мышечных элементов. Размеры структур определяли с помощью окуляр-микрометра при увеличении  $\times 20$ ,  $\times 40$ ,  $\times 90$ . Рисунки выполняли на рисовальном аппарате РА-4. Микрофотографирование проводили на микроскопе БИОЛАМ.

## Результаты и обсуждение

В створках раковин всех исследованных видов моллюсков обнаружены каналы округлой формы, пронизывающие их кальцифицированные слои, а в наружном слое эпителия мантии — клетки, отростки которых размещаются в этих каналах. Во всех случаях каналы пор раковины и отросчательные клетки мантии были расположены выше мантийной линии. Установлено, что в примакушечной зоне плотность размещения обоих структур на 50–70 % выше, чем в средней части. Соблюдается также соответствие числа пор раковины и числа отросчательных клеток мантии. Так, у *R. rivicola* число пор в раковине примерно в 4 раза меньше, чем у *E. (Cyclocalyx) obtusalis*, соответственно изменяется и число отросчательных клеток эпителия мантии (рис. 1).

Произведенные нами измерения показали, что длина выростов отросчательных клеток эпителия мантии соотносится с толщиной кальцифицированных слоев раковины (табл. 1). При этом следует учитывать, что промеры выростов являются относительными показателями, т.к. методы подготовки материала, в наибольшей мере фиксация, существенно влияют на размерные характеристики мягких тканей моллюсков.

Приведенные данные свидетельствуют о топографической связи каналов порового аппарата и отростков клеток мантии у изученных видов моллюсков. В свою очередь, такая топографическая общность предполагает и функциональную связь структур. Для решения этого вопроса необходимо детальное изучение морфологии обеих структур.

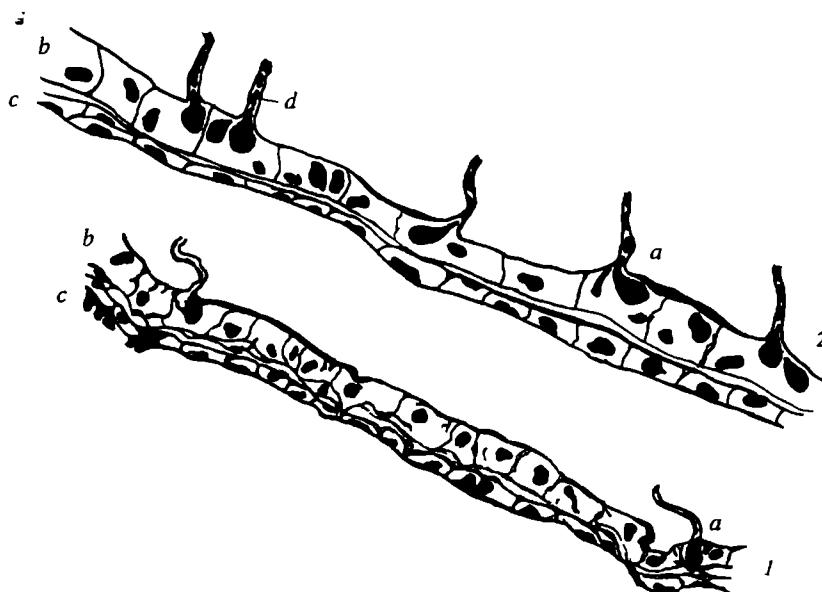


Рис. 1. Схема строения мантии моллюсков надсемейства Pisidioidea: 1 — *Rivicoliana rivicola* ( $10 \times 20$ ); 2 — ( $10 \times 40$ ); *a* — отростки эпителиальных клеток мантии; *b* — внешний эпителиальный слой мантии; *c* — внутренний эпителиальный слой мантии; *d* — секрет.

Fig. 1. Diagrammatic representation of mantle cross sections in molluscs of the superfamily Pisidioidea: 1 — *Rivicoliana rivicola* ( $10 \times 20$ ); 2 — *Euglesa (Cycl.) obtusalis* ( $10 \times 40$ ); *a* — processes (caeca) of the mantle epithelial cells; *b* — outer mantle epithelium; *c* — inner mantle epithelium; *d* — secret.

**Таблица 1.** Зависимость длины эпителиальных выростов мантии от толщины створки раковины моллюсков

**Table 1. Dependence of the length of epithelial coeca in the mantle on the thickness of valve**

Виды моллюсков	n	Толщина створки, мм, $\bar{x} \pm m_x$	Длина выростов, мм, $\bar{x} \pm m_x$
<i>Rivicoliana rivicola</i>	30	0, 550±0, 009	0, 0242±0, 012
<i>Nucleocyclus nucleus</i>	13	0, 380±0, 004	0, 0221±0, 011
<i>N. radiatum</i>	11	210±0, 0070	0, 0179±0, 007
<i>Sphaerium corneum</i>	12	0, 200±0, 005	0, 0183±0, 014
<i>Musculium hungaricum</i>	20	0, 100±0, 003	0, 0098±0, 009
<i>Euglesa obtusalis</i>	44	0, 180±0, 001	0, 0153±0, 017
<i>E. casertana</i>	10	0, 160±0, 008	0, 0124±0, 009
<i>E. personata</i>	12	0, 080±0, 006	0, 0074±0, 006
<i>E. rosea</i>	7	0, 100±0, 005	0, 0072±0, 005
<i>Pseudeupera subtruncata</i>	14	0, 110±0, 007	0, 0107±0, 011

Нами подтверждено, что мантия пизидиид имеет типичное для двустворчатых моллюсков строение: 2 слоя эпителиальных клеток — наружный и внутренний, — разделенных соединительнотканной прослойкой. В толще её располагаются лакунарные пространства, заполненные клеточными элементами. Для пизидиид характерно отсутствие ресничек во внешнем эпителии мантии, которые обнаружены у других групп двустворчатых моллюсков (Заварзин, 1953). Основным структурным элементом мантийного эпителия являются железистые клетки, которые, по нашему мнению, морфологически и функционально равнозначны железистым клеткам жаберного аппарата. Цитоплазма этих клеток ограничена четко контурированной оболочкой (рис. 2). Форма клеток типична для подобных железистых структур — несколько вытянута, с округлым ядром в базальной части и базофильной цитоплазмой. Плотность их различна во внешнем и внутреннем эпителии. У всех исследованных видов в наружном слое эпителия мантии железистых клеток значительно больше, чем во внутреннем. Размерные

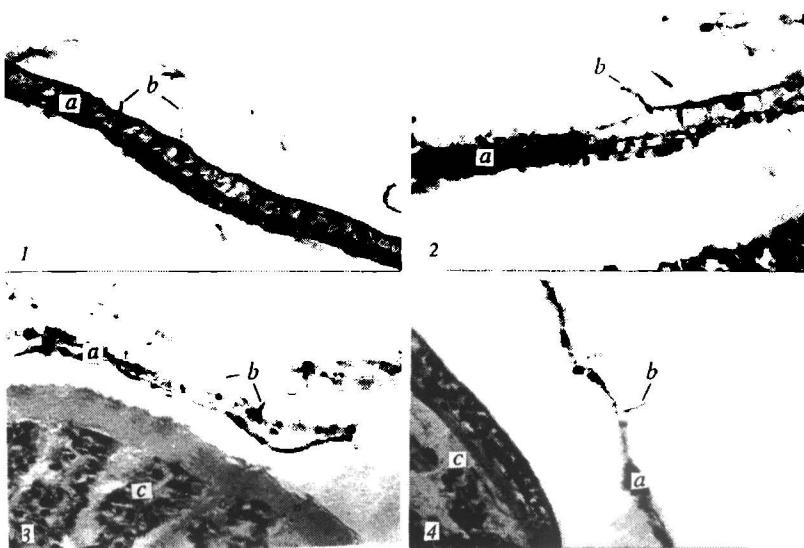


Рис. 2. Поперечный срез мантии моллюсков надсемейства Pisioidea: 1–2 — *Euglesa (Cycl.) obtusalis*; 3 — *Rivicoliana rivicola*; 4 — *Nucleocyclus radiatum*; a — мантия; b — отростки эпителиальных клеток мантии; c — жабры.

Fig. 2. Cross sections of mantle in molluscs of the superfamily Pisioidea: 1–2 — *Euglesa (Cycl.) obtusalis*; 3 — *Rivicoliana rivicola*; 4 — *Nucleocyclus radiatum*; a — mantle; b — processes (caeca) of the mantle epithelial cells; c — gill.

**Таблица 2. Мерные признаки эпителиальных клеток мантии моллюсков надсемейства Pisidioidea****Table 2. Measurements of the epithelial cells in the mantle of some species of the superfamily Pisidioidea**

Виды	Внутренний эпителиальный слой мантии, мкм	Внешний эпителиальный слой мантии, мкм	
<i>Rivicoliana rivicola</i>	Высота 4, 567±0, 039	Ширина 6, 490±0, 074	Высота 10, 256±0, 109
<i>Nucleocyclas radiatum</i>	5, 427±0, 018	7, 318±0, 049	8, 449±0, 054
<i>Euglesa obtusalis</i>	4, 487±0, 024	11, 538±0, 102	6, 729±0, 075
			12, 179±0, 094
			8, 333±0, 076

характеристики и конфигурация эпителиальных клеток внешнего и внутреннего слоев также различаются — клетки внутреннего слоя мельче (табл. 2) и более уплощены.

В отношении отмеченных качественных и количественных различий железистых клеток мантии логично предположить, что они связаны с морфологическими особенностями пизидиид, а именно: внутренняя поверхность мантии примыкает непосредственно к наружному жаберному листку, эпителий которого тоже имеет в своем составе железистые клетки, а внешняя поверхность мантии контактирует с раковиной моллюска, и ее железы функционируют самостоятельно.

Отросчательные клетки внешней поверхности мантии выделяются среди иных клеток своими размерами (они примерно в два раза крупнее) и выраженной глыбчатой базофильностью. Их ядра уплощенно-эллипсовидной формы расположены в базальной части клеток. Отростки образованы полыми цитоплазматическими выростами, которые, как правило, сужаются от основания к верхней части и неразветвлены (рис. 2). Лишь в одном случае, у *R. rivicola* мы наблюдали разветвленный надвое отросток. Н. С. Алексеевым (1987) описано многообразие форм отросчательных структур для пизидиид, но, к сожалению, мы не можем провести сравнительный анализ результатов, так как в упомянутой автором публикации не указаны методы наблюдения.

В протоках цитоплазматических выростов на разной высоте обнаруживаются гранулы базофильного секрета различного диаметра (рис. 2). Таким образом прослеживается поступление секрета отросчательных клеток к границе периостракума. Изучение серий срезов позволило предположить, что структуры, описываемые как отросчательные клетки мантии, возможно являются комплексом, состоящим из 2–3 железистых клеток, объединенных общим цитоплазматическим выростом. Однако в настоящей публикации мы сохраняем за отросчательными структурами мантии название "отросчательные клетки", т. к. окончательное решение этого вопроса требует дополнительных исследований. Вместе с тем, считаем необходимым заметить, что комплексные железистые образования различного строения и назначения часто встречаются в разных группах беспозвоночных (Заварзин, 1976; Куперман, 1988).

В базальной части отросчательных клеток нами отмечены нервные окончания. Предположительно, они являются эфферентными терминалами, висцеробронхиального ганглия, которые могут регулировать выработку накапливающегося в клетках секрета. Вдаются ли они в железистые клетки, или же лишь вплотную примыкают к их плазматической мемbrane, не выяснено.

Анализ гистологических препаратов *E. (R.) rosea* и *E. (E.) personata*, содержащих эмбрионы между жаберными пластинками, позволил установить, что отросчательные клетки мантии формируются одновременно с раковиной моллюска на последних этапах эмбрионального развития. Этим фактом косвенно подтверждается функциональная связь описанных клеток с порами раковины.

Каналы в раковинах и отросчательные структуры описаны у представителей различных систематических групп: плеченогих (Williams, Rowell, 1965; Williams, 1973, 1984 и др.), лопатоногих (Иванов, Мэмми, 1989), моноплакофор (Schmidt, 1959; Waren, 1988), хитонов (Boyle, 1976; Baxter et al., 1987, 1990; Сиренко, 1993 и др.), брюхоногих моллюсков (Salvini-Plawen, 1985; Reindl, Haszprunar, 1994 и

др.), характеризующихся различным уровнем организации. Предполагается, что эти комплексные структуры различаются в функциональном отношении.

Обнаружение порового аппарата и связанных с ним отросчатых структур мантии у моллюсков различного уровня организации, обитающих в разных эколого-географических условиях, позволяет предполагать с одной стороны их важное физиологическое значение, а с другой — вероятность отличия в функциональном отношении. Исходя из общепринятой точки зрения относительно защитной функции железистых элементов мантии двустворчатых моллюсков, можно считать, что поры раковины, объединенные морфологически с отросчатыми клетками мантии, тоже непосредственно участвуют в выполнении защитной функции, что не исключает и более широкого их функционального назначения.

- Алексеев Н. К.** О значении каналов в раковине моллюсков надсемейства Pisidioidea // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1987. — 187. — С. 169–173.
- Заварзин А. А.** Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. — 4. — С. 83–148.
- Заварзин А. А.** Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. — Л.: Наука, 1976. — 411 с.
- Иванов Д. Л., Мэмми М. П.** Происхождение каналов в раковинах Scaphopoda (Mollusca) // Докл. АН СССР. — 1989. — 306, вып. 1. — С. 247–249.
- Кацнельсон З. С.** Новый способ комбинированной окраски гистологических препаратов // Арх. анат., гист., эмбриол. — 1953. — 31, № 4. — С. 61–62.
- Киричук Г. Е., Стадниченко А. П.** Поровый аппарат раковины Euglesidae (Mollusca: Bivalvia: Pisidioidea) // Вестн. зоологии. — 1996. — № 1–2. — С. 58–63.
- Корнюшин А. В.** Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики (фауна, систематика, филогения). — Киев, 1996. — 175 с.
- Куперман Б. И.** Функциональная морфология низших цестод: Онтогенетический и эволюционный аспекты. — Л.: Наука, 1988. — 167 с.
- Сиренко Б. И.** Nierstraszellidae fam. nov. — новое семейство хитонов (Polyplacophora, Lepidopleurida) из баталии западной Пацифики // Ruthenica. — 1992. — № 2, вып. 2. — С. 81–90.
- Araujo R., Ramos M., Bedoya J.** Microtubules in the shell of the in vasive Bivalve Corbicula fluminea (Muller, 1774) (Bivalvia: Heterodontia) // J. Moll. Stud. — 1994. — 60. — P. 405–413.
- Baxter J. M., Jones A. M., Sturrock M. G.** The ultrastructure of aesthetes in *Tonicella marmorea* (Polyplacophora: Ischnochitonina) and a new functional hypothesis // J. Zool., Lond. — 1987. — 211. — P. 589–604.
- Baxter J. M., Sturrock M. G., Jones A. M.** The structure of the intrapigmented aesthetes and the periostracum layer in *Callochiton achatinus* (Mollusca: Polyplacophora) // J. Zool., Lond. — 1990. — 220. — P. 447–468.
- Boyle P. R.** The aesthetes of chitons. III: Shell surface observations // Cell and Tissue Research. — 1976. — 172. — P. 379–388.
- Dyduch-Falniowska A.** Shell microstructure and systematics of Sphaeriidae // Acta zool. cracov. — 1983. — 26, № 9. — S. 251–296.
- Oberling J. J.** Observations on Some structural features of the pelecypod shell // Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern. — 1964. — 20. — P. 1–64.
- Omori M., Kobayashi I., Shibata M.** Preliminary report on the shell structure of Glycymeris restita (Dunker) // Science reports of the Tokyo Kyoiku Daidaku Section G (Geology, Mineralogy and Geography). — 1962. — 8, № 77. — P. 197–202.
- Reindl S., Haszprunar G.** Light and electron microscopical investigations on shell pores (caeca) of fissurellid limpets (Mollusca: Archaeogastropoda) // J. Zool., Lond. — 1994. — 233. — P. 385–404.
- Rosso S. W.** A study of the shell structure and mantle epithelium of *Musculium transversum* (Say) // J. Wash. Acad. Sci. — 1954. — 44, № 10. — P. 329–332.
- Salvini-Plawen L.** Early evolution and primitive groups. In the Mollusca. — London, New York: Acad. Press, 1985. — 10: Evolution. — P. 59–150.
- Schmidt W. J.** Bemerkungen zur Schalenstruktur von *Neopilina galataea* // Galatea Rep.- 1959. — 3. — S. 73–77.
- Schroder O.** Beitrage zur Histologie von *Calyculina* (*Cyclas*) *lacustris* Muller // Zool. Anz. — 1907. — 31, № 15–16. — P. 506–510.
- Waller T. R.** Scanning electron microscopy of shell and mantle in the order Arcoida (Mollusca: Bivalvia) // Smithsonian contributions to zoology. — 1980. — № 313. — 58 p.
- Waren A.** *Neopilina goesi*, a new Caribbean monoplacophoran mollusk Dredgen in 1869 // Proc. biol. Soc. Wash. — 1988. — 101. — P. 676–681.
- Williams A., Rowell A. J.** Morphology // Treatise on invertebrate paleontology. Pt. H. Brachiopoda. — 1965. — 1 Lawrence. — P. 57–155.
- Williams A.** The secretion and structural evolution of the shell of thecidicidine brachiopods // Phil. Trans. R. Soc. (B). — 1973. — 264. — P. 439–478.
- Williams A.** Lophophorates. In biology of the integument 1. Invertebrates: 728–745. Bereiter-Hahn, J., Matoltsy A. G., Richards K.S. (Eds.), 1984.

УДК 575.8:591.466.599

## ДЕЯКІ ОСОБЛИВОСТІ ЕВОЛЮЦІЙНИХ ЗМІН ТИПІВ МАТКИ У ССАВЦІВ

**В. Г. Бірюков**

*Харківський зооветеринарний інститут, 312050 Мала Данилівка, Дергачівський р-н, Харківська обл., Україна*

Одержано 16 січня 1997

**Некоторые особенности эволюционных изменений типов матки у млекопитающих.** Бірюков В. Г. — Определена эволюция типов матки, выявлены факторы ее обуславливающие, установлена биологическая закономерность перехода таксонов от одного типа матки к другому. Выявлен комплекс таксономического сходства и видового различия взаимосвязи органов совокупления и на морфофункциональном уровне доказано, что видовое разнообразие структур шейки матки и полового члена у млекопитающих является механизмом репродуктивной изоляции. Дополнена и усовершенствована классификация типов маток млекопитающих.

**Ключевые слова:** млекопитающие, репродукция, матка, эволюция.

**Factors Responsible for the Uterus Type Evolution in Mammals.** Biryukov V. G. — The uterus type evolution is outlined, its responsible factors are revealed, biological regularities of one uterus type taxa transition to another are established. A complex taxonomic similarity and specific distinctness in copulatory organs interrelation is elucidated to show that specific cervix uteri and penis structural diversity provides a mechanism of reproductive isolation. A classification of the uterine types in mammals is enhanced.

**Key words:** mammals, reproduction, uterus, evolution.

### Вступ

В літературі описано будову жіночих статевих органів багатьох видів ссавців (Finn, Poster, 1975). Відомо, що маткові труби завжди парні, тоді як матки і піхва можуть мати різну будову і з'єднані по-різному у різних видів (Hafez, 1973). Більш примітивні ссавці (клоачні і сумчаті) мають парні матки і піхви (Жеденьов, 1958), у всіх інших ссавців піхва одна. Найчастіше морфологи розрізняють три основні типи маток: подвійну, дворогу і просту, але насправді по-різному об'єднані матки різних видів утворюють велику різноманітність форм, проміжних між подвійною і простою маткою. Безперечним є те, що процес еволюції йшов від подвійної матки до простої, але в чому полягає біологічна закономірність поступового переходу ссавців від одного типу матки до іншого з точки зору доцільності, залишається не з'ясованим.

Серед статевих органів самок ссавців найбільшою різноманітністю характеризується шийка матки (Kanagawa, Hafes, 1973), а у самців — статевий член (Ashdown, 1957). Функціональне значення цієї різноманітності не вивчене. Взаємозв'язок будови переддів'я піхви та піхви і статевого члена у мавп вперше помітив R. Anderson ще у 1872 році. Значно пізніше I. Feoden (1967) висунув гіпотезу про замково-ключову спеціалізацію копулятивних органів, яка, однак, не одержала подальшого розвитку.

Таким чином, структурно-функціональний взаємозв'язок між копулятивними органами самки і самця ссавців в залежності від виду і типу маток залишається ще майже не дослідженим. У питаннях, що стосуються механізму введення сперми самцями в статеві органи самок і особливо транспортування її в самій статевій системі самок, існує багато недостатньо аргументованих думок і висновків.

### Матеріали і методи

Особливості будови та функціональний взаємозв'язок органів парування у ссавців з різним типом маток досліджували на статевих органах самців і самок десяти видів: кролів, нутрій, пацюків,

морських свинок, свиней, великої рогатої худоби, овець, кіз, оленів і коней. Анатомічна будова статевих органів вивчалась на п'яти самках та п'яти самцях кожного виду. Для вивчення окремих деталей морфології використовували мікроскоп МБС-1. Зміну конфігурації статевого члена у кнуря при ерекції фіксували на фотоплівці, у бугая і барана — на широкоформатній (36 мм) кіноплівці. Процес еякуляції у бугая і барана викликали за допомогою вкороченої штучної вагіни.

## Результати дослідження

Найбільш примітивна будова парувальних органів виявлена у кролів. У кролиці обидві матки своїми відокремленими піхвовими частинами шийок самостійно відкриваються в просвіт піхви. Довжина піхви досягає 12–15 см. Сечостатевий синус також має відносно велику довжину. Між сечостатевим синусом і піхвою знаходитьться кавернозний сфинктер, який при охоті приходить в стан ерекції і закриває просвіт статової трубки (рис. 1).

Статевий член кроля слабо розвинутий. Вентральна частина сечостатевого каналу в дистальній половині пеніса являє собою фіброзну плівку. Краніально вона різко розширяється і від серединної площини до бокових країв пеніса, спірально скручуючись, утворює несправжній подвійний отвір сечостатевого каналу.

У зв'язку з виявленням високого тонусу переддвірно-піхвового сфинктера в період охоти у кролиці виникла необхідність з'ясувати механізм транспортування еякуляту через його отвір.

Для цього у п'яти самців в експерименті звужували вдвічі уретральний отвір. В процесі коїтусу у таких самців відбувався розрив фіброзної частини стінки сечостатевого каналу. На нашу думку, це вказує на те, що одночасно з еякуляцією у самця відбувається потужне спазматичне скрочення м'язової оболонки сечостатевого синуса самки, яке забезпечує вихід еякуляту з великою виштовхувальною силою. Розриву фіброзної стінки сприяла гелева фракція еякуляту, яка зустрічала опір при проходженні через вдвічі зменшений в діаметрі отвір сечостатевого каналу самця.

У нутрії за рахунок часткового злиття маток утворилось загальне тіло шийки маток з двома цервікальними каналами, і її піхвова частина набула язикоподібної форми. Відповідно, у самців нутрій мішкоподібне вп'ячування кінцевої частини добре розвинутого статевого члена панчохоподібно надівається на піхвовий виступ шийки маток, а кістка статевого члена забезпечує при цьому

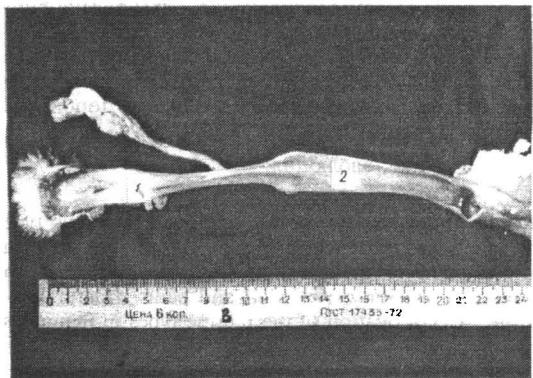


Рис. 1. Довжина піхви та сечостатевого синуса кролика: 1 — сечостатевий синус; 2 — піхва; 3 — уретра.

Fig. 1. Vaginal and urogenital sinus length in rabbit: 1 — urogenital sinus; 2 — vagina; 3 — urethra.

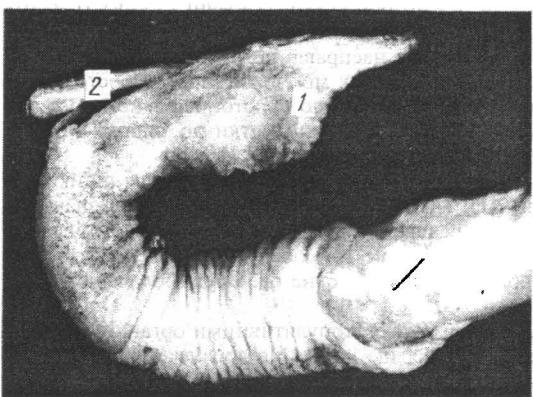


Рис. 2. Статевий член нутрії: 1 — дивертикул статевого члена; 2 — статевочленна кістка.

Fig. 2. Penis of nutria swamp beaver: 1 — penis diverticule; 2 — os penis.

жорстку опору структур, що стикуються (рис. 2).

У пасюків матки мають спільну шийку і піхвову частину циліндричної форми. Остання розділена борознами на 4 лопаті: дорсальну, вентральну і дві латеральні. Латеральні лопаті закривають піхвові отвори цервікальних каналів (рис. 3). У самців статевий член має манжеткоподібний препуцій. В центрі головки статевого члена виступає конусної форми фігурний хрящовий відросток, що є кінцевою частиною статевочлененої кістки, дорсальна його поверхня овальна, вентральна — дволопатева. Під хрящовим відростком розміщується подвійний статевочленений відросток (рис. 4).

Для з'ясування структурно-функціонального взаємозв'язку шийки маток і статевого члена при еякуляції у п'яти самців був ампутований хрящовий відросток головки пеніса. Самок, яких парували з експериментальними самцями, забивали через 5–10 хвилин після коїтусу. У всіх самок спермії виявилися тільки на передній поверхні піхвові пробки і склепіннях піхви у вигляді згрупованіх брильок. При ретельному дослідженні маткової рідини і цервікальних каналів спермії не були виявлені у жодної із забитих тварин. Таким чином, самець пасюка без хрящового відростка статевого члена здатний еякулювати, але не здатний транспортувати сперму через цервікальні канали матки. Ймовірно, що у нормі манжеткоподібний препуцій як втулка находить на піхвову частину шийки маток, а хрящовий відросток своїми напівкільцями розсуває її латеральні лопаті, що дає можливість подвійному сечостатевому каналу самця сполучатися з цервікальними каналами.

У самок морської свинки є спільне тіло, що об'єднує шийки маток, єдина його піхвова частина має циліндричну форму (рис. 5). На цій ділянці цервікальні канали злиті. Дистальна частина статевого члена сам-

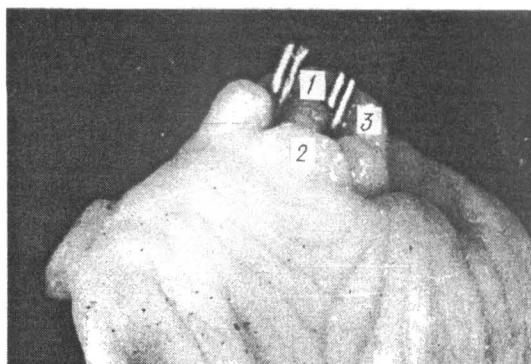


Рис. 3. Піхвова частина шийки маток пасюка: 1 — дорсальна лопатя; 2 — вентральна лопатя; 3 — латеральні лопаті.

Fig. 3. Vaginal part of the cervix of rat: 1 — dorsal lobe; 2 — ventral lobe; 3 — lateral lobes.

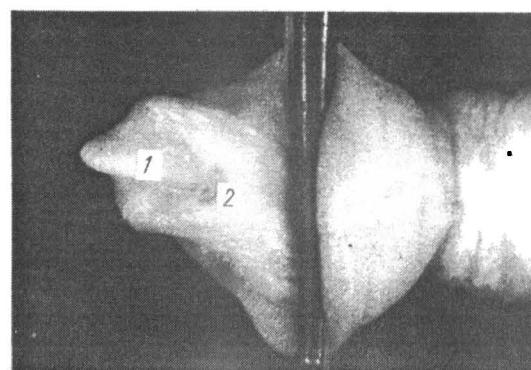


Рис. 4. Хрящовий відросток статевого члена пасюка: 1 — дволопасний хрящовий відросток; 2 — подвійний сечостатевий відросток.

Fig. 4. Cartilaginous projection of the penis of rat: 1 — bilobed cartilaginous process; 2 — paired urogenital process.

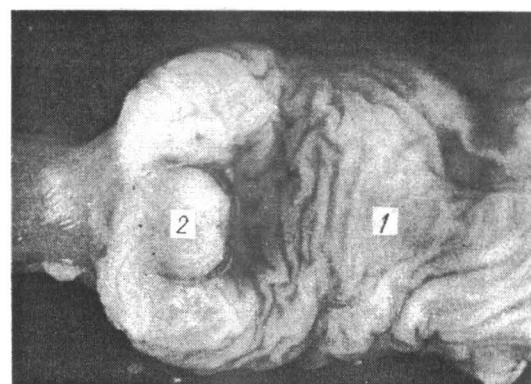


Рис. 5. Піхвова частина шийки маток морської свинки: 1 — піхва; 2 — піхвова частина шийки маток.

Fig. 5. Vaginal part of the cervix of Guinea pig: 1 — vagina; 2 — vaginal part of the cervix.

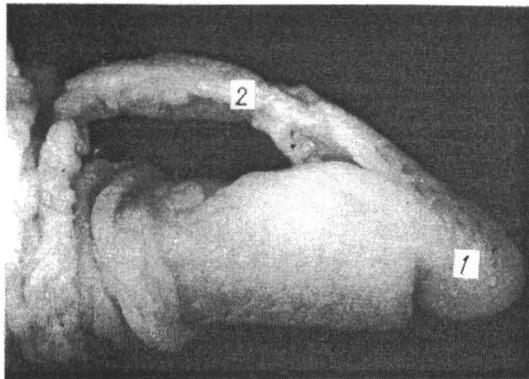


Рис. 6. Статевий член морської свинки: 1 — відросток статевого члена; 2 — статевочленна кістка.

Fig. 6. Penis of Guinea pig: 1 — penis projection; 2 — os penis.

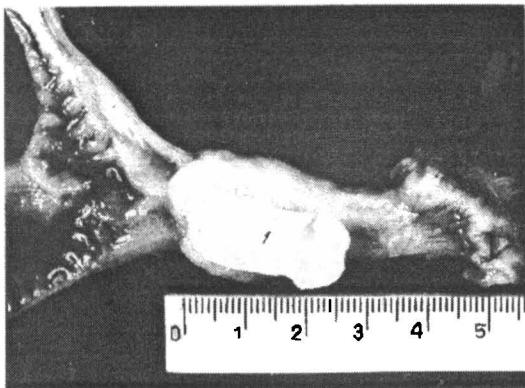


Рис. 7. Піхвова пробка морської свинки.

Fig. 7. Vaginal plug of Guinea pig.

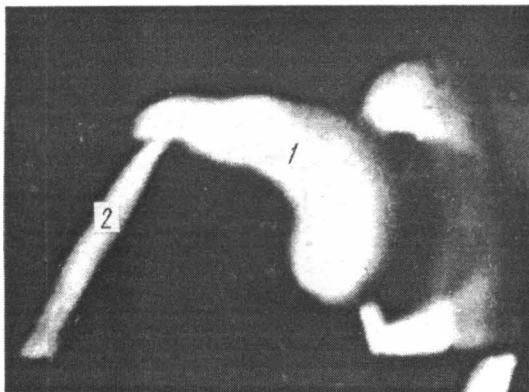


Рис. 8. Конфігурація статевого члена бика при еякуляції: 1 — спиральне скручування кінцевої частини статевого члена; 2 — струя еякуляту.

Fig. 8. Bull penis configuration at ejaculation: 1 — spiral twist of the penis tip; 2 — ejaculate.

ця закінчується втулкоподібним відростком, на центральній поверхні якого є щілина, що дає йому можливість змінювати діаметр. При порівнянні будови статевого члена та шийки матки морських свинок просліджується їх взаємна пристосованість: очевидно, відросток статевого члена може надіватися на піхвову частину шийки маток і сполучати сечостатевий канал з піхвовим отвором цервікальних каналів. Статевочленна кістка заходить своєю вершиною в дорсальну частину відростка, забезпечуючи тим самим, як і у вище описаних видів, жорстку опору структур, що стикуються (рис. 6).

У самок морських свинок, забитих зразу після осіменіння, передня половина просвіту піхви була сильно розтягнута піхвовою пробкою, приkleеною до її стінок клейко-слизовою масою (рис. 7). Якщо самки осіменялися самцями з ампутованими міхурцевими залозами, в піхві їх була тільки велика маса сперміїв без пробкової речовини. Ретельне дослідження цервікальних каналів і маток таких самок виявило відсутність сперміїв у їх просвіті, і це дозволяє стверджувати, що саме секрет міхурцевих залоз своїм тиском сприяє транспортуванню спермовміщуючої фракції еякуляту через цервікальні канали в матки. Подібні процеси, вірогідно, мають місце також у нутрії та пацюка.

За даними наших досліджень будова та функції статевих органів гризуни мають певні особливості. По-перше, матки мають спільне тіло шийки і різний ступінь злиття цервікальних каналів, спільну добре розвинуту піхвову частину шийки, будова якої видоспецифічна. По-друге, кінцева частина статевого члена конгруентна (повністю відповідає) структурі піхвової частини шийки маток (пацюк, морська свинка), або має спеціальні пристосування (дивертикул статевого члена нутрій), які можуть забезпечити стикування статевого члена з піхвовим виступом

шийки маток і сечостатевого каналу з цервікальними. Таким чином, будова кінцевої частини статевого члена у гризунів, на відміну від зайцеподібних, відображає вузьку видову структурну спеціалізацію піхвової частини шийки маток.

Таку матку, у якої шийкові частини об'єднані в одне тіло і є спільна піхвова частина шийки маток, можна вважати переходічним типом, що поєднує в своїй будові ознаки подвійної та дворогої матки. Подібно до маток дворогого типу, вона має загальне тіло шийки матки та її піхвової частини. При цьому може бути два ізольовані цервікальні канали (нутрія, пацюк). Тоді кожна матка, як і у більш примітивних випадках матки подвійного типу, самостійно відкривається в просвіт піхви. Якщо ж цервікальні канали частково зливаються (морська свинка), є лише один отвір, як у дворогої матки.

Цікаво, що у сумчатих з подвійною маткою і піхвою, що не цілком злилася, головка статевого члена роздвоєна (Hafez, 1973). Це є пристосуванням до відповідної будови піхви і матки. В зв'язку з переходом в процесі еволюції до статевочленно-шийкового контакту така будова матки відповідно потребувала формування вузькоспеціалізованих структур органів парування у співвідношенні 2:2, тобто двох піхвових частин шийок і двох структур у кінцевій частині статевого члена.

В подальшому спроможна здатність матки була підсиlena шляхом зменшення кількості однорідних структур за рахунок злиття шийок маток, що привело до видової структурної диференціації деталей будови спільних для обох маток піхвової частини шийки і кінцевої частини статевого члена.

Стикувальні пристрої органів парування у тварин з маткою проміжних типів мають різні за формуєю, але дуже подібні пристосування, які забезпечують з'єднання сечостатевого канала самців з цервікальними каналами самок під час коїтусу.

Подвійний або такий, що частково злився, цервікальний канал переходіної матки на певному етапі розвитку став стримувати модифікацію шийково-статевочленного контакту як засобу міжвидової репродуктивної ізоляції. Це структурно-функціональне протиріччя було зняте за рахунок подальшого злиття маток. При цьому зберігається відповідність між структурами статевого члена та матки. Така матка характерна для комахоїдних, більшості рукокрилих, хижих, китоподібних, сиренових, свиней, жуйних, конячих (Жеденьов, 1958).

Формування маток з єдиним цервікальним каналом у різних таксономічних групах сприяло виникненню спеціалізованих структур в ділянці піхвової частини шийки матки та цервікального каналу. За рахунок цього зростає спроможна можливість матки, яка набуває ознак дворого типу, що в свою чергу, зумовило виникнення різноманітних варіантів шийково-статевочленних взаємоз'язків.

Так, у кнурів статевий член в стані ерекції здійснює штопороподібні рухи і набирає конфігурації, що, як ключ замкові, відповідає будові цервікального канала свині.

Складність і видоспецифічність будови цервікального канала жуйних визначається поперечними складками. Відповідно, у бугая при максимальному виведенні статевого члена його кінцева частина скручується по спіралі проти стрілки годинника на 300–360° (рис. 8). В момент скручування статевого члена відбувається викид еякуляту під кутом і по спіралі. Зовнішній отвір сечостатевого канала закритий ковпачком, за рахунок цього пристосування катапультований еякулят



Рис. 9. Положення сечостатевого відростка у барана при ерекції.

Fig. 9. Urogenital process position in ram at erection.



Рис. 10. Піхвова частина шийки матки оленя: 1 — піхва; 2 — піхвова частина шийки матки.

Fig. 10. Vaginal part of the cervix of deer: 1 — vagina; 2 — vaginal part of the cervix.

разом з кінцевою частиною статевого члена в динаміці повторює структуру цервіального каналу.

Велика варіабельність форми піхвової частини шийки матки і зигзагоподібне проходження (хід) цервіального каналу у овець компенсується великою пластичністю сечостатевого відростка, що є характерною особливістю самців цього виду. В нееректованому стані відросток має S-подібну форму, в еректованому стані він виступає спереду статевого члена у вигляді гачка (рис. 9). Барани з ампутованим сечостатевим відростком здатні еякулювати, але не здатні забезпечити при цьому транспортування сперми в цервіальний канал.

У цапа сечостатевий відросток головки статевого члена розташований з лівої сторони. Він прямий, короткий і більшого діаметру, ніж у барана. При анатомічній проекції кінцевої частини статевого члена на піхвову частину шийки матки спостерігається часткова відповідність цих структур. Добре розвинutий язикоподібний відросток піхвової частини шийки матки, що розміщується з правої сторони від входу в цервіальний канал, може обмежувати зміщення головки, розміщеної асиметрично з правої сторони по відношенню до тіла статевого члена. Тим самим збільшується вірогідність контакту еректованого сечостатевого відростка з лійкоподібним дном піхвової частини шийки матки і попадання його в цервіальний канал.

У оленя піхвова частина шийки матки має вигляд циліндра, що виступає на 3–4 см в просвіт піхви. Вентральна частина останньої прорізана глибокими борознами, в її центрі розміщений піхвовий отвір цервіального канала (рис. 10). При анатомічній проекції кінцевої частини статевого члена оленя на піхвову частину шийки матки спостерігається чітко виражена конгруенція цих структур. За рахунок стикувальних пристрій (складки кінцевої частини статевого члена входять в борозни вентральної частини піхвового виступу і навпаки) при еякуляції може відбутися суміщення уретрального відростка статевого члена з цервіальним каналом.

У кобили шийка матки порівняно коротка. Складки слизової оболонки і борозни, що лежать між ними, формують пряму структуру цервіального каналу. У жеребця в центрі головки статевого члена є спеціальна ямка, в якій знаходиться сечостатевий відросток. Еректована головка статевого члена при еякуляції може приводити виступаючий сечостатевий відросток у контакт з піхвовим

отвором цервіального каналу і забезпечувати катапультування еякуляту в порожнину тіла матки. Жеребець виділяє об'ємний еякулят з великою виштовхуючою силою, значний об'єм матки є пристосуванням для його прийому.

Між дворогою і простою маткою, як і між подвійною і дворогою, існує перехідна форма, що поєднує в собі ознаки першої та другої. Цей тип матки одержав назву трикутної. Така матка має сильно розвинуте тіло і слабо розвинені роги, вона властива деяким рукокрилим і напівмавпам. Розвиток плода у самок цих тварин відбувається в загальній порожнині тіла матки. Матка простого типу має одну порожнину у середині і невеликіrudimentи рогів (мавпи, людина) (Жеденьов, 1958). У мавп, зокрема, також відмічена вузька спеціалізація будови органів парування (Fooden, 1967).

Отже, у поступовій еволюції матки від подвійної до дворогої, від дворогої до простої (одинарної) спостерігається процес злиття подвійних структур в єдине утворення. Таким чином, по мірі еволюційного переходу від подвійної матки до простої відбувається процес структурно-функціональної спеціалізації взаємопов'язаних структур шийки матки та статевого члену і формування різноманітних видоспецифічних механізмів копуляції. Механізм введення еякуляту в статеву систему самки визначається типом матки, структурою її шийки, будовою статевого члена, окремими структурними деталями будови сечостатевого синуса і піхви, а також характером еякуляту.

Поліморфізм структур, що забезпечують конгруентність матково-шийкової і статевочлененої частин статевого апарату ссавців, очевидно, є одним із механізмів репродуктивної ізоляції видів.

Наведені дані щодо анатомічної будови матки у різних таксономічних груп ссавців дозволяють розрізняти такі типи матки: подвійну, перехідну між подвійної до двобічної, дворогу, перехідну від дворогої до одинарної та одинарну.

У ссавців з подвійною маткою кожна з них окремою піхвовою частиною відкривається у просвіт піхви, а у видів з неповністю злитою піхвою — у їх просвіти. У тварин з перехідною від подвійної до дворогої маткою шийкові кінці маток злиті в одне тіло, піхвова частина шийки маток має видоспецифічну структуру. Кожна матка відкривається самостійно у просвіт піхви, як подвійна, або, при частковому злитті цервікальних каналів, як дворога — одним отвором. Дворога матка має єдиний цервікальний канал і тіло матки, довжина якого може складати від 5 до 50% довжини її рогів. Перехідна від дворогої до одинарної матки має добре розвинене тіло та слаборозвинені роги. Одинарна має єдине тіло таrudimentи рогів.

**Жеденев В. Н.** Анатомия домашних животных // Спланхнология. — М.: Высш. шк., 1995. — Ч. 2. — 411 с.

**Ashdown R. R.** Abnormality of the Bovine Penis // American Journal of veterinary Research. — 1957. — 18, № 68. — P. 543–545.

**Finn C. A., Poster D. G.** The uterus. — London Elektriker. — 1975. — 290 p.

**Fooden I.** Complementary Specialization of Male and Female Reproductive Structures in the Bear Macaque, *Macaca arotoides* // Nature (London). — 1967. — 214, № 5091. — P. 99–101.

**Hafez E. S. E.** The comparative anatomy of the mammalian cervix // The Biology of the cervix. — Chicago University of Chicago press, 1973. — P. 23–76.

**Kanagawa H., Hafez E. S. E.** Morphology of cervix uteri of Rodentia Carnivora and Artiodactyla // Acta Anatomica Basal. — 1973. — 84, № 1. — P. 118–128.

УДК 594.38

## ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ОСОБЕЙ С ПАЛАТАЛЬНОЙ СКЛАДКОЙ У МОЛЛЮСКОВ РОДА *BREPHULOPSIS* (GASTROPODA, BULIMINIDAE)

С. С. Крамаренко

Областная санэпидстанция, ул. Лазурная, 1, 327058, г. Николаев-58, Украина

Получено 19 мая 1997

**Географическая изменчивость частоты встречаемости особей с палатальной складкой у моллюсков рода *Brephulopsis* (Gastropoda, Buliminidae).** Крамаренко С. С. — При изучении 139 локальных популяций крымских наземных моллюсков рода *Brephulopsis* было обнаружено, что географическая изменчивость частоты встречаемости особей с палатальной складкой в популяциях *B. bidens* и *B. cylindrica* может быть обусловлена мутационным процессом или межвидовой гибридизацией в области совместного распространения двух видов. Принимая во внимание высоко контагиозное распределение особей в популяции и их низкую локомоторную активность, можно предположить, что на частотное распределение особей с палатальной складкой влияют также и стохастические процессы (дрейф генов, эффект основателя и эффект "бутылочного горлышка").

**Ключевые слова:** наземные моллюски, *Brephulopsis*, палатальная складка, географическая изменчивость, Крым, Украина.

**Geographical Variation in the Frequency of Individuals Having Apertural Barrier in Species of the Genus *Brephulopsis* (Gastropoda, Buliminidae).** Kramarenko S. S. — Shown that geographical variation in frequency of individuals of the genus *Brephulopsis* with apertural barrier in different crimean populations may be explained by interspecific hybridization (between *B. cylindrica* and *B. bidens*) and/or by the mutation process in single populations. Since snails showed an aggregated dispersion and low level of the active dispersal, the share of the individuals having apertural barrier from different populations may also depend on the random processes (genetic drift, founder effect and bottleneck effect).

**Key words:** land snail, *Brephulopsis*, apertural barrier, geographical variation, Crimea, Ukraine.

### Введение

Наличие палатальной складки в глубине устья раковины является одним из важных таксономических признаков эндемичного для Крыма вида наземного моллюска *Brephulopsis bidens* (Крупник, 1883), отличающих его от родственного *B. cylindrica* (Menke, 1828) (Шилейко, 1984). Однако еще И. И. Пузанов (1927) отмечал популяции *B. bidens*, у некоторых особей из которых эта складка полностью отсутствовала. Наоборот, в некоторых популяциях *B. cylindrica* встречались особи, несущие палатальную складку. Кроме того, на примере одной локальной популяции из окр. г. Симферополя нами была показана возможность интрагрессивной гибридизации между моллюсками *B. bidens* и *B. cylindrica*. При этом частота встречаемости особей с палатальной складкой, наряду с другими количественными и качественными признаками раковины, изменялась клинально на исследуемой территории (Крамаренко, Попов, 1993).

Данная работа посвящена выявлению возможных факторов, определяющих характер географической изменчивости частоты встречаемости особей с палатальной складкой в глубине устья среди 139 изученных популяций обоих видов на территории Крымского п-ова.

### Материалы и методы

При изучении географической изменчивости частоты встречаемости особей с палатальной складкой у крымских наземных моллюсков рода *Brephulopsis* нами было проанализировано 100 вы-

борок *B. cylindrica* и 39 выборок *B. bidens* из локальных популяций, расположенных в различных природно-климатических регионах Крымского п-ова. Подробная характеристика выборок, а также методы анализа изменчивости конхологических признаков приведены в работе С. С. Крамаренко (1995).

Кроме того, 50 случайным образом отобранных выборок (31 — *B. cylindrica* и 19 — *B. bidens*) были использованы при проведении кластерного анализа на основе пяти морфометрических признаков раковины — высоты раковины, ширины раковины, высоты устья, ширины устья и числа оборотов, измеренных по методике, предложенной А. А. Шилейко (1984). Объединение выборок в кластеры производилось на основе метода Уорда с использованием пакета прикладных программ "CSS".

Вычисление стандартных статистических параметров проводилось на основе общепринятых методик (Лакин, 1980) с использованием пакета прикладных программ "STATGRAPHICS" (Компьютерная биометрика, 1990; Тюрин, Макаров, 1995).

## Результаты и обсуждение

Для каждого из изученных видов характерен широкий размах межпопуляционной изменчивости доли особей с палатальной складкой (рис. 1). В 77 из 100 изученных локальных популяциях *B. cylindrica* вообще не встречались особи с устьевой арматурой, а среди оставшихся — частота встречаемости данного признака варьировала от 1,4 до 66,0%. Для *B. bidens* в 12 популяциях (из 39) частота встречаемости особей с палатальной складкой оказалась ниже 100% и значения ее варьировали от 55,6 до 98,2%.

Следует отметить, что чаще всего особи *B. cylindrica*, обладающие палатальной складкой, появляются в тех популяциях, которые попадают в границы распространения *B. bidens*; особенно это характерно для популяций из равнинной части Крымского п-ова (рис. 1). Поэтому с большой долей уверенности можно предположить, что появление особей с палатальной складкой в популяциях *B. cylindrica* является результатом межвидовой гибридизации, при которой степень выраженности данного признака (частота его встречаемости) имеет промежуточный для "родительских" видов характер. На возможность такой гибридизации указывает относительно невысокая степень различий среднепопуляционных значений размеров раковины между *B. cylindrica* и *B. bidens* в степной части Крыма (Крамаренко, 1995). Кроме того, о возможности протекания процесса гибридизации свидетельствует тот факт, что из 49 копулирующих пар, собранных в мае 1989 г. в г. Симферополе, 32 пары состояли только из особей *B. bidens*, 2 пары — *B. cylindrica*, а остальные 15 пар — из особей разных видов (Крамаренко, Попов, 1993). При этом тип формирования пар копулирующих особей (одновидовая или смешанная) носил случайный характер ( $\chi^2 = 0,023$ ;  $k = 1$ ;  $p > 0,8$ ).

В целом, для моллюсков *B. cylindrica* имеется достоверная отрицательная корреляция между степенью аридности климата и размерами раковины (особи с более крупными раковинами обитают в горном Крыму, а с более мелкими — в равнинном) (Крамаренко, 1995). Если предположить, что вероятность формирования участков межвидовой гибридизации повышается с понижением уровня различий по размерам раковины обоих видов (прежде всего, за счет снижения размеров раковины в популяциях *B. cylindrica*, расположенных в равнинной части Крымского п-ова), то среди изученных популяций этого вида должна наблюдаться корреляция между величиной раковины (например, среднепопуляционным значением ее высоты) и долей особей с палатальной складкой в этой популяции. Действительно, такая связь отмечается как для всех изученных популяций *B. cylindrica* в целом ( $r = -0,39$ ;  $n = 100$ ;  $p < 0,001$ ), так и для тех популяций, которые расположены в равнинном Крыму ( $r = -0,45$ ;  $n = 45$ ;  $p < 0,01$ ). Для популяций *B. cylindrica*, которые расположены в горной части Крымского п-ова, как и следовало ожидать, никакой корреляции между размерами раковины и долей особей с палатальной складкой не обнаружено ( $r = -0,02$ ;  $n = 55$ ;  $p > 0,1$ ).

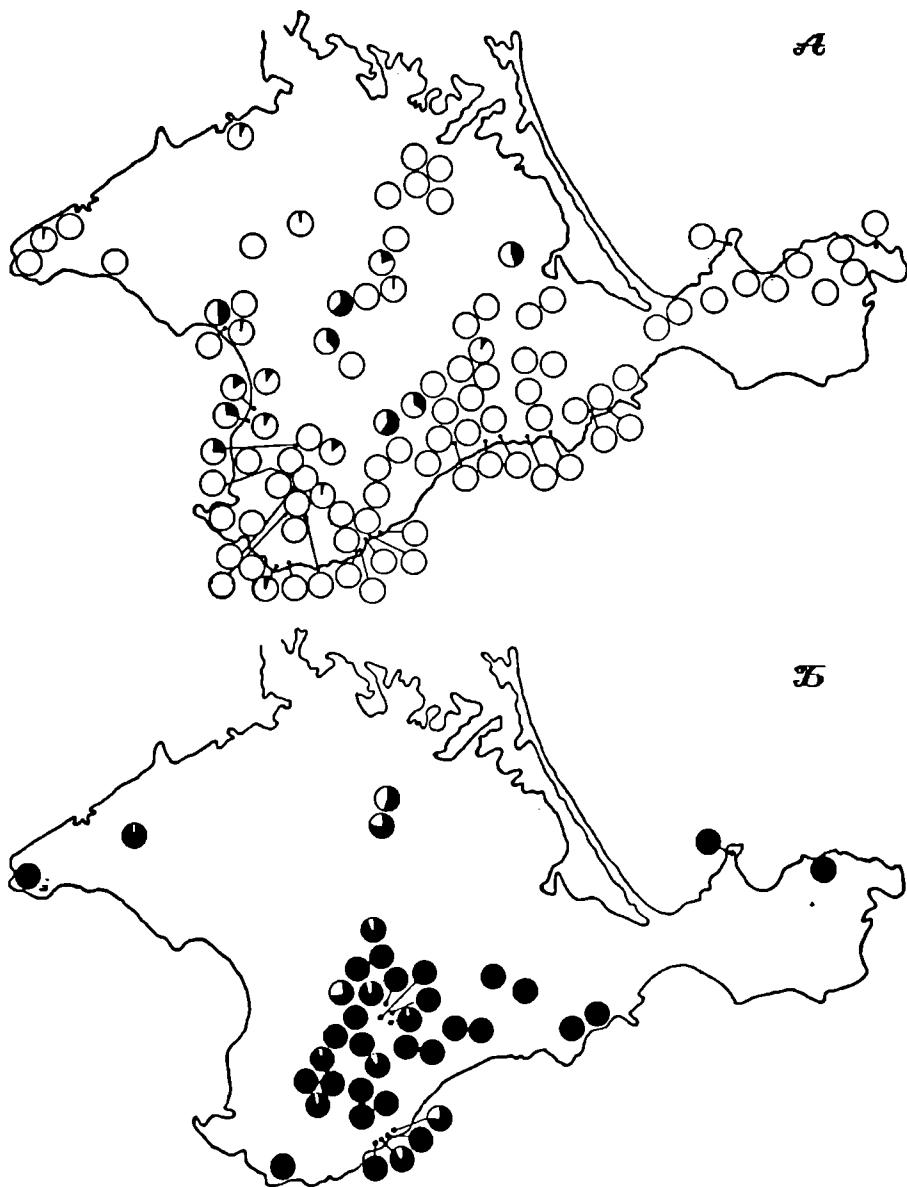


Рис. 1. Частота встречаемости особей с палатальной складкой устья в популяциях *B. cylindrica* (А) и *B. bidens* (Б) на территории Крымского п-ова (величина частоты встречаемости соответствует площади зачерненного сегмента круга).

Fig. 1. Distribution of shells with the apertural barrier in the crimean populations of *B. cylindrica* (A) and *B. bidens* (B) (frequency of individuals with apertural barrier has been equaled to the area of black sector of the circle).

Для *B. bidens* никакой достоверной связи между величиной раковины и долей особей с палатальной складкой в изученных популяциях не обнаружено ( $r = -0,003$ ;  $n = 39$ ;  $p = 0,98$ ).

При совместном анализе морфометрических признаков раковины для 50 выборок моллюсков рода *Brephulopsis* все изученные выборки распадаются на 4 больших кластера (рис. 2). В I и II кластеры попадают выборки только *B. cylindrica*, в IV — только *B. bidens*, а в III кластере оказались выборки как од-

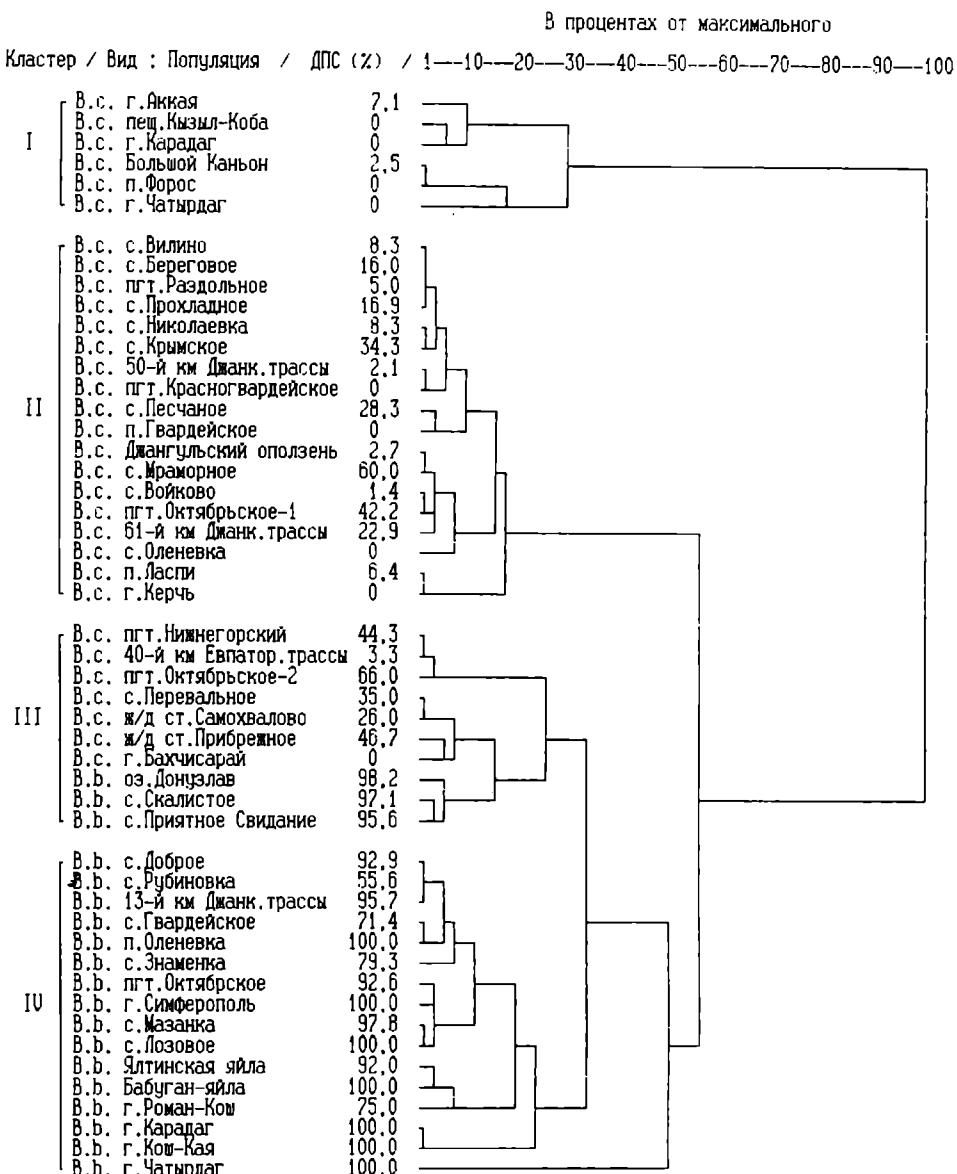


Рис. 2. Дендрограмма сходства на основе пяти морфометрических признаков раковины 50 локальных популяций моллюсков *B. cylindrica* (Б. с.) и *B. bidens* (Б. б.) из Крыма по 5 морфометрическим признакам раковины (объяснения в тексте) (ДПС — доля особей с палатальной складкой в глубине устья).

Fig. 2. A dendrogram of the similarity between 50 populations of the crimean land snail *B. cylindrica* (B. c.) and *B. bidens* (B. b.) based on five principal shell measurements (explanations in the text) (ДПС — frequency of individuals having apertural barrier).

ного, так и другого видов. При этом выборки *B. cylindrica*, попавшие в III кластер, оказываются морфологически ближе к *B. bidens* и характеризуются чаще всего наивысшими значениями показателя доли особей с палатальной складкой (рис. 2).

Возможно, значения частоты встречаемости данного признака в зонах контакта моллюсков разных видов рода *Brephulopsis* зависят от того, какой вид исходно обитал в данном месте. Занос другого вида мог происходить в процессе

человеческой деятельности, при которой перемещались большие объемы грунта (строительство автодорог, высаживание ветрозащитных лесополос и т. п.). Однако если для большинства популяций *B. bidens* частота встречаемости особей с палатальной складкой редко опускается ниже 90%, то для *B. cylindrica* значение данного показателя в некоторых популяциях поднимается до 40–60% (рис. 1, 2). Такое повышение может быть объяснено либо стохастическими процессами в этих популяциях (например, дрейфом генов), либо появлением некоторого селективного преимущества особей с палатальной складкой над особями, не имеющими ее (Goodfriend, 1986).

К. Эмбертон (Emberton, 1982) при анализе межпопуляционной изменчивости таитянского наземного моллюска *Partula otaheitana* показал, что степень выраженности устьевой арматуры была достоверно положительно связана с количеством осадков и уровнем инсоляции в местах обитания изученных популяций. Однако, ни один из использованных нами гидроклиматических показателей (список этих показателей приведен в работе С. Крамаренко (1995) не оказывал достоверного влияния на характер географического распределения данного признака ни среди популяций *B. cylindrica*, ни среди популяций *B. bidens* (Крамаренко, 1995). Исключение составляет лишь наличие достоверной отрицательной связи между количеством безморозных дней в году и частотой встречаемости особей с палатальной складкой для изученных популяций *B. cylindrica* (коэффициент ранговой корреляции Спирмена:  $rS = -0,20$ ;  $n = 100$ ;  $p = 0,04$ ).

Генетический дрейф и подобные ему стохастические процессы могут быть использованы для объяснения особенностей частотного распределения конхологических признаков только при наличии реальных знаний о популяционной биологии вида (Cain, 1983). Наиболее важными показателями являются эффективная численность популяции и/или размер соседства, базирующиеся на величинах плотности популяции (только половозрелой ее части) и миграционной активности особей в популяции (Wright, 1969; Baur, 1993). Для обоих видов рода *Brephulopsis* характерно высоко контагиозное распределение особей в пространстве. При этом средняя плотность моллюсков может достигать несколько сот особей на 1 м<sup>2</sup> (а иногда и более 1000) (Livshits, 1983; Крамаренко, 1993, 1997). Важно, что для изученных видов характерны этапы резкого падения численности (плотности) особей в популяции; например, в одной изученной локальной популяции *B. cylindrica* уровень плотности за 2 года исследования понизился от 1160 ос./м<sup>2</sup> до 41 ос./м<sup>2</sup> (т. е., более чем в 28 раз) (Крамаренко, 1997). Оба вида характеризуются относительно невысоким уровнем локомоторной активности — среднее расстояние перемещения особей *B. bidens* за 20 дней составляло  $0,60 \pm 0,07$  м ( $n = 720$ ), а максимальное расстояние удаления меченых улиток от точки выпуска за этот срок не превышало 3,0 м (Livshits, 1985). При этом на случайном участке площадью 100 м<sup>2</sup> было расположено около 300 мелких колоний *B. bidens*, занимающих территорию от 0,04 до 0,5 м<sup>2</sup>. Среднее число особей в таких колониях варьировало от 25,6 до 46,6 в различные годы исследования (Livshits, 1983). Для одной изученной локальной популяции *B. cylindrica* размер соседства составлял около 440–750 особей (в различные месяцы исследования), а территория соседства могла быть охарактеризована площадью круга с радиусом в 0,87–1,30 м. При этом среднее расстояние перемещения меченых улиток за двухнедельный отрезок времени составляло  $0,60 \pm 0,04$  м ( $n = 118$ ). Несмотря на то, что некоторые улитки были способны покрывать расстояния в 2 м и больше за данный отрезок времени, 83% всех меченых улиток перемещались на расстояния меньшие, чем радиус территории соседства (Крамаренко, 1997). Все это свидетельствует о том, что в популяциях моллюсков рода *Brephulopsis* могут иметь место стохастические процессы, которые способны влиять на частотное распределение особей с палатальной складкой. В работе Б. Покрышко

(Pokryszko, 1990) было показано, что некоторые закономерности демонстрируют возможность действия эффекта основателя на частотное распределение отдельных вариаций устьевой арматуры среди изученных популяций моллюсков рода *Vertigo*.

Нельзя не отметить, что особи с палатальной складкой могут появляться и в тех популяциях *B. cylindrica*, близ которых не отмечено ни одной особи *B. bidens*. Это прежде всего популяции *B. cylindrica*, расположенные на юго-западном побережье Крымского п-ова (с. Вилино, Береговое, Николаевка, Песчаное — выборки, вошедшие во II кластер) (рис. 2). И наоборот, частота встречаемости данного признака понижается в тех популяциях *B. bidens*, для которых межвидовая гибридизация невозможна из-за резких различий по размерам раковины и, соответственно, аллометрически связанных с ними размеров различных отделов совокупительного аппарата (Крамаренко, 1996). Это прежде всего популяции из горного Крыма (для *B. bidens* — выборки из Ялтинской и Бабуган-яйлы, вошедшие в IV кластер; для *B. cylindrica* — все выборки, вошедшие в I кластер) (рис. 2). По всей видимости, данные случаи можно объяснить только с позиции мутационного процесса. В таком случае общий морфотип раковины не должен различаться у особей, несущих палатальную складку и лишенных ее, в отличие от случаев межвидовой гибридизации, когда размеры раковины гибридных особей и коррелятивные связи значительно отличаются от таковых у "родительских" видов (Крамаренко, Попов, 1993).

Эта гипотеза была проверена на примере 2 популяций *B. cylindrica* из различных частей Крыма. Одна из них (окр. железнодорожной станции Самохвалово, Бахчисарайский р-н) располагалась в зоне, где популяции *B. bidens* полностью отсутствовали, а вторая (пгт. Октябрьское, Красногвардейский р-н) — в зоне распространения обоих видов. Как видно из таблицы, различия между особями *B. cylindrica*, имеющими различный фенотип, были недостоверными по всем использованным морфологическим признакам раковины (высота раковины, ширина раковины, отношение натуральных логарифмов высоты и ширины раковины) лишь для Самохвалинской популяции, в отличие от популяции из пгт. Октябрьское. Кроме того, несмотря на значительные различия по абсолютным размерам, особи *B. cylindrica* без палатальной складки из Октябрьской популяции были близки к Самохваловским по индексу формы раковины (табл. 1).

Характерным признаком формирования зон интрогрессивной гибридизации является значительное повышение уровня изменчивости морфологических па-

**Таблица 1.** Показатели конхологической изменчивости двух различных фенотипических групп *B. cylindrica* из двух популяций в Крыму

**Table 1.** Variation of shell characters of the 2 phenotypical groups of land snail *B. cylindrica* in 2 different crimean populations

Признаки раковины	С палатальной складкой			Без палатальной складки			В целом для популяции			Критерий Стьюдента <i>t</i> , <sub>r</sub>
	n	X ± S	CV, %	n	X ± S	CV, %	n	X ± S	CV, %	
<b>Железнодорожная станция "Самохвалово" (доля особей с палатальной складкой: p+Sp=26,0±5,7 5)</b>										
Высота раковины	15	15,40±0,34	8,43	45	15,74±0,19	8,08	60	15,65±0,17	8,22	-0,87
Ширина раковины	15	5,85±0,13	8,65	45	5,86±0,05	5,65	60	5,87±0,05	6,53	-0,14
Форма раковины	15	1,55±0,01	3,38	45	1,56±0,01	3,24	60	1,56±0,01	3,28	-0,71
<b>Пгт. Октябрьское (доля особей с палатальной складкой: p ± Sp = 66,0 ± 4,7 5)</b>										
Высота раковины	44	16,05±0,15	6,33	56	17,88±0,17	6,84	100	17,04±0,15	8,54	-8,06*
Ширина раковины	44	5,58±0,06	7,48	56	6,39±0,06	6,46	100	6,01±0,06	9,62	-9,53*
Форма раковины	44	1,62±0,01	3,36	56	1,56±0,01	3,18	100	1,59±0,01	3,79	4,29*

**Примечание:** значения критерия Стьюдента (*t*,<sub>r</sub>) рассчитаны между конхологическими признаками моллюсков различных фенотипических групп (с палатальной складкой и без нее). Знаком (\*) отмечены статистически достоверные значения критерия Стьюдента.

раметров для гибридов (Майр, 1968). Как видно при сравнении коэффициентов вариации конхологических показателей отдельно для каждой фенотипической группы, так и для всей выборки в целом, уровень изменчивости для обобщенных данных повышается лишь для популяции из пгт. Октябрьское, тогда как для моллюсков *B. cylindrica* из окр. железнодорожной станции Самохвалово значения коэффициентов вариации морфологических признаков были сходными как для каждой фенотипической группы, так и для всей популяции в целом.

Таким образом, в первой популяции (выборка из окр. ж/д станции Самохвалово) появление палатальной складки никак не отразилось на общей морфологии раковины особей *B. cylindrica*, а в другой (выборка из пгт. Октябрьское) — особи, несущие палатальную складку и лишенные ее имели различный морфотип.

Обобщая все вышесказанное, можно сделать заключение, что основными факторами, обуславливающими географическую изменчивость частоты встречаемости особей с палатальной складкой в глубине устья среди наземных моллюсков рода *Brephulopsis*, являются межвидовая гибридизация и мутационный процесс. Учитывая высоко контагиозный тип пространственного распределения особей в популяциях при относительно невысоком уровне миграторной активности на частотное распределение данного признака могут оказывать значительное влияние и такие стохастические процессы, как дрейф генов, эффект основателя или эффект "бутылочного горлышка".

- Компьютерная биометрика* / Под ред. В. Н. Носова. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 232 с.
- Крамаренко С. С. Сезонная изменчивость размерно-возрастной структуры популяции *Brephulopsis bidens* из окрестностей г. Симферополя // Актуальные вопросы экологии Азово-Черноморского региона и Средиземноморья. — Симферополь, 1993. — С. 195—199.
- Крамаренко С. С. Фенотипическая изменчивость крымских моллюсков рода *Brephulopsis Lindholm* (Gastropoda, Pulmonata; Buliminidae): Дис... канд.биол.наук. — Киев, 1995. — 125 с.
- Крамаренко С. С. Новые данные о межпопуляционной изменчивости половой системы наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) Крыма // Зоол. журн. — 1996. — 75, № 9. — С. 1430—1433.
- Крамаренко С. С. Некоторые аспекты экологии наземных моллюсков *Brephulopsis cylindrica* (Gastropoda, Buliminidae) // Вестн. зоологии. — 1997. — № 4. — С. 51—54.
- Крамаренко С. С., Попов В. Н. Изменчивость морфологических признаков наземных моллюсков рода *Brephulopsis Lindholm*, 1925 (Gastropoda, Pulmonata, Buliminidae) в зоне интродукции // Журн. общ. биол. — 1993. — 54. — С. 682—690.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. школа, 1980. — 293 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 600 с.
- Пузанов И. И. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма. Ч. III. Состав, распределение и генезис Крымской малакофауны // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1927. — 36. — С. 221—282.
- Тюрин Ю. Н., Макаров А. А. Анализ данных на компьютере / Под ред. В. Э. Фигурнова. — М.: ИНФРА-М, Финансы и статистика, 1995. — 384 с.
- Шилейко А. А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila) // Фауна СССР. Моллюски. — Л.: Наука, 1984. — Т. 3, вып. 3. — № 130. — 399 с.
- Baur B. Population structure, dispersal and neighbourhood size in *Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758) (Pulmonata: Helicidae) // Ann. Naturhist. Mus. Wien. — 1993. — 94/95 B. — P. 307—321.
- Cain A. J. Ecology and ecogenetics of terrestrial molluscan populations // Mollusca. — N.Y. et al.: Academic Press, 1983. — V.6. Ecology. — P. 597—647.
- Emberton K. C. Environment and shell shape in the Tahitian land snail *Partula otaheitana* // Malacologia. — 1982. — 23. — P. 23—35.
- Goodfriend G. A. Variation in land-snail shell form and size and its causes: A review // Syst. Zool. — 1986. — 35. — P. 204—223.
- Livshits G. M. Ecology of terrestrial snail (*Brephulopsis bidens*): age composition, population density and spatial distribution of individuals // J. Zool. — 1983. — 199. — P. 433—446.
- Livshits G. M. Ecology of terrestrial snail *Brephulopsis bidens* (Pulmonata, Enidae): mortality, burrowing and migratory activity // Malacologia. — 1985. — 26. — P. 213—223.
- Pokryszko B. M. The Vertiginidae of Poland (Gastropoda: Pulmonata: Pupilloidea) — a systematic monograph // Annales Zoologici. — 1990. — 43. — P. 133—256.
- Wright S. Evolution and genetics of populations. Vol. II. The theory of gene frequencies. — Chicago: Chicago University Press, 1969.

УДК 599.323.4

## МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (MAMMALIA: INSECTIVORA, RODENTIA) — ОБИТАТЕЛИ СКИРД

В. А. Наглов, Г. Е. Ткач

Областная санэпидстанция, 310023 Харьков, Украина

Получено 24 сентября 1997

**Мелкие млекопитающие (Mammalia: Insectivora, Rodentia) — обитатели скирд восточной Украины.**  
Наглов В. А., Ткач Г. Е. — На основании более чем 40-летних исследований численности мелких млекопитающих в скирдах Степи и Лесостепи Харьковской обл. определены видовая структура, включающая 15 видов, виды-доминанты, особенности динамики численности. Отмечено большое сходство этих параметров в скирдах Степи и Лесостепи. Их отличие заключается в увеличении роли заплавневых и лесных видов в скирдах Лесостепной зоны, что отражает общую тенденцию перестройки структуры сообществ мелких млекопитающих, происходящей здесь по сравнению со Степью.

**Ключевые слова:** мелкие млекопитающие, скирды, видовая структура, численность, Украина.

**Small Mammals (Mammalia: Insectivora, Rodentia) — Inhabitants of the East Ukrainian Staks.** Naglov V. A., Tkach G. E. — The species structures which consists of 15 species, species-dominants and the character of dynamic quantity based on more than forty year long investigations of the small mammals abundance in the Kharkov region steppe and forest-steppe staks have been determined. The great similarity of these parameters in steppe and forest-steppe staks and the differences which connects with the increasing of the role of forest and flood-lands species are demonstrated. They show the general rebuilding tendency of the small mammals associations structure which takes place in the forest-steppes zone in comparison with the steppe zone.

**Key words:** small mammals, staks, species composition, abundance, Ukraine.

### Введение

Скирды — своеобразный временный биотоп, в большинстве случаев существующий не более года. Тем не менее, здесь формируется определенный комплекс животных, связанных биоценотическими отношениями, характеризующийся относительным постоянством видового состава входящих в него организмов. Наиболее заметным элементом фауны скирды являются мелкие млекопитающие (грызуны и землеройки). Здесь же поселяются и хищники, охотящиеся на них, особенно часто ласки и лисицы. Концентрация в скирдах грызунов и других млекопитающих, тесный контакт между ними на ограниченном пространстве скирды часто приводят к развитию среди них эпизоотий туляремии и других инфекций (Максимов, 1960 и др.). Это определяет необходимость изучения особенностей фауны мелких млекопитающих, обитающих в скирдах в различных климатических зонах и регионах. В этом отношении определенный интерес представляет Харьковская обл., т. к. ее северные и западные районы находятся в Лесостепной зоне, а южные и восточные — в Степной.

### Материал и методика

Нами обработаны данные учетов численности мелких млекопитающих в скирдах, проводившихся Харьковской областной санэпидстанцией с 1955 по 1996 г., в основном с сентября по апрель. Ловушки выставлялись в 2 ряда (у основания скирды и на высоте 1 м) на расстоянии 1 м друг от друга и выдерживались в течение 3 суток с ежедневным осмотром. Ведущей сельскохозяйственной культурой зерновых в Харьковской обл. является пшеница, поэтому в основном обследовались скирды пшеничной соломы, гораздо реже — овсяной, ячменной, ржаной и др. Всего за 41 год накоплено 228 050 ловушко-суток, отловлено 25 604 грызуна и 517 землероек. Для выявления особенностей структуры видового населения в разных зонах использовались индекс общности Чекановского-

Сьеренсена, коэффициенты корреляции и вариации и другие показатели, применяемые в биологических исследованиях (Песенко, 1982; Рокитский, 1964).

### Видовая структура

Всего в скирдах обнаружено 12 видов грызунов и 3 вида землероек: крыса серая (*Rattus norvegicus*), мыши домовая (*Mus musculus*), курганчиковая (*M. spicilegus*), малютка (*Micromys minutus*), малая (*Sylvaemus uralensis*), лесная (*S. sylvaticus*), желтогорлая (*S. flavigollis*), полевая (*Apodemus agrarius*), полевки восточноевропейская (*Microtus rossiameridionalis*), рыжая (*Clethrionomys glareolus*) и водяная (*Arvicola terrestris*), хомячок серый (*Cricetus migratorius*), бурозубки обыкновенная (*Sorex araneus*), малая (*S. minutus*), белозубка малая (*Crocidura suaveolens*). В дальнейшем изложении малая и лесная мыши фигурируют под общим названием "мышь лесная" в связи с тем, что дифференциация этих видов проводится только в последние годы.

В свое время И. Л. Кулик разделила обитающих в скирдах Подмосковья мелких млекопитающих на постоянных и временных обитателей. В первую группу ею были включены полевка обыкновенная, мыши домовая, малютка и полевая, остальные виды отнесены ко второй группе (Кулик, 1951). В Харьковской обл. первые 2 вида встречаются в скирдах в течение всего года, в том числе и летом. Как видно из таблицы 1, абсолютным доминантом здесь является полевка восточноевропейская, на долю которой пришлось 66,7 % добывших в скирдах мелких млекопитающих. В 38 сезонах из 41 она была самым многочисленным обитателем скирд и лишь однажды (в сезон 1978–1979 гг.) была третьей. Из таблицы следует, что ее положение в структуре населения мелких млекопитающих скирд наиболее устойчиво и сходно в обеих зонах. Это касается как средних многолетних показателей доли и численности, так и вариабельности этих показателей по годам.

Менее устойчиво положение 2-го по численности вида — домовой мыши. Как численность, так и доля ее в уловах изменяются гораздо больших пределах, чем полевки. Как правило, вид занимает 2 место по численности, трижды становится доминантом, но в 25% случаев оттесняется другими видами на более

**Таблица 1.** Средние статистические показатели численности и встречаемости мелких млекопитающих в скирдах Харьковской обл. (за 41 год)

**Table 1.** The quantity and the registration average data of small mammals in Kharkiv region stakes (41-year long period)

Вид	Процент попадания				Доля вида				Встречаемость по годам (%)	
	Степь		Лесостепь		Степь		Лесостепь		Степь	Лесостепь
	%	C.V.	%	C.V.	%	C.V.	%	C.V.		
Полевка восточно-европейская	7,63	66,6	7,31	69,6	64,99	33,1	66,43	30,8	100	100
Мышь домовая	2,62	83,4	1,57	92,1	22,23	81,4	14,27	80,8	92,7	97,7
Мышь малютка	0,45	137,6	0,79	146,1	3,99	212,4	7,18	138,3	63,4	87,8
Мышь лесная	0,58	161,2	0,58	239,9	4,90	221,5	5,27	156,5	70,7	68,3
Мышь полевая	0,12	218,3	0,40	191,6	0,99	279,9	3,63	187,1	34,1	73,2
Белозубка малая	0,17	170,6	0,10	128,0	1,42	206,2	0,84	138,8	48,8	53,7
Бурозубка обыкновенная	0,11	175,8	0,09	134,3	0,89	147,6	0,91	172,3	51,5	51,5
Полевка рыжая	0,02	286,8	0,14	349,5	0,20	316,9	1,27	305,2	22,0	29,3
Хомячок серый	0,03	222,8	0,01	245,7	0,25	276,6	0,07	361,8	31,7	26,8
Мышь желто-горлая	0,01	285,3	0,01	283,2	0,06	400,9	0,11	318,5	14,6	17,1

**Примечание:** виды расположены в порядке убывания средней по обеим зонам численности. В таблицу не включены случайные посетители скирд: бурозубка малая, мышь курганчиковая, крыса серая и полевка водяная

низкие места и даже отсутствовал в уловах (сезон 1976–1977 гг., 1700 ловушко-суток).

Численность и, соответственно, доля домовых мышей в скирдах Степной зоны выше, чем Лесостепной при практически равной вариабельности по годам. Меньшая численность домовой мыши в скирдах Лесостепной зоны приводит к меньшей устойчивости ее положения в структуре населения скирд, где она чаще оттесняется на 3 и последующие места (в 35% случаев против 22,5% в Степи).

Постоянным компонентом населения скирд является и мышь малютка, обитающая здесь на протяжении всего холодного периода, но весной выселяющаяся из скирд. Как видно из таблицы, по численности она значительно уступает двум предыдущим видам. Численность ее в скирдах Степной зоны ниже, чем Лесостепной, в уловах здесь она встречается реже, что приводит к большей нестабильности ее положения в структуре населения мелких млекопитающих скирд этой зоны. В степных скирдах она чаще всего (в 46,3% случаев) занимает в структуре 3–4 место, в лесостепных в 48,8% случаев — 2–3.

Положение 4-го вида, отнесенного И. Л. Кулик к постоянным обитателям скирд — мыши полевой, в условиях Харьковской обл. и менее определенно. Если в Лесостепной зоне она может быть причислена к относительно постоянным обитателям скирд (отсутствовала в уловах в течение всего 5 сезонов, встречается более или менее регулярно с сентября по апрель), то в Степной зоне она ведет себя как типично временный обитатель скирд: отсутствовала в уловах в 66% сезонов, появлялась здесь только в периоды осенних и весенних миграций, зимой (январь–февраль) численность ее минимальна (поймана всего в 16,7% обследований). О меньшей устойчивости ее положения в составе сообществ в Степи свидетельствуют и значительно более высокие коэффициенты вариации как процента попадания, так и доли. В годы ее появления в скирдах она чаще всего занимает 4 место по численности.

К обычным обитателям скирд относится также мышь лесная. Численность, доля и встречаемость ее в уловах в обеих зонах одинаковы, хотя численность в Лесостепи колеблется в больших пределах, чем в Степи. В то же время, положение лесной мыши в структуре населения скирд Лесостепи более устойчиво, хотя и менее значимо, чем в Степи: обычно в годы ее появления в скирдах она занимает пятую позицию (в 24,4% сезонов). Положение лесной мыши в структуре населения скирд Степной зоны менее устойчиво, о чем свидетельствует большой размах колебаний доли ее в уловах. В годы ее обитания в скирдах она обычно занимает 3–4 места (в 41,5% случаев), а 1976–1977 гг. была даже доминирующим видом.

К двум предыдущим видам по встречаемости примыкают 2 вида землероек: бурозубка обыкновенная и белозубка малая, однако численность их существенно ниже, положение в видовой структуре весьма неустойчиво. Максимальный сезонный процент попадания в ловушки белозубки малой (1,5% в Степи, 2-е место) был отмечен в сезон 1989–1990 гг., бурозубки обыкновенной — 1993–1994 гг. (1,0% также в Степи, 3-е место). В остальные годы попадаемость землероек в ловушки была значительно ниже 1,0%, либо они в уловах не встречались. Вследствие этого, роль их в видовом населении скирд гораздо меньшая, чем предыдущих видов.

Встречаемость в уловах лесных видов и хомячка серого значительно меньше 50% и не носит регулярного характера. О кратковременности их пребывания в скирдах свидетельствует в частности то, что в течение одного сезона они отлавливались только в каком-либо одном месяце (редко в двух подряд). Встречаемость в скирдах полевки рыжей и мыши желтогорлой, видимо, во многом зависит от места расположения скирды: они вселяются только в те, которые расположены вблизи леса. К этой же группе видов, очевидно, относится и собственно

мышь лесная, численность которой, по данным за 8 лет, сопоставима с этими показателями хомячка и желтогорлой мыши.

К случайным посетителям скирд нами отнесены бурозубка малая, мышь курганчиковая, крыса серая и полевка водяная. Каждая из них отлавливалась в скирдах единично, не более, чем в 3 сезонах.

Видовая структура биотопической группировки конкретного местообитания характеризуется известной устойчивостью видового состава, его разнообразием, сменой доминирующих видов в зависимости от складывающихся условий обитания (Максимов, Ердаков, 1985). По сравнению с окружающей природой скирды, как местообитание мелких млекопитающих в холодный период года, отличаются относительно постоянными микроклиматическими, кормовыми и защитными условиями (Максимов, 1964), что определяет относительное постоянство как видового состава обитателей скирд, так и доминирующих видов. Как уже говорилось, абсолютным доминантом в скирдах Харьковской обл. и как в Степи, так и в Лесостепи является полевка восточноевропейская. Постоянству доминирования ее здесь способствует неустойчивость и небольшая глубина снегового покрова, характерные для Харьковской обл. и (Дубинский и др., 1971), а также то, что она является единственным видом из числа обитателей скирд, размножение которого в зимний период носит регулярный характер и компенсирует естественную убыль, о чем свидетельствует увеличение численности популяции от осени к весне. В среднем беременные самки полевки восточноевропейской составляют, по нашим данным, 31,8 % от числа взрослых самок, в то время как у домовой мыши этот показатель равен 10,7%, а у остальных видов не превышает 4%.

Кроме полевки восточноевропейской за 41 год наблюдений доминантами становились еще 3 вида: мышь домовая (4 раза в скирдах Степной зоны и 5 раз — Лесостепной) и по одному разу мышь малютка (Лесостепь) и мышь лесная (Степь). Безусловное доминирование одного вида не позволяет считать его эдификатором изменений экологической ситуации в окружающей среде. Значительно большая вариабильность отмечена среди видов, занимающих в сезонном аспекте 2–3 места по численности. Среди них фигурируют даже такие немногочисленные виды как хомячок серый, полевка рыжая, не говоря уже о более многочисленных. Поэтому для выявления характерных сезонных особенностей видовой структуры в скирдах Степи и Лесостепи нами использованы данные по 3 наиболее многочисленным в данном сезоне видам (триады доминантов).

Всего выделено 6 наиболее характерных триад:

1. полевка восточноевропейская + мышь домовая + мышь малютка;
2. полевка восточноевропейская + мышь домовая + мышь лесная;
3. полевка восточноевропейская + мышь домовая + мышь полевая;
4. полевка восточноевропейская + мышь малютка + мышь лесная;
5. полевка восточноевропейская + мышь малютка + мышь полевая;
6. мышь домовая + полевка восточноевропейская + хомячок серый в той или иной последовательности.

Другие сочетания доминирующих видов встречались единично. Распределение частоты встречаемости характерных триад по зонам показано в таблице 2.

Как видно из таблицы, наиболее характерной видовой структурой как в Степи, так и в Лесостепи является 1-я, в состав которой входят полевка восточноевропейская, мыши домовая и малютка в том или ином сочетании. Интересно отметить, что подобная структура в Харьковской обл. и отмечена и А. А. Мигулиным (1938), что говорит об устойчивости ее во времени. Обращает на себя внимание уменьшение в Лесостепи числа триад, в состав которых входит мышь лесная и увеличение доли триад с участием малютки и полевой мыши. Частота присутствия в числе доминантов полевой мыши увеличивается с 11,8%

**Таблица 2. Частота встречаемости триад доминантов мелких млекопитающих в скирдах Степи и Лесостепи**

**Table 2. Frequency of the small mammals dominant triads meetings at steppe and forest-steppe stakes**

Зона	Триады видов-доминантов					
	ROS, MUS, MIN	ROS, MUS, SYL	ROS, MUS, AGR	ROS, MIN, SYL	ROS, MIN, AGR	MUS, ROS, MIG
Степь	39,5	34,2	5,3	2,6	2,6	5,3
Лесостепь	36,6	14,6	17,1	12,2	7,4	2,4

в Степи до 26,3% в Лесостепи, малютки, соответственно, с 50% до 63,2%, при снижении встречаемости мыши лесной (с 44,1% до 28,9%), а также мыши домовой и хомячка серого.

Отмечается и более однообразный состав триад доминантов в Степной зоне: в 71% сезонов встречались всего 2 из них — 1-я и 2-я. В то же время в Лесостепи при безусловном преобладании 1-й триады, довольно часто регистрировались еще 3. Более стабильную видовую структуру в Степи показало и посезонное сравнение числа видов в уловах. Здесь ежегодно отлавливалось от 4 до 9 видов (в среднем 5,2), в то время как в Лесостепи — от 2 до 11, при среднем 6,2.

### Численность

Интенсивность миграций мелких млекопитающих в скирды и их численность в этих биотопах зависит в основном от численности их на полях в период уборки урожая и от метеорологических условий осени и зимы. Многолетний средний уровень численности мелких млекопитающих в скирдах Степной и Лесостепной зон Харьковской обл. и разнится незначительно ( $11,77 \pm 0,10\%$  попаданий в ловушки для Степи и  $11,00 \pm 0,09\%$  для Лесостепи). Примерно одинакова и амплитуда колебаний, обычно не превышающая 6-кратной величины в двух смежных сезонах. И в Степи, и в Лесостепи наиболее высокие пики численности превосходили абсолютный минимум не более чем в 10 раз. Лишь однажды в зиму 1956–1957 гг. в Лесостепи численность мелких млекопитающих превзошла абсолютный минимум в 15 раз.

Сходен и характер многолетней динамики численности ( $r=0,601$  при  $P<0,001$ ). Чаще всего направление изменений численности мелких млекопитающих в скирдах Степи и Лесостепи совпадали. За 41 год наблюдений лишь в 10 случаях подъемы численности в одной зоне сопровождались снижением ее в другой зоне. Зачастую совпадали по времени максимумы и минимумы численности. Примерно в 1/3 случаев отмечался сдвиг в ту или иную сторону на 1–2 года. Естественно, величины подъемов и спадов в Степи и Лесостепи были различными, но общий характер изменения численности был очень близок.

Вполне понятно, что общий ход численности мелких млекопитающих в наибольшей степени определяется доминирующим видом, в данном случае полевкой восточноевропейской (коэффициент корреляции в Степи 0,913, в Лесостепи 0,897). Сходный характер изменения общей численности в обеих зонах в значительной степени определяется тем, что и в Степи, и в Лесостепи сходно изменение численности полевки восточноевропейской ( $r=0,606$  при  $P<0,001$ ). Отмечено 3 случая резкого несоответствия численности этого вида в разных зонах: в сезоне 1970–1971 гг. при низкой численности в Степной зоне (2,1% попадания) отмечен пик численности в Лесостепной (10,1%), в сезоны 1975–1976 гг. и 1994–1995 гг., наоборот, пики численности в Степной (9,3–10,4% попадания) совпали с минимумами в Лесостепной (1,9–2,3%). За 41 год наблюдений лишь в 30% отмечалось расхождение в направленности изменений.

**Таблица 3. Среднее число видов в уловах в зависимости от численности полевки восточноевропейской (по данным за 40 лет)**

**Table 3. The species quantity dependence in catches from the quantity of *Microtus rossicameridionalis* (based upon the facts of the forty-year long period)**

Зона	Процент попадания полевки восточноевропейской					Коэффициент корреляции, г
	0–3,0%	3,1–6,0%	6,1–9,0%	9,1–12,0%	более 12%	
Степь	4,4	5,0	5,8	7,1	7,3	0,892
Лесостепь	4,7	6,0	6,4	7,1	7,8	0,977
область в целом	6,1	6,2	7,4	8,8	8,8	0,940

Связь динамики численности остальных видов, обитающих в скирдах с общей динамикой численности, выражена гораздо слабее. Из 4 наиболее многочисленных видов в Степной зоне слабая, но достоверная связь есть между изменениями общей численности мелких млекопитающих в целом и численность домовой ( $r=0,403$  при  $P<0,01$ ) и лесной ( $r=0,364$ ,  $P<0,02$ ) мышей. В то же время достоверной связи между изменениями численности полевки восточноевропейской ни с одним из видов не отмечено, что свидетельствует о случайном характере совпадений направленности изменений численности разных видов.

В Лесостепной зоне изменение численности разных видов происходит более синхронно, о чем свидетельствуют более высокие коэффициенты корреляции численности отдельных видов как с общей численностью в скирдах (от 0,679 у мыши лесной до 0,425 у мыши домовой, в обоих случаях  $P<0,001$ ), так и с численностью полевки (соответственно, 0,401 и 0,358). Следовательно, в Лесостепной зоне чаще, чем в Степной, общий подъем численности в скирдах определяется не одним видом, а несколькими.

Погодные и кормовые условия, складывающиеся в природных стациях в осенний и зимний периоды, определяют не только численность зимующих в скирдах животных, но и их видовое разнообразие. Отмечена связь последнего как с общей численностью мелких млекопитающих, так и, в частности, с численностью полевки восточноевропейской.

Так как постоянные обитатели скирд присутствуют в уловах практически ежегодно, а появление случайных обитателей не носит сколько-нибудь регулярного характера, то такое увеличение числа зимующих видов может идти почти исключительно за счет временных обитателей. Достоверное увеличение частоты встречаемости в уловах с увеличением уровня численности полевки восточноевропейской отмечается у мыши лесной, полевки рыжей, хомячка серого, бурозубки обыкновенной, причем у мыши лесной в Лесостепи достоверно увеличивается не только частота встречаемости, но и численность. Кроме того, в Лесостепи отмечается достоверная корреляция между уровнем численности полевки восточноевропейской и частотой встречаемости мыши полевой. Необходимо отметить, что в Лесостепи достоверных корреляционных связей между уровнем численности доминанта и частотой встречаемости временных обитателей скирд больше, чем в Степи. Так, в Лесостепи эти связи достоверны у 4 видов, а в Степи — только у одного (бурозубки обыкновенной), что подтверждается достоверно более высоким коэффициентом корреляции в Лесостепи.

Среди возможных причин этого явления, видимо, наибольшее значение имеют погодные условия, складывающиеся в период заселения скирд и зимой. При относительно благополучных условиях зимовки большая часть видов из числа временных обитателей скирд остается зимовать вне скирд, и лишь при экстремальных условиях мигрирует в скирды и другие более надежные убежища. Видимо, экстремальные условия зимовки для большинства временных обитателей скирд совпадают в значительной степени с таковыми восточноевропейской полевки.

## Заключение

Фауна мелких млекопитающих скирд формируется в основном за счет фауны окружающих полей, о чем, в частности, свидетельствует индекс сходства фаун по обилию видов. Наиболее низок он при сравнении фаун скирд и суходольных лесов (0,127), несколько выше для скирд и пойм (0,196, в основном за счет более высокой численности в поймах полевки восточноевропейской), для фаун скирд и полей он составляет 0,328. Небольшая величина последнего индекса связана с тем, что при сходстве видового состава мелких млекопитающих на полях и в скирдах ( $I_{i,s}=0,812$ ) численность видов в этих двух биотопах отличается весьма существенно. Одной из причин этого может быть разная степень привлекательности скирд в качестве зимних убежищ, определяемая особенностями экологии каждого вида. Еще А. Н. Формозов (1948) отметил, что в стогах на лесных покосах часто в большом количестве поселяется полевка рыжая, но отсутствуют обитающие здесь же красная и красно-серая полевки.

Мы попытались определить степень привлекаемости скирд для различных видов по соотношению численности и доли этих видов на полях (как основных источников заселения скирд) и в скирдах. Учитывая всю относительность такого сравнения, несоизмеримость объемов скирд с площадью полей все же, как нам представляется, можно сделать определенные выводы. Все виды, обнаруженные нами в скирдах, можно разделить на тех, процент попадания и доля которых выше в скирдах, и тех, где эти показатели выше на полях. К первым относится полевка восточноевропейская, мышь малютка, бурозубка обыкновенная и белозубка малая. Для них характерно отсутствие зимних запасов корма, слабая роющая деятельность (за исключением полевки). Переселению их в скирды способствует трудность добывания корма в промерзшей земле (землеройки), несовершенство терморегуляции (мыши-малютки: Слепцов, 1947), неустойчивость снегового покрова (серые полевки: Громов, Поляков, 1977 и др.) и т. д.

К этой группе видов примыкает мышь домовая. Отсутствие инстинкта запасания корма, собственных зимовочных нор, ее термофильность и питание круглый год концентрированными кормами ограничивают возможность существования этого вида в зимний период в природных стациях, чем вызваны массовые миграции мышей в жилище человека и в скирды (Тупикова, 1937).

В противоположность перечисленным выше видам мыши курганчиковая, лесная, полевая и желтогорлая, а также хомячок серый, на полях встречаются чаще, чем в скирдах. Так, мышь лесная на полях входит в доминирующую группу, конкурируя в этом отношении с мышью домовой, в скирдах же встречается значительно реже ее. Всем этим видам свойственно в той или иной степени запасание кормов на зиму, все они строят более или менее сложные зимовочные норы, меньше, чем полевки, зависят от глубины снегового покрова. В совокупности это позволяет им перезимовывать в естественных стациях лучше, чем видам предыдущей группы.

Как показал анализ, структура видового населения мелких млекопитающих в скирдах Степи и Лесотепи имеет много общих черт. Это определяется сходством видового состава, идентичностью доминирующих видов, близким средним уровнем численности, сходным характером многолетней динамики. В то же время, имеется ряд отличий, носящих зональный характер. По сравнению с Лесостепью видовой структуре населения мелких млекопитающих скирд в Степи свойственны несколько большая однообразность и стабильность, выражавшиеся, в частности, в меньшей вариабельности общей численности мелких млекопитающих, большей зависимости общей численности от изменений численности вида-доминанта, более однообразном составе доминирующих триад, меньшей вариабельности посезонных изменений видового состава.

**Таблица 4. Соотношение экотопических групп мелких млекопитающих в скирдах Харьковской обл.****Table 4. The small mammals ecotopic groups correlation in the stakes of the Kharkiv region**

Экотопические группы	Процент попадания				Доля, %			
	Степь	Лесостепь	t	P	Степь	Лесостепь	t	P
Эвритопные	8,23±0,09	7,89±0,08	2,9	0,01	69,9±0,4	71,7±0,4	-3,3	0,01
Полевые	2,65±0,05	1,58±0,04	17,1	0,001	22,5±0,4	14,3±0,3	16,5	0,001
Пойменные	0,85±0,03	1,38±0,03	-12,1	0,001	7,3±0,3	12,6±0,3	-14,3	0,001
Лесные	0,03±0,006	0,15±0,01	-9,6	0,001	0,3±0,05	1,4±0,1	-10,4	0,001

Сопоставление структуры населения мелких млекопитающих на полях и в скирдах показывает, что зональные особенности в скирдах выражены в меньшей степени, чем на окружающих угодьях, о чем свидетельствуют более высокие индекс сходства фаун (0,927 в скирдах против 0,792 на полях) и коэффициент корреляции изменений численности (соответственно 0,601 и 0,477). Это в какой-то степени подтверждает высказывание Н. В. Башениной об "азональности" скирд (Башенина, 1962).

Общая направленность изменений в видовой структуре с учетом биотопической привязанности видов при переходе от Степи к Лесостепи состоит в увеличении роли пойменных и лесных видов при снижении роли полевых (табл. 4).

Такой характер изменения видовой структуры населения скирд, хотя и выраженный слабее, но отвечает общей картине изменений в структуре сообществ мелких млекопитающих Степи и Лесостепи (Наглов, 1988).

- Башенина Н. В.** Экология обыкновенной полевки. — М.: Изд-во МГУ, 1962. — 309 с.
- Громов И. М., Поляков И. Я.** Полевки (Microtinae). — Л.: Наука, 1977. — 504 с. (Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3, Вып. 8)
- Дубинский Г. Г., Смалько Я. А., Лотошникова Л. И.** Климат Харьковской обл. // Харьковская область. Природа и хозяйство. — Харьков: Изд-во ХГУ, 1971. — С. 31–41.
- Кулик И. Л.** Грызуны скирд и ометов // Вопр. Краев., общей, эксперимент. паразитологии и мед. зоологии. Т. 7. — М.: Изд-во АМН СССР, 1951. — С. 284–317.
- Максимов А. А.** Природные очаги туляремии в СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — 291 с.
- Максимов А. А.** Сельскохозяйственное преобразование ландшафта и экология вредных грызунов. — М.; Л.: Наука, 1964. — 251 с.
- Максимов А. А., Ердаков Л. Н.** Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии). — Новосибирск: Наука, 1985. — 236 с.
- Мигулін О. О.** Звірі УРСР (матеріали до фауни). — К.: Вид-во АН УРСР, 1938. — 422 с.
- Наглов В. А.** Зональные отличия в структуре сообществ мышевидных грызунов в лесостепи и степи // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Нальчик, 27 сентября–1 октября 1988 г. — Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1988. — Т. 1. — С. 100–101.
- Песенко Ю. А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М.: Наука, 1982. — 287 с.
- Рокитский П. Ф.** Биологическая статистика. — Минск: Высш. школа, 1964. — 327 с.
- Слепцов М. М.** К биологии уссурийской мыши-малютки // Фауна и экология грызунов. Материалы по грызунам. Вып. 2. — М.: Изд-во МОИП, 1947. — С. 69–97.
- Тупикова Н. В.** Экология домовой мыши средней полосы СССР // Фауна и экология грызунов. Материалы по грызунам. Вып. 2. — М.: Изд-во МОИП, 1947. — С. 5–65.
- Формозов А. Н.** Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской обл. и в период 1930–1940 гг. // Фауна и экология грызунов. Материалы по грызунам. Вып. 3. — М.: Изд-во МОИП, 1948. — С. 3–110.

УДК 593.195: 595.42

## ***MICROSPORIDIUM ANOETI SP. N. (MICROSPORA) A NEW MICROSPORIDIAN PARASITE OF MITE *ANOETUS FERONIARUM* (ACARIFORMES, ANOETIDAE)***

**M. Ovcharenko<sup>1</sup>, G. Zolotarjowa<sup>2</sup>, I. Wita<sup>3</sup>**

<sup>1</sup>*Institute of Hydrobiology, Ukrainian National Academy of Sciences, Geroiv Stalingrada street, 12256210 Kyiv-210, Ukraine*

<sup>2</sup>*Institute of Zoology, Ukrainian National Academy of Sciences, 15 Bogdan Khmelnitsky street, 252601, Kiev-30, Ukraine*

<sup>3</sup>*Witold Stefanski Institute of Parasitology, Polish Academy of Sciences, Pasteura, 3, PO BOX 153 00-973 Warsaw, Poland*

Accepted 25 July 1997

***Microsporidium anoeti* sp. n. (Microspora) — новая микроспоридия из клеша *Anoetus feroniarum* (Acariformes, Anoetidae).** Овчаренко Н., Золотарева Г., Вита И. — На основании изучения ультраструктуры спор и доспоровых стадий описан новый вид микроспоридий из клеток паренхимы клеша *Anoetus feroniarum*. Характерными особенностями обнаруженных паразитов являются изолированные ядра на протяжении жизненного цикла и двуспоровая спорогония. Палочковидные споры микроспоридий имели размеры 0,7–0,9×2,2–2,4 μm (на полуточках срезах). Их оболочка состояла из экзоспори 18–25 nm и эндоспоры толщиной 30–40 nm. Характерными чертами строения аппарата экструзии спор являются изофиллярная полярная трубка, образующая спираль из 9–10 колец и пластинчастый поляропласт.

**Ключевые слова:** микроспоридии, *Microsporidium*, ультраструктура, Anoetidae, паренхима.

***Microsporidium anoeti* sp. n. (Microspora) a New Microsporidian Parasite of Mite *Anoetus feroniarum* (Acariformes, Anoetidae).** Ovcharenko M., Zolotarjowa G., Wita I. — Microsporida were found for the first time in cytoplasm of parenchymatous cells of Anoetidae mites and described as a new species of *Microsporidium*. The final stages of merogony and sporoblastic sporogony with forming of uninucleate sporoblasts and spores were observed. The rod-shaped stained spores measured 0.7–0.9×2.2–2.4 μm. Uninucleate spores had 9–10 coils of isofilar polar filament and lamellar polaroplast, their thin envelope consisted of plasmalemma, 30–40 nm wide endospore and 18–25 nm wide exospore.

**Key words:** Microsporidia, *Microsporidium*, ultrastructure, Anoetidae, parenchymatous cells.

### **Introduction**

Arthropods are considered one of the most common hosts for microsporidia, but there is no report of any microsporidium associated with Anoetidae. During histological examination of laboratory colony of mites from potato we found a microsporidium located in the parenchymatous cells. We consider it a new species of the collective group *Microsporidium* and present herein its ultrastructural characters.

### **Material and methods**

The mites taken for histological and ultrastructural investigations were fixed in 2.5% glutaraldehyde in 0.2 M sodium cacodylate buffer (pH 7.2) at 4 °C for 4th. After washing in cacodylate buffer and postfixation in 2.0% (w/v) osmium tetroxide in cacodylate buffer for 1 h at 4 °C, the mite was washed and dehydrated in an ascending series of ethanol to propylene oxide and embedded in Epon. Semithin sections were cut and stained with Toluidin Blue. Ultrathin sections were stained with uranyl acetate followed by lead citrate and observed in the JEM-100 B electron microscope.

## Results

The microsporidium was found in one of the studied mites *Anoetus feroniarum* (Acariformes: Anoetidae) collected in December, 1996.

The earliest stages observed are interpreted as late merogonial plasmodia up to 1.5  $\mu\text{m}$  in diameter (Fig. 1, a). The plasmodia with 1–3 nuclei divided into ameboid cells with a single nuclei 0.4–0.5  $\mu\text{m}$  wide (Fig. 1, b, c). The sporogony was followed by binary fission and sporogonial stages were joined in chain-like configurations. Each of the daughter cells was a sporoblast; its transformation into the spore followed the normal pattern of sporogenesis (Fig 1, d). The newly formed sporoblasts were irregularly rounded (Fig 1, d) but when they matured to spores, their shape changed to elongated and rod-like. The formed polar filament consisted of electron-dense layers surrounded by fine granular material (Fig 1, e).

Mature spores were uninucleate and uniform in shape and dimension, measuring 0.7–0.9  $\times$  2.2–2.4  $\mu\text{m}$  in semithin sections (Fig 2, a). Electron-transparent zone noticeable around the spores is interpreted as a zone of lysis, no parasitophorous vacuole was formed (Fig 2, b). Most of the spores were associated in chain-like disposition (Fig 2, b, c). Mature spores had lightly creased, electron-dense exospore measuring 18–25 nm in thickness. The electron-lucent endospore was 30–40 nm wide (Fig 2, e). The lamellar polaroplast occupied the anterior half of mature spore. The polar filament was of isofilar type, with 9–10 coils (Fig. 2, d, e).

In cross sections, the polar filament contained a central core surrounded by concentric layers of fine granular material. The angle of tilt of the polar filament coil to the long axis of the spore was 85–90 °C. The width of polar filament in cross sections was 90 nm, diameter of their basal part measured 110 nm. Structure of posterior vacuole remains unknown.

## Discussion

Characteristic features of the described microsporidia are monocaryotic developmental stages, apansporoblastic and disporous sporogony and development in direct contact with the host cell cytoplasm.

Four microsporidial genera are known from acariform mites: *Nosema*, *Gurleya*, *Cryptosporina* and *Napamichum* (Sprague, 1977; Larsson, 1990). In contrast to the microsporidium we found *Nosema* — like species are diplokaryotic at all stages of the life cycle (Weiser, 1985; Larsson, 1988). Presence of sporophorous vesicles, polysporoblastic sporogony and diplocaryotic merogonial stages are characteristic features of the other mentioned genera. Microsporidia of the genus *Gurleya* have tetrasporoblastic sporogony and pyriform spores (Friedrich, et al., 1996). *Cryptosporina* — like microsporidia are octosporoblastic with amber-lake particles inside a very persistent sporophorous vesicle (Hazard, Oldacre, 1975). Octosporoblastic sporogony inside oval sporophorous vesicles, pyriform spores with layered exospore and anisofilar polar filament are characteristic features of the genus *Napamichum* (Larsson, 1990).

Among microsporidia described from acariform mites, only *Nosema steinchausi*, parasite of *Tyrophagus noxius* have “proliferation by binary fission” and oval to rod-shaped binuclear spores measuring 0.6–0.8  $\times$  1.2–1.7 mm in stained condition (Weiser, 1956). In contrast, spores of the microsporidium we found were uninucleate.

Absence of sporophorous vesicle, life cycle with separated nuclei, isofilar polar filament and lamellar polaroplast are characteristic features of the genera *Unikaryon* Canning Lai et Lie, 1974 and *Canningia* Weiser et al, 1995. Type species of the latter genus, *Canningia spinidentis* from the fir bark beetle *Pityokteines spinidens* has short tubular spores with laterally inserted globular anchoring disc. On the contrary, the *Microsporidium*-like anchoring apparatus of microsporidium we found is mushroom-shaped and inserted apically.

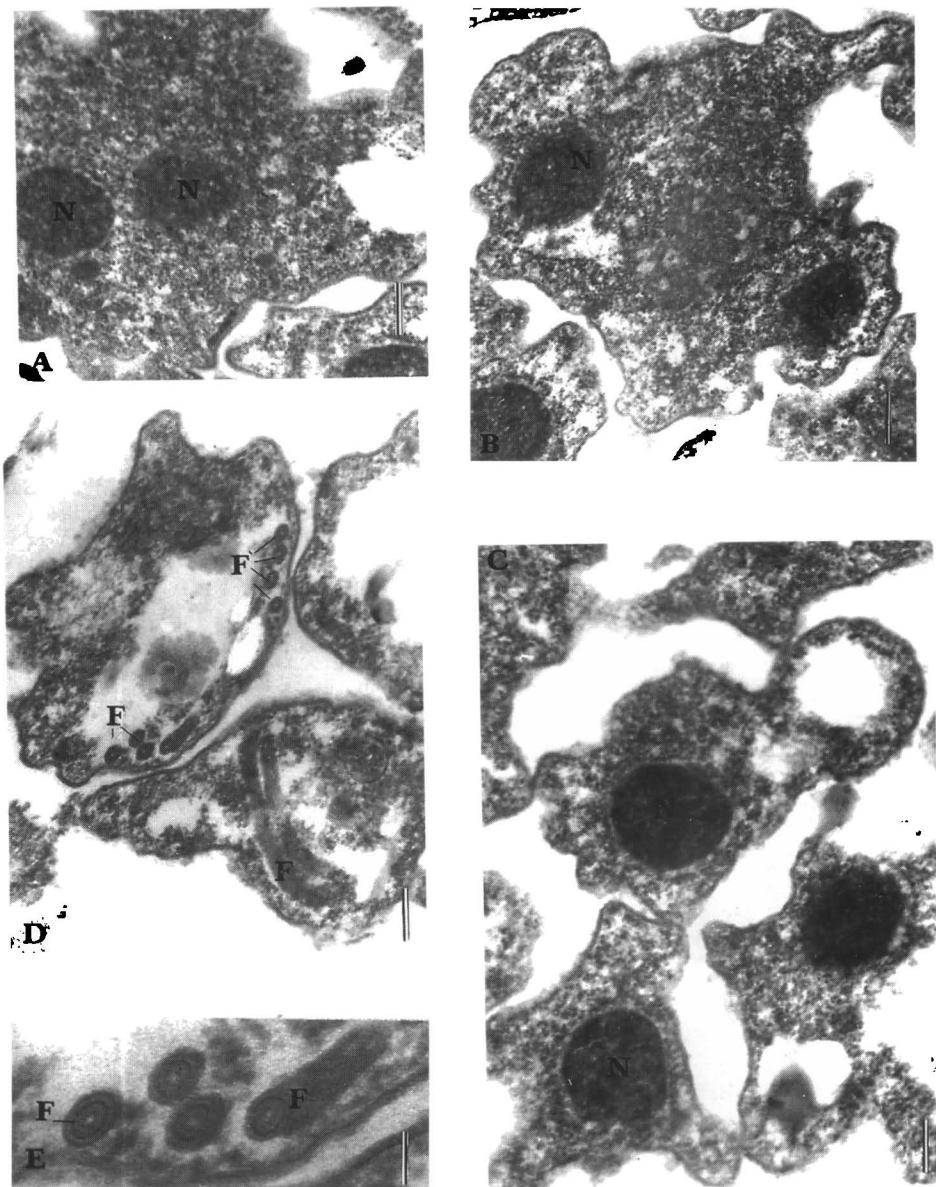


Fig. 1. Electron micrographs of presporal stages of microsporidia from *Anoetus feroniarum*. Late merogonial (A) and early sporogonial stages (B – C) with a rounded nuclei (N). D – group of sporoblasts with a polar filament coils (F). E – part of fig . 1–D. Transversal section of a multilayered polar filament (F). Bars: A – C = 200 nm, D = 250 nm, F = 80 nm.

The genus *Unikaryon* includes 9 species. Four of them — *U. pyriformis*, *U. legeri*, *U. allocreadi* and *U. slaptonleyi* — were described from *Trematoda* (Canning, Lai, Lie, 1974; Canning, Nicholas, 1974; Canning, Madhavi, 1977; Canning et al., 1983). *U. nomimoscolexi* was described from *Cestoda* (Sene, Ba, Marchand, Toguebaye, 1997). Three species (*U. bouixi*, *U. matteii*, *U. euzetii*) are known from *Coleoptera* and one (*U. mytilicolae*) from parasitic *Copepoda* (Toguebaye, Marchand, 1983, 1984, 1988; Dufort, Vallmitjana, Vivares, 1980).

The mentioned microsporidia have oval or pyriform spores up 2.9 to 5.0  $\mu\text{m}$  long, while the microsporidium from *Anoetus feroniarum* were rod-shaped and smaller.

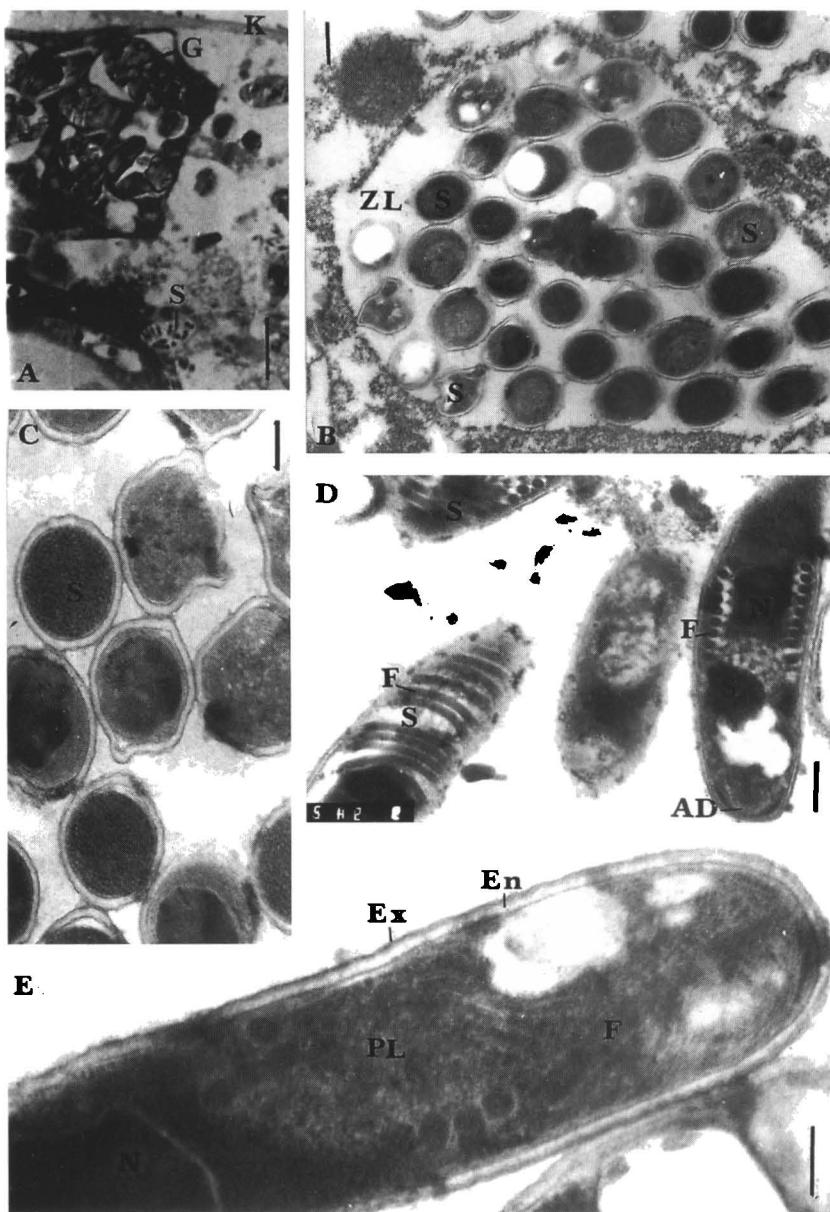


Fig. 2. Micrographs of mature spores. A — semithin section of *Anoetus feroniarum*. Microsporidian spores (S) are showed in a parenchim near cuticle (K) and guanin forming vesicle (G). B — Cytoplasm of a parenchymatous cell with a group of microsporidian spores (S) inside the lysis zone (ZL). C — chain-like disposition of spores in a transversal section. Longitudinal section of the spores with a coiled polar filament (F), a single nucleus (N) and anchoring disc (AD). E — anterior part of the spore. Details of the lamellar polaroplast (PL), polar filament (F) exospore (Ex) and endospore (En). Bars: A = 9.5  $\mu\text{m}$ ; B = 500 nm; C, D = 400 nm; E = 240 nm.

#### *Microsporidium anoeti* sp. n.

Host: *Anoetus feroniarum* (Acariformes: Anoetidae).

Life cycle: Final meronts and sporonts with a separate nuclei. Sporogony disporoblastic. Uninucleate spores rod-shaped measured 0.7–0.9 $\times$ 2.2–2.4  $\mu\text{m}$  on stained semithin sections. Spores wall thin with 18–25 nm wide exospore and 30–40 nm wide

endospore. Polar filament 110–90 nm wide, arranged in 9–10 coils. The angle at tilt 85–90°. Polaroplast lamellar.

Type material on: slide N4701259; paratype on slide N4701260. Deposition of types in the collection of authors: Institute of Parasitology PAN, Warsaw, Poland, Institute of Hydrobiology NANU Kiev, Ukraine

#### Acknowledgments

The authors are grateful to Prof. I. Akimov (Institute of Zoology, Kyiv, Ukraine) and Prof. A. Malczewsky (Institute of Parasitology, PAN) for their support of this investigation.

- Canning E. U., Barker R. J., Hammond J. C. & Nicholas J. P.* Unikarion slaptonleyi sp. nov. (Microspora:Unikaryonidae) isolated from echinostome and strigeid larvae from *Lymnaea peregra*, observation on its morphology, transmission and pathogenicity // Parasitology. — 1983. — 87. — P. 175–184.
- Canning E. U., Lai P. F., Lie K. J.* Microsporidian parasites of trematode larvae from aquatic snails in West Malaysia // J. Protozool. — 1974. — 21. — P. 19–25.
- Canning E. U. & Madhavi R.* Studies on two new species of Microsporoda hyperparasitic in adult Allocreadium fasciatusi (Trematoda, Allocreadidae) // Parasitologia. — 1977. — 75. — P. 293–300.
- Canning E. U. & Nicholas J. P.* Light and electron observation on Unikarion legeri (Microsporida, Nosematidae) a parasite of the metacercaria of *Meigymnophallus minutus* from *Cardium edule* // J. Invertebr. Pathol. — 1974. — 23. — P. 92–100.
- Durfort M., Vallmitjana L., Vivares C. P.* Unikaryon mytilicolae hyperparasite de *Mytilicola intestinalis*: cycle evolutif et ultrastructure // J. Protozool. — 1980. — 27. — P. 77A–78A.
- Friegrich C., Winder O., Schaffler K., Reinthalter F. F.* Light and electron microscope study on Gurleya daphniae sp.nov. (Microspora, Gurleyidae), a parasite of *Daphnia pulex* (Crustacea, Phyllopoda) // Europ. J. Protistol. — 1996. — 32. — P. 116–122.
- Hazard E. I., Oldacre S. W.* Revision of microsporidia (Protozoa) close to Thelohania, with descriptions of new family, eight new genera and thirteen new species // U.S. Dept. Agric. Techn. Bull. — 1975. — № 1530. — P. 1–104.
- Larsson R.* Identification of Microsporidian genera (Protozoa, Microspora) — a Guide with Comments on the Taxonomy // Arch. Protistenkd. — 1988. — 136. — P. 1–37.
- Larsson R.* Description of a New Microsporidium of the Water Mite *Limnochares aquatica* and Establishment of the New Genus *Napamichum* (Microspora, Thelohaniidae) // Journ. Invertebr. Pathol. — 1990. — 55. — P. 152–161.
- Sene A., Ba C. T., Marchand B., Toguebaye B. C.* Ultrastructure of Unikaryon nomimoscolexi n. sp. (Microsporida, Unikaryonidae), a parasite of *Nomimoscolex* sp. (Cestoda, Proteocephalidea) from the gut of *Ciarotes laticeps* (Pisces, Teleostei, Bagridae) // Diseases of Aquatic Organisms. — 1997. — 29. — P. 35–40.
- Sprague V.* Classification and phylogeny of the Microsporidia // Bulla Jr. L. A., Cheng T. C. /Eds. Comparative Pathobiology. — New York; London: Plenum Press, 1977. — Vol. 2. — P. 1–510.
- Toguebaye B. S., Marchand B.* Development d'une Microsporidie du genre Unikaryon Canning, Lai et Lie, 1974, chez une coleoptere Chrysomelidae, *Europe rubra* (Latreille, 1807): etude ultrastructurale // Protistologica. — 1983. — 19. — P. 371–383.
- Toguebaye B. S., Marchand B.* Etude ultrastructurale de Unikaryon matelli n.sp. (Microsporida, Unikaryonidae) parasite de *Nisotra* sp. (Coleoptera, Chrysomelidae) et Remarques sur la Validite de Certaines Nosema d'Insectes // Protzool. — 1984. — 31. — P. 339–346.
- Toguebaye B. S., Marchand B.* Cytologie et taxonomie d'une microsporidie du genre Unikaryon (Microspora, Unikaryonidae) parasite du *Mylabris vestita* (Coleoptera, Meloidae) // Can. J. Zool. — 1988. — 66. — P. 364–367.
- Weiser J.* Nosema steinchausi sp.n., Nova microsporidie z roztoce *Tyrophagus noxius* (Acarina, Tyroglyphidae) // Cesk. Parasitol. — 1956. — 3. — P. 187–192.
- Weiser J.* Phylum Microspora Sprague, 1969 // Illustrated guide to the Protozoa. Lee, J. J., Hutner S.H. and Bovee E. C. / Eds. — Lawrence, 1985. — P. 375–383.
- Weiser J., Wegensteiner R., Zizka Z.* Canningia spinidentis gen. et sp. n. (Protista:Microspora), a new pathogen of the fir bark beetle *Pityokteines spinidensis* // Folia Parasitologica (Ceske Budejovice). — 1995. — 42 (1). — P. 1–10.

УДК 576.895.121:599.363

## **NEOMYLEPIS GEN. N. — A NEW GENUS OF HYMENOLEPIDID TAPEWORMS (CESTODA, CYCLOPHYLLIDEA), PARASITES OF WATER SHREWS**

**V. V. Tkach**

*Institute of Zoology, Ukrainian National Academy of Sciences, 15 Bogdan Khmelnitsky street, 252601, Kiev-30, Ukraine*

Accepted 23 December 1997

*Neomylepis* gen. n. — новый род гименолепидид (Cestoda, Cyclophyllidea), паразитов кутор. Ткач В. В. — Устанавливается новый род гименолепидидных цестод *Neomylepis* gen. n. с единственным видом *Neomylepis magnirostellata* (Baer, 1931) comb. n., который является специфическим паразитом землероек рода *Neomys*. Систематическое положение этого вида длительное время было спорным. Между тем, комплекс морфологических признаков *N. magnirostellata*, таких как форма хоботковых крючьев, расположение органов репродуктивной системы, а также водный жизненный цикл и строение личинок отличают этот вид от представителей всех остальных ныне известных родов гименолепидид. Приведен диагноз нового рода и рисунки хоботковых крючьев и сколекса типового материала и экземпляров из Украины и Средней Азии.

**Ключевые слова:** Cestoda, Hymenolepididae, куторы, *Neomylepis* gen. n., *Neomylepis magnirostellata* comb. n.

***Neomylepis* gen. n. — a New Genus of Hymenolepidid Tapeworms (Cestoda, Cyclophyllidea), Parasites of Water Shrews. Tkach V. V. —** A new genus of hymenolepidid cestodes, *Neomylepis* gen. n., is established. The genus includes a single species, *Neomylepis magnirostellata* (Baer, 1931) comb. n., a specific parasite of water shrews (genus *Neomys*). The systematic position of this species until now was controversial. Meanwhile, some of the morphological characters of *N. magnirostellata* such as shape of rostellar hooks, topography of the reproductive system organs, and, besides, water life cycle and morphology of larvae, differ the species from representatives of all other known hymenolepidid genera. Generic diagnosis of the new genus is given and rostellar structures of the type material and specimens from Ukraine and Middle Asia are figured.

**Key words:** Cestoda, Hymenolepididae, water shrews, *Neomylepis* gen. n., *Neomylepis magnirostellata* comb. n.

### **Introduction**

*Hymenolepis magnirostellata* Baer 1931 was first described from the common water shrew *Neomys fodiens* in Switzerland (Baer, 1931). The first description did not contain any illustrations, however the drawings of scolex and rostellar hooks were published in the paper of Baer (1932). Later this species was reported from *Neomys fodiens* and *Neomys anomalus* in different parts of Europe (Soltys, 1954; Prokopič, 1957; Mitzuch, 1964; Euzet, Jourdane, 1968; Prokopič, Matsaberidze, 1971; Vaucher, 1971; Genov, 1984; Tkach, 1993), and, recently, in the South-Eastern Kazakhstan, Middle Asia (Tkach, Zhumabekova, 1996). I have found it also from *N. anomalus* in Ukrainian part of Carpathian mountains. Similarly to all the other known cestodes of water shrews (exception is the dilepidid *Molluscotaenia estavarensis*) *H. magnirostellata* possesses water life cycle and its larvae were found in gammarid crustaceans (Prokopič, Mauer, 1969; Prokopič et al., 1970). Because of the peculiar shape and large number of the rostellar hooks and some features of the strobila morphology, the systematic position of the species was unclear and, as result, unstable. This species has been allocated by different authors to *Hymenolepis* (Baer, 1931; Vaucher, 1971), *Rodentolepis* (Tkach, Zhumabekova, 1996) and *Vampirolepis* (Spasskii, 1954; Yamaguti, 1959; Schmidt, 1986). However, Vaucher (1992) has demonstrated that *Vampirolepis* includes only cestodes parasitic in bats and is characterized by more or less typical fraternoid hooks. I have examined the type material of *H. magnirostellata* deposited in the Museum of Natural History, Geneva (8 preparations of the strobilae, scoleces and histological sections; slides N 11/42-48) as well as specimens of adult tapeworms from Ukraine and Middle Asia. Because the

morphology and life cycle of this species are different from all other known hymenolepidid genera, we establish for it a new genus *Neomylepis*.

### *Neomylepis* gen. n. (Fig. 1)

Type-species: *Neomylepis magnirostellata* (Baer, 1931) comb. n. (syns *Hymenolepis magnirostellata* Baer, 1931; *Vampirolepis magnirostellata* (Baer, 1931) Spasskii, 1954; *Vampirolepis heleni* Schaldybin, 1964; *Rodentolepis magnirostellata* (Baer, 1931) Tkach et Zhumabekova, 1996).

**Diagnosis:** Cyclophyllidea, Hymenolepididae. Strobila long, craspedote, with numerous proglottids and progressive maturation. Scolex wider than neck. Rostellum retractable; its anterior surface only slightly invaginable. Rostellum with simple crown of 24–46 hooks of identical length and very characteristic shape (Fig. 1). Genital atria

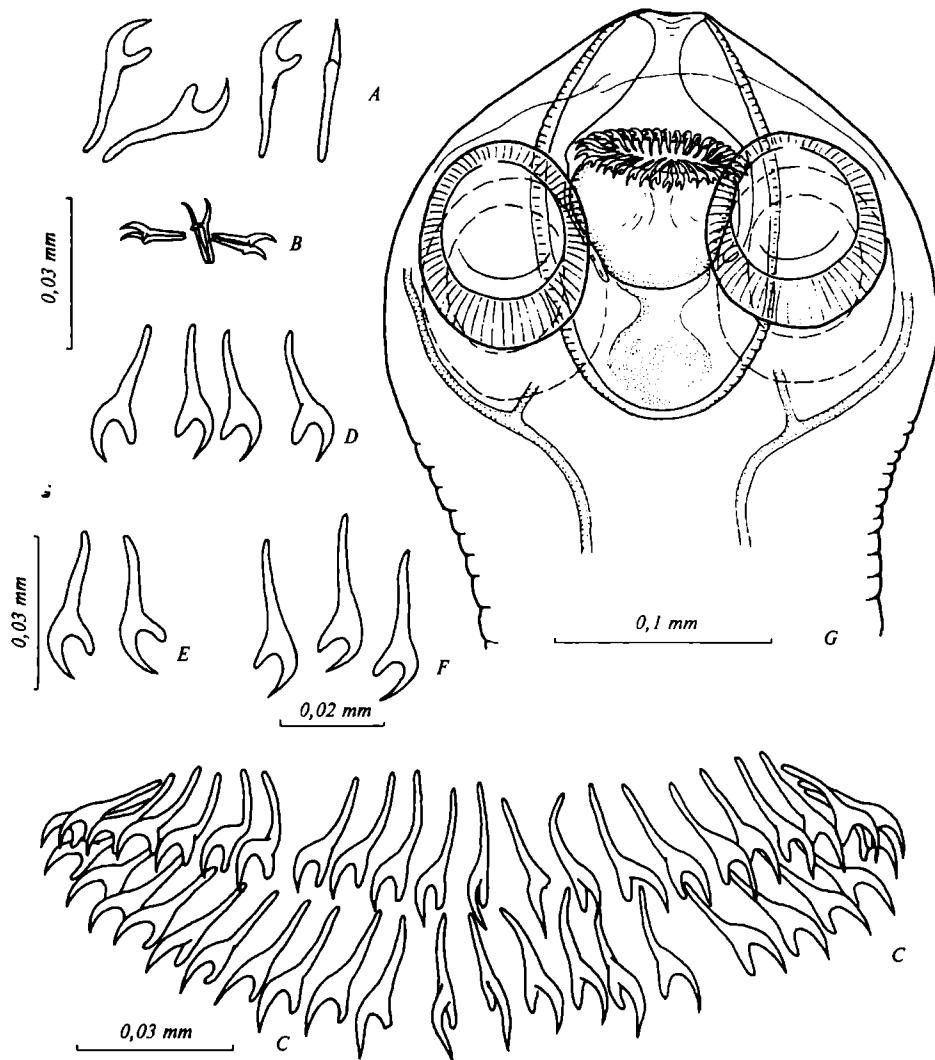


Fig. 1. *Neomylepis magnirostellata* comb. n.: A, D–F — rostellar hooks; B — oncospherical hooks; C — complete crown of hooks; G — scolex. A, C — type material; B — sectioned material from the collection of J.-G. Baer; D–G — specimens from different regions: D — Zailijski Alatau; E — Danube delta; F–G — Carpathian Mountains.

Рис. 1. *Neomylepis magnirostellata* comb. n.: A, D–F — хоботкові гачки; B — онкосферні гачки; C — повна корона гачків; G — сколекс. A, C — типовий матеріал; B — гистологічні зразки з колекції J.-G. Baer; D–G — особини з різних регіонів: D — Зайлійський Алатау; E — дельта Дунаю; F–G — Карпати.

unilateral, in the anterior third of lateral margin of proglottid. Three testes disposed in a line. Testes are not separated into poral and aporal groups by the female gonads. External and internal seminal vesicles present. Cirrus-sac elongate. Cirrus armed with numerous small spines. Ovary transversely elongated, lobed, in the middle of proglottid, partly overlapping all three testes. Vitellarium median, post-ovarian, slightly lobed or not. Gravid uterus saccular with invaginations, occupies the whole proglottid between the excretory ducts. Uterus contains numerous eggs. Parasitic in shrews of the genus *Neomys* (Insectivora, Soricidae) in Palaearctic region.

**Remarks.** In some of its morphological features (long strobila with numerous proglottids, armed rostellum, three testes arranged in a line, saccular uterus), the new genus is close to the genera *Vampirolepis* Spasskii, 1954 and *Rodentolepis* Spasskii, 1954. *Neomylepis* gen. n. clearly differs from *Vampirolepis* in the type of the rostellar hooks (most representatives of *Vampirolepis* possess typical fraternoid hooks). Furthermore, as demonstrated by Vaucher (1992), genus *Vampirolepis* includes only parasites of bats. The peculiarities of the biology of *Neomylepis* (water life cycle with crustacean intermediate hosts) also represent very serious, although not morphological, differences between *Neomylepis* and *Vampirolepis*. The new genus differs from *Rodentolepis* in shape of rostellar hooks, testes not separated into two groups by female gonads and uterus not extending laterally beyond the excretory vessels in the gravid proglottids like it takes place in *Rodentolepis*. In the most recent revision of Hymenolepididae by Czapliński & Vaucher (1994) the insectivores are not listed among the host groups of *Rodentolepis*. No one of rodent hymenolepidids, at least in Palaearctic region, has water life cycle and rostellar hook shape similar to that in *N. magnirostellata*.

It is necessary to note that the cestode with an unarmed rostellum described as *Hymenolepis magnirostellata* sp. n. by Sawada (1992) from *Sorex unguiculatus* in Japan, 1992, has no relation to *Hymenolepis magnirostellata* (Baer, 1931) nor to the genus *Hymenolepis* s. str. Furthermore, as it can be concluded from the photomicrograph in the paper of Sawada (1992), the rostellar hooks of this cestode most probably have been lost before the tapeworms were fixed.

## Discussion

Specimens of *N. magnirostellata* collected in Carpathian Mountains, Danube delta and Zailijski Alatau, are similar in their strobila characteristics and rostellar hook shape and size to the descriptions given by different authors in Europe, therefore morphological description is not included in the present paper. Even such variable character of *N. magnirostellata* as the hook number, is relatively stable in our material from all above mentioned regions. Different authors mentioned from 24 to 46 rostellar hooks in this cestode (for the review see Vaucher, 1971). In my material the specimens from Carpathian Mountains had 32–34 hooks, from Danube delta — 36–37 hooks and from Zailijski Alatau — 34–36 hooks. In the preparations of scoleces from the collection of Jean Baer deposited in the Geneva Museum of Natural History, I calculated 34 hooks (probably, incomplete crown of holotype) and 43 hooks (complete crown — Fig. 1, C). Despite the large variability in hook number, no significant differences were observed in strobila and scolex morphology of *N. magnirostellata* from different parts of its area. Taking into account that the helminths of water shrews are relatively well investigated throughout the Palaearctic region, finding of an another representative of *Neomylepis* is hardly possible and, to my opinion, the genus *Neomylepis* is really monotypical. This may suggest that it comparatively recently evolved from one of the closely related genera, most probably, from *Rodentolepis*.

Some remarks should be made on the hostal specificity and systematics of mammalian hymenolepidids in relation with establishing of *Neomylepis*. Insectivores possess a rich and highly specific fauna of hymenolepidid tapeworms, most genera of which are restricted to this mammalian order. Moreover, after establishing of *Neomylepis*, all genera of water shrew hymenolepidids (except *Pseudobothriolepis* which includes one species from *Neomys* and one from *Sorex*) are specific to this host genus. Among the

mammalian hymenolepidids only those parasitic in *Neomys* are known to use crustacean intermediate hosts. The morphological peculiarities of *Neomylepis* are enough discriminative to differentiate it from other hymenolepidid genera. However, even taking into account only the life cycle and larval morphology of *Neomylepis*, it is obvious that this cestode cannot be included into *Vampirolepis* or *Rodentolepis* despite the certain similarity of adult tapeworms. This case is a good example of the existing controversy between the needs of practical taxonomic work and the needs of systematics. The taxonomy needs the "convenient" system facilitating easy determination of taxa. It cannot use such characters as the life cycle pattern or larval morphology, because specialists usually deal only with the adult worms, frequently with incomplete strobilae. Contrary to this, the aim of systematics is the "natural" system of organisms. It should take into consideration all possible characters of evolutionary and phylogenetic importance, not only morphology of an adult stage.

Looking at the system of hymenolepidid cestodes from these positions, we can see that some genera still include cestodes, which differ one from another by important characters and should be seriously re-examined to improve the system of this group of tapeworms.

#### Acknowledgments

The author thanks to Dr. Claude Vaucher (the Museum of Natural History, Geneva, Switzerland) for lending the type material for examination, Dr. Bibigul Zhumabekova (Pavlodar University, Kazakhstan) for providing the material from Kazakhstan, and Alexander Fedorchenco (Institute of Zoology, Kiev, Ukraine) for the help with field collecting of the material in the Danube delta. This study was supported by grant N 5.4/279 from the Ministry of Science of Ukraine and grant N U55200 from the International Science Foundation.

- Baer J.-G. Helminthes nouveaux parasites de la Musaraigne d'eau *Neomys fodiens* Pall. (Note préliminaire) // Actes Soc. Helv. Sci. Nat. — 1931. — 112. — P. 338—340.
- Baer J.-G. Contribution à la Faune helminthologique de Suisse (Deuxieme partie) // Revue Suisse de Zoologie. — 1932. — 39. — P. 1—56.
- Czapliński B., Vaucher C. Family Hymenolepididae Ariola, 1899 // Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates / L. F. Khalil, A. Jones & R. A. Bray). — CAB International, University Press: Cambridge, 1994. — P. 595—663.
- Euzet L., Jourdane J. Helminthes parasites des Micromammifères des Pyrénées — Orientales I. Cestodes de *Neomys fodiens* (Schreber) // Bull Soc. neuchâtel., Sci.nat. — 1968. — 91. — P. 31—42.
- Genov T. Helminths of insectivorous and rodents in Bulgaria. — Sofia: Publishing House of BAS, 1984. — 348 p. (in Bulgarian)
- Mituch J. Beitrag zur Erkenntnis der Helminthenfauna der Gattung *Neomys* (Insectivora) in der Slowakei // Studia Helminth. — 1964. — 1. — P. 83—100.
- Prokopič J. Helminthologische Forschung an Insectenfressern der Gattung *Neomys* // Acta Soc. Zool. Bohem. — 1957. — 11. — S. 44—64.
- Prokopič J., Dimitrova E., Genov T., Karapchanski I. Cysticercoids of Cestoda from insectivorous mammals in Bulgaria // Bull. Central. Helminthol. Lab., Bulgarian Acad. Sci. — 1970. — 14. — P. 173—184.
- Prokopič J., Matsaberidze G. Cestodes parasites new for the parasite fauna of Micromammalians from Georgia // Vest. Cs. spol. zool. — 1971. — 36. — P. 214—220.
- Prokopič J., Mauer Z. Nekteré poznatky o biologii teseemic z drobných savců // Zpravy Českoslov. Spol. Parazit. — 1969. — 9. — P. 22—30.
- Sawada I. Hymenolepis magnirostellata sp. nov. (Cestoda: Hymenolepididae), with Records of the Known Cestodes from the Shrews of Hokkaido // Jap. J. Parasit. — 1992. — 41. — P. 283—286.
- Schmidt G. D. Handbook of Tapeworms Identification. — Boca Raton, Florida: CRC Press, 1986. — 675 p.
- Soltys A. Helminthofauna of Soricidae in the Białowieża National Park // Acta Parasit. Polon. — 1954. — 1. — P. 353—402.
- Spasskii A. I. Classification of hymenolepidids of mammals // Trudy Gel'mintologicheskoy Laboratori. — 1954. — 7. — P. 120—167 (in Russian).
- Tkach V. V. First report on the helminths of insectivores from the Danube delta // Analele Stiintifice ale Institutului Delta Dunarii. — 1993. — 2. — P. 197—201.
- Tkach V. V., Zhumabekova B. K. On the helminths fauna of shrews in South-Eastern Kazakhstan // Parasitology in Ukraine: Yesterday, Today and Tomorrow. Proceedings of the Anniversary Conference of the Ukrainian Society of Parasitologists. — Kiev, 1996. — P. 101—110 (in Russian).
- Vaucher C. Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe. Etude anatomique, revision taxonomique et biologie // Revue Suisse de Zoologie. — 1971. — 78. — P. 1—113.
- Vaucher C. Revision of the genus *Vampirolepis* Spasskij, 1954 (Cestoda: Hymenolepididae) // Mem. Inst. Oswaldo Cruz. — 1992. — 87, Suppl. I. — P. 299—304.
- Yamaguti S. Systema Helminthum. Volume II. The Cestodes of Vertebrates. — New-York — London: Interscience publishers, 1959. — 860 p.

УДК 595.782(571.6)

## ГОРНОСТАЕВАЯ МОЛЬ *YPONOMEUTA BIPUNCTELLUS* (LEPIDOPTERA, YPONOMEUTIDAE) — НОВЫЙ ДЛЯ ФАУНЫ РОССИИ ВИД

З. С. Гершензон

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

Получено 27 октября 1997

Горностаевая моль *Yponomeuta bipunctellus* (Lepidoptera, Yponomeutidae) — новый для фауны России вид. Гершензон З. С. — Приведены новые данные диагностических признаков и трофических связей *Yponomeuta bipunctellus* Mats., ранее известного только из Японии, и впервые найденного в России. Даны сравнительная морфологическая характеристика этого восточно-палеарктического вида с европейским *Y. plumbellus* (Den. et Schiff.).

Ключевые слова: Lepidoptera, Yponomeutidae, *Yponomeuta*, Россия, Япония.

*Yponomeuta bipunctellus* (Lepidoptera, Yponomeutidae), a Moth Species Newly Recorded from Far East Russia. Gershenson Z. S. — New data concerning diagnostic characters and trophical connections of *Yponomeuta bipunctellus* Mats. are given. This moth previously known from Japan, is newly recorded in Far East Russia. A comparative morphological characteristic of this eastern Palaearctic species and of *Y. plumbellus* (Den. et Schiff.) is represented.

Key words: Lepidoptera, Yponomeutidae, *Yponomeuta*, Russia, Japan.

### *Yponomeuta bipunctellus* Matsumura, 1931

Материал: 4 ♂, 2 ♀, Россия: Приморский край, окр. г. Владивостока, Сад-Город, 17–24.07.1992 (е. л. на *Celastrus flagellaris* Rupr.) (Беляев, Пономаренко) (колл. Зоомузея Амстердамского университета, Нидерланды (Zoölogisch Museum, Universiteit von Amsterdam); 2 ♂, ♀, там же, 18 и 22.07.1992 (е. л. на *Celastrus flagellaris* Rupr.) (Беляев, Пономаренко) (колл. Зоологического ин-та РАН, С.-Петербург); ♀, Япония: Хонсю, Осака, 14.06.1964 (е. л. на *Euonymus fortunei* Hand.-Maz. var. *radicans* Rehd.) (С. Мориути) (колл. Зоомузея Амстердамского университета, Нидерланды).

Бабочка. Размах передних крыльев 13–18 мм. Голова и грудь белые, беловато-серые или серебристо-серые. Экземпляры с белой или беловато-серой окраской этих структур имеют на голове 2 черные точки, на груди — 5 черных точек и по 2 черные точки на каждой тегуле. Экземпляры с серой головой и грудью имеют только 5 черных точек на груди. Передние крылья (рис. 1) беловато-серые или серебристо-серые, с рисунком, состоящим из 45–53 маленьких черных точек, образующих перед вершиной и вблизи середины крыла 3 расплывчатых черноватых пятна; бахромка беловато-серая. Задние крылья серые, несколько более светлые у основания; бахромка такая же, как у переднего крыла. Ноги беловато-серые с примесью темно-серых чешуек с внутренней стороны.

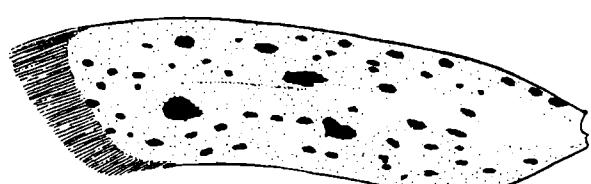
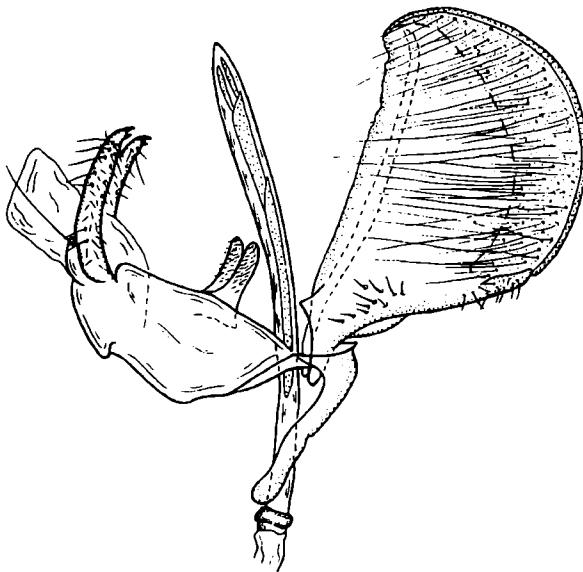
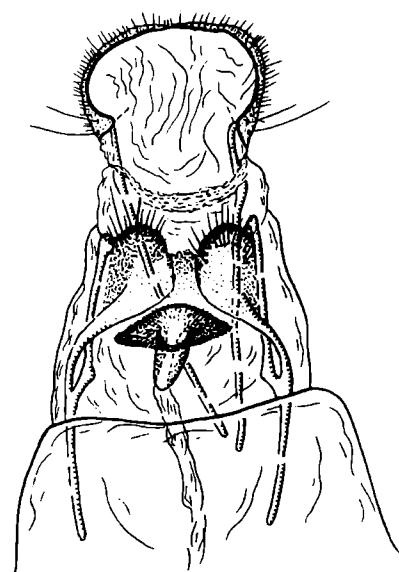


Рис. 1. Рисунок переднего крыла *Yponomeuta bipunctellus*.

Fig. 1. Forewing pattern of *Yponomeuta bipunctellus*.

Гениталии самца (рис. 2). Вальвы грушевидной формы. Саккулус узкий и превышает

Рис. 2. Гениталии самца *Y. bipunctellus*.Fig. 2. Male genitalia of *Y. bipunctellus*.Рис. 3. Гениталии самки *Y. bipunctellus*.Fig. 3. Female genitalia of *Y. bipunctellus*.

длину саккуса. Каждая соция с 2 коготками на конце, один из которых иногда очень маленький и имеет вид бугорка. Гнатос несколько удлинен. Саккус узкий, примерно вдвое короче вальвы, со вздутием на конце. Эдеагус длиннее вальвы.

Гениталии самки (рис. 3). Перепонка между анальными сосочками без зубчиков. Лопасти вагинальной пластиинки умеренно выпуклые. Задние апофизы почти равны или несколько длиннее передних. Спинная ветвь передних апофиз у основания расширена и короче общего ствола. Половой проток без склеротизации. Копулятивная сумка без сигны.

**Сравнительные замечания.** Сходен с распространенным в Европе и на Кавказе *Y. plumbellus* (Den. et Schiff.). Основные отличия по внешним признакам имаго следующие:

*Y. bipunctellus*

- Голова и грудь белые, беловато-серые или серебристо-серые. Иногда голова (если она белая или с примесью беловатых чешуек) с 2 черными точками.
- Рисунок передних крыльев состоит из 45–58 черных точек, включая 3 расплывчатые пятна. Вершина переднего крыла такого же цвета, как его фон.

*Y. plumbellus*

- Голова и грудь белые или свинцово-белые. Голова всегда без черных точек.
- Рисунок передних крыльев состоит из меньшего (обычно 25–36) количества черных точек и одного (реже 2) расплывчатого пятна. Вершина переднего крыла черная.

**Распространение.** Восточная Палеарктика: Россия (Приморский край), Япония.

**Биология.** Согласно сведениям С. Мориути (Moriuti, 1997), гусеницы рассматриваемого вида трофически связаны с бересклетом (*Euonymus*). На этикетках дальневосточных российских экземпляров как кормовое растение гусениц отмечен древогубец (*Celastrus*). Окукливание в конце мая–начале июня в белых коконах, одиночно расположенных в паутинистых гнездах. Лет бабочек в июне–июле. Развивается одно поколение в год. Для фауны России отмечен впервые.

**Гершензон З. С. Сем. Yponomeutidae — Горностаевые моли // Определитель насекомых Дальнего Востока России. — Владивосток: Дальнаука, 1997. — 5, ч. 1. — С. 440–452.**  
**Moriuti S. Fauna Japonica. Yponomeutidae s. lat. (Insecta: Lepidoptera). — Tokyo: Keigaku Publishing Co., 1977. — 327 p.**

УДК 598.812 + 519.526

## ОСОБЕННОСТИ ДЕМОГРАФИИ *RIPARIA RIPARIA* (PASSERIFORMES, HIRUNDINIDAE) НА ЮГЕ УКРАИНЫ

Р. Н. Черничко

*Межведомственная Азово-Черноморская орнитологическая станция НАН МО Украины, ул. Ленина, 20,  
332312 Мелитополь, Украина*

Получено 9 марта 1998

**Особенности демографии *Riparia riparia* (Passeriformes, Hirundinidae) на юге Украины.** Черничко Р. Н. — Демографические аспекты биологии птиц изучались на примере береговой ласточки. Основной метод исследований — массовое кольцевание и цветное мечение птиц. Возраст первого размножения птиц близок к одному году, самки начинают размножаться в возрасте 352 дней ( $n=20$ ), самцы — 362 дней ( $n=77$ ), т. е. на 10 дней позже (разница достоверна при  $t=2,112$ ,  $p=0,048$ ). Береговые ласточки не являются строгими моногамами в период спаривания, но после завершения откладки яиц полигамные реакции прекращаются. Брачные пары непостоянны из года в год, не сохраняются они и во время повторного гнездования в течение одного сезона. Повторные кладки после нормального завершения первых не зарегистрированы. Вид характеризуется незначительным количеством холостых птиц в популяции. Смертность самцов меньше, нежели самок. Смертность птиц в первый год жизни значительно выше, чем у птиц старшего возраста, что совпадает с точкой зрения других исследователей. Средняя продолжительность жизни самок 0,85 года, самцов — 1,17, что значительно ниже показателей, полученных другими авторами. Максимальная продолжительность жизни — более 7 лет.

**Ключевые слова:** *Riparia riparia*, демография, юг Украины.

**Peculiarities of the Demography of Sand Martin *Riparia riparia* (Passeriformes, Hirundinidae) on the South of Ukraine.** Chernichko R. N. — The demography aspects of bird biology were studied on the example of Sand Martin *Riparia riparia*. Total ringing of birds was the main method of our research. The age of the first reproduction is nearly one year. The females start to breed at the age of 352 days ( $n=20$ ), the males — 362 days ( $n=77$ ), i. e. on 10 days later (the difference is reliable when  $t=2,112$ ,  $p=0,048$ ). Sand Martins are not strict monogamous during the mating period, but polygamous reactions are ceasing after finishing of eggs laying. Matrimonial pairs are inconstant from year to year and don't remain when breeding is repeated during one season. The second clutches after the normal finishing of the first ones are not registered. A little part of single birds is usual for population of the species. The mortality of males is lower than in females. The mortality of the first-year birds is much higher than that of the old birds. It coincides with the opinion of the other specialists. The average duration of females' life is 0,85 of a year, and males' one — 1,17, that is considerably lower of the indexes which were got by other authors. The maximum life duration is no less than 7 years.

**Key words:** *Riparia riparia*, demography, the south of Ukraine.

### Введение

Береговая ласточка оказалась удобным объектом для изучения демографических аспектов биологии птиц. Вид легко обнаруживается и определяется в природе и является одним из наиболее массовых представителей среди воробыхных птиц. Для него разработаны эффективные методы массового отлова. Самцы и самки в гнездовой период хорошо различаются. Отдельным вопросом демографии береговой ласточки уделяли много внимания зарубежные исследователи (Harwood, Harrison, 1977; Mead, 1979; Loske, 1989), имеются некоторые данные для популяции на р. Ока (Шеварева, Сапетин, 1959, 1962). Настоящее исследование посвящено демографии вида на юге Украины, где этот вопрос ранее не изучался. В работе не рассматривается такой демографический параметр, как продуктивность вида и зависимость его от различных факторов — этому вопросу посвящена отдельная публикация (Черничко, 1990).

## Материал и методика

Изучение вида проводилось на обширной территории вдоль всего украинского побережья Черного и Азовского морей. Основой для расчетов смертности и продолжительности жизни послужили многолетнее кольцевание и повторные отловы птиц на контрольной территории — участке р. Южный Буг (Николаевская обл., Первомайский р-н, близ с. Мигеи) протяженностью около 6 км, где в разные годы насчитывалось от 1 до 6 гнездовых колоний вида (табл. 1). Для анализа использовались не реальные цифры повторных отловов ранее окольцованных птиц, а перерасчетные на 100%-ный отлов, т. к. обычно соотношение самцов и самок в отловах неодинаково, кроме того процент отлова птиц в различные годы разный. Анализ произведен по 5236 окольцованным птицам, из которых 456 отлавливались повторно в различные годы. Молодые птицы кольцевались в момент первого вылета из гнезда, а взрослые — в период насиживания и кормления птенцов. У молодых птиц пол не определялся, а у взрослых птиц определялся по наличию наследного пятна у самок и клоакального выступа у самцов. Возраст птиц определяли с различной степенью точности (в зависимости от того, в каком возрасте были впервые отловлены птицы) на основании кольцевания и повторных отловов в последующие годы. Результаты кольцевания и повторных отловов представлены в таблицах смертности (табл. 2—4).

Средняя ежегодная смертность ( $m$ ), ошибка расчетов смертности  $\delta$ , смертность особей каждого возраста ( $m_x$ ) и средняя ожидаемая продолжительность дальнейшей жизни ( $e_x$ ) определялись по формулам (Lack, 1954; Haldane, 1955; Ricklefs, 1973; Паевский, 1985):

$$m_x = \frac{d_x}{l_x}; \quad m = \frac{\sum d_x}{\sum x d_x}; \quad \delta = m \sqrt{\frac{1-m}{\sum d_x}}; \quad e_x = \frac{\sum l_x}{l_x} - 0,5;$$

где  $l_x$  — количество живых особей возраста  $x$ ,  $d_x$  — количество погибших особей возраста  $x$ . Обычно при оценке смертности птиц (Lack, 1954; Паевский, 1985) принимается допущение, что все выжившие птицы возвращаются на территорию прежнего гнездования. Смертность представляет собой разницу между количеством птиц, гнездившихся на данной территории в предыдущем году, и долей их, вернувшейся для гнездования в последующем. Для береговой ласточки, как и для большинства других видов, такое допущение явно невозможно, так как кольцеванием доказано, что некоторая часть птиц расселяется на следующий год для гнездования на другие территории (Юрчук, 1986). Мы не можем определить, какая часть из невернувшихся птиц погибла, а какая переселилась, поэтому в вычислениях фактически будет идти речь не о смертности, а о "невозврате". Для удобства изложения назовем эти параметры привычными названиями, тем более, что и другие авторы, исследовавшие демографию вида, придерживались такого же толкования термина. Это позволяет не только использовать его, но и сравнивать показатели для различных популяций (Hagwood, Garrison, 1977; Mead, 1979; Loske, 1989).

**Таблица 1. Исходные данные для анализа смертности**

**Table 1. Initial data for analysis of mortality**

Год	Численность, пар	Помеченные птицы, п		Количество возвратов по годам					
				1979	1980	1981	1982	1983	
1978	585	ad	♀	69	6(30)*	12(15)	2(4)	2(4)	2(4)
			♂	35	2(14)	4(9)	1(3)		
		juv	♀ + ♂	115	2(9)	3(4)	1(7)	2(4)	2(4)
					1(7)	2(4)			
1979	630	ad	♀	148	27(34)	13(29)	4(8)	4(11)	1(3)
			♂	88		11(24)	5(16)		
		juv	♀ + ♂	295	4(5)	2(4)	1(2)	1(3)	1(3)
					3(7)	1(3)	1(3)		
1980	1036	ad	♀	814	83(105)	36(72)	4(7)	3(9)	3(9)
			♂	478		33(106)	26(70)		
		juv	♀ + ♂	278	6(8)	5(10)	1(3)	1(3)	1(3)
					10(32)	1(3)			
1981	1463	ad	♀	671	45(90)	8(16)	8(15)	6(18)	6(18)
			♂	456		33(89)	13(35)		
		juv	♀ + ♂	953	8(16)	1(2)	2(6)	2(6)	2(6)
					13(35)	1(2)			
1982	1034	ad	♀	223	12(22)	4(12)	4(12)	2(4)	2(4)
			♂	387		12(22)			
		juv	♀ + ♂	226					

Примечание: ad — взрослые птицы; juv — молодые птицы; \* — в скобках указаны цифры в пересчете на 100%-ный отлов.

**Таблица 2. Смертность самок береговой ласточки (по Lack, 1954)****Table 2. Female mortality of Sand Martin (according to Lack, 1954)**

x	1978–1982				1979–1982				1980–1983			
	$l_x$	$d_x$	$m_x$	$e_x$	$l_x$	$d_x$	$m_x$	$e_x$	$l_x$	$d_x$	$m_x$	$e_x$
1	69	39	0,56	1,27	148	114	0,77	0,98	814	709	0,87	0,73
2	30	15	0,50	1,27	34	5	0,14	1,59	105	33	0,31	1,25
3	15	11	0,73	1,03	29	21	0,72	0,76	72	65	0,90	0,60
4	4	0		1,50	8				7			
5	4											
m		0,63				0,75				0,83		
m ср.						0,74						
δ		0,047				0,038				0,012		
δ ср.						0,032						

В таблицах смертности береговой ласточки (табл. 2, 3, 4) представлены все расчетные материалы основных демографических показателей за разные временные промежутки, а затем выведены средние показатели. Это позволяет максимально использовать первичный материал по отловам и кольцеванию птиц. Самые точные данные о выживаемости и смертности получены на особях, помеченных в птенцовом возрасте, так как при этом исключается ошибка в его определении (табл. 4). Однако общее число возвратов от птиц, окольцованных в птенцовом возрасте, значительно ниже, чем от птиц, окольцованных взрослыми, поэтому расчетах использованы и сведения о птицах, при кольцевании которых точный возраст был не известен (табл. 2, 3). Возрастная структура популяции рассчитана исходя из величин  $l_x$ .

### Результаты и обсуждение

**Возраст первого размножения.** Для береговой ласточки возраст первого размножения близок к 1 году. Нам удалось установить точные даты рождения и гнездования в последующем году для 77 особей (20 ♀ и 57 ♂). Анализ показал, что самки впервые приступают к гнездованию в возрасте 321—372 дней (ср=352), ♂ самцы в возрасте 327—389 дней (ср=362). Т. е. самки приступают к размножению в более раннем возрасте (в среднем на 10 дней, разница достоверна при  $t=2,112$ ,  $p=0,048$ ).

**Брачные системы.** Наблюдения за поведением меченых птиц из одной пары показали, что береговые ласточки не являются строгими моногамами. В период гнездостроения и откладки яиц роль самца сводится к тому, что он охраняет гнездо, но при этом стремится спариваться (и спаривается) не только со своей самкой, но и с другими. Самка также не защищена от сексуальных посягательств других самцов. Мы наблюдали, как в то время, пока самец занимался охраной норы, его самку преследовали 3—5 самцов, часто преследования завершались копуляцией. Существует мнение, что только копуляция с несколькими самцами гарантирует оплодотворяемость яиц у береговой ласточки (Beecher,

**Таблица 3. Смертность самцов береговой ласточки (по Lack, 1954)****Table 3. Male mortality of Sand Martin (according to Lack, 1954)**

x	1978–1981				1979–1983				1980–1983			
	$l_x$	$d_x$	$m_x$	$e_x$	$l_x$	$d_x$	$m_x$	$e_x$	$l_x$	$d_x$	$m_x$	$e_x$
1	35	27	0,8	1,24	88	64	0,72	1,11	478	372	0,77	0,89
2	14	5	0,4	1,36	24	8	0,33	1,75	106	36	0,33	1,25
3	9	6	0,7	0,83	16	4	0,25	1,36	70	61	0,87	0,63
4	3	0			11	8	0,72	0,77	9			
5					3							
m		0,69				0,67				0,75		
m ср.						0,60						
δ		0,062				0,041				0,017		
δ ср.						0,04						

Beecher, 1979; Kuhnen, 1985; Loske, 1989). После завершения откладки яиц полигамные поведенческие реакции прекращались, в дальнейшем и самец, и самка были тесно привязаны к своему гнезду.

**Возрастной состав брачных пар.** У береговой ласточки, как и у всех мелких воробьиных птиц, при высоком уровне среднегодовой смертности (табл. 2–4) возможности для выбора партнера определенного возраста сведены к нулю. Нам удалось установить возрастной состав брачных пар лишь в 3 случаях (2 пары — одновозрастные партнеры, у одной пары самец старше самки не менее чем на 1 год), что не позволяет говорить о каких-либо закономерностях, хотя существует мнение, что для воробьиных можно отметить тенденцию к образованию брачных пар из одновозрастных партнеров (Паевский, 1985).

**Степень постоянства брачных пар, наличие вторых кладок.** Не зарегистрировано ни одного случая сохранения пары на следующий год, что вполне закономерно, так как при достаточно высокой среднегодовой смертности вероятность выживания обоих членов гнездовой пары невероятно низка. Тем не менее имеются данные о сохранении состава пар даже у мелких воробьиных, например, у трех видов синиц в ФРГ (Winkel, Winkel, 1980), домового воробья (Фетисов, 1981). Мы полагаем, что в этих случаях, когда речь идет о неколониальных видах, в большей степени наблюдается верность не партнеру, а месту гнездования, где в предыдущем году был проведен удачный репродуктивный сезон. Береговая ласточка, как социальный вид, сохраняет, в данном случае, верность колонии, а не партнеру.

Пары не сохраняются и в течение одного сезона размножения после неудачной первой попытки гнездования. Повторное гнездование отмечено иногда в той же норе, но всегда со сменой партнера. В тех частях ареала, где зарегистрировано 2 нормальные кладки в году (например, в Великобритании), образование новых брачных пар происходит еще до окончания выкармливания первого выводка: самцы продолжают кормить молодых птиц, а самки начинают гнездование с другими партнерами (Cowley, 1983; Loske, 1989).

Все данные отловов птиц в регионе подтверждают в норме наличие только одного цикла размножения в году.

**Доля неразмножающихся особей.** Определить присутствие и долю неразмножающихся птиц в популяции чрезвычайно сложно. Можно предположить, что холостые птицы находятся в колонии и занимают, например, старые норы. Но среди отлавливаемых в колониях птиц в период размножения никогда не встречались особи с неразвитыми вторичными половыми признаками (наседные пятна у самок и характерно увеличенные клоакальные выступы у самцов). Предположение, что холостующие птицы могут ночевать в других обособленных местах, также не подтвердилось: во время размножения ни разу нефиксировались сколько-нибудь заметные скопления птиц в обычных местах концентрации их, например, в тростниковых зарослях. Обычно основными причинами, определяющими наличие и размер популяционного резерва, называют пищевой и территориальный факторы (Паевский, 1985). Для изучаемого вида это неактуально, во всяком случае, на юге Украины. Вышеизложенное дает нам право предположить, что для береговой ласточки характерна незначительная доля или отсутствие холостых птиц в популяции, что вполне объяснимо высокой смертностью, небольшой продолжительностью жизни и быстротой полового созревания, к аналогичному выводу пришли и другие исследователи (Kuhnen, 1978).

**Смертность.** Таблица 4 характеризует смертность птиц известного возраста, из нее видно, что удельная смертность в 1-й год жизни колеблется от 0,86 до 0,96 (ср.=0,89) и значительно выше, чем у птиц старше 1 года, что характерно для большинства видов птиц (Lack, 1954; Farner, 1955; Ricklefs, 1973). На 2-м

Таблица 4. Смертность птиц известного возраста (по Lack, 1954)

Table 4. Mortality of the birds with known age (according to Lack, 1954)

x	1978–1980				1979–1982				1980–1983			
	$l_x$	$d_x$	$m_x$	$e_x$	$l_x$	$d_x$	$m_x$	$e_x$	$l_x$	$d_x$	$m_x$	$e_x$
1	115	99	0,86	0,57	295	283	0,96	0,58	278	238	0,86	0,70
2	16	8	0,50	1,00	12	5	0,42	1,50	40	27	0,66	0,90
3	8				7	2	0,29	1,21	13	10	0,77	0,73
4					5				3			
m			0,93				0,97				0,85	
m сп.							0,92					
δ			0,075				0,010				0,020	
δ сп.							0,03					

году жизни удельная смертность падает до 0,42–0,66 (ср. = 0,53), а на 3-м году — колеблется от 0,29 до 0,77. Для птиц, окольцованных взрослыми, этот показатель варьировал в значительных пределах (табл. 2–3), но в среднем для самок составил 0,75 (табл. 2), а для самцов 0,60 (табл. 3). Более низкий показатель "невозврата" у самцов может демонстрировать как более высокий уровень территориального консерватизма, так и действие механизма, препятствующего инбридингу. Обобщая сказанное, можно наметить 3 тенденции: 1) смертность самок несколько выше, чем самцов; 2) смертность не зависит от величины гнездовой колонии в предыдущем году; 3) смертность птиц, окольцованных взрослыми, ниже, чем птиц на 1-м году жизни, однако все эти тенденции статистически недостоверны.

Продолжительность жизни. Результаты вычисления средней ожидаемой продолжительности жизни береговой ласточки представлены в таблицах 2–4. Тенденция, которая здесь прослеживается, следующая. Средняя ожидаемая продолжительность жизни на 1-м году незначительна, она не превышает 1 года. Птицы, преодолевшие этот возрастной барьер, имеют значительно больше шансов дожить до 2 лет, по достижении этого возраста показатель  $e_x$  вновь резко снижается. В результате основное репродуктивное ядро популяции составляют птицы 1-го года жизни.

Общая средняя продолжительность жизни для птиц разных когорт, вычисленная по формуле (Lack, 1954):

$$e_x = \frac{2-m}{2m},$$

оказалась для самок — 0,85, а для самцов — 1,17. Показатели продолжительности жизни птиц в изученной нами группировке оказались значительно ниже тех, которые получили другие авторы при изучении этого вопроса (см. табл. 5).

**Возрастная структура.** Возрастная структура группировки расчитана исходя из величин  $l_x$  (табл. 4).

В период от весеннего прилета до вылупления птенцов большую часть группировки составили годовалые птицы — 83–92% (в среднем — 86%), т. е. птицы, впервые участвующие в размножении. Птицы от 2 до 3 лет составили 4–12% (в среднем — 9%), от 3 до 4 лет — 2–5% (в среднем — 4%), от 4 до 5 лет — 1–2% (в среднем — 1%).

Таблица 5. Смертность и продолжительность жизни у птиц из различных популяций

Table 5. Mortality and average life duration of birds from different populations

Смертность		Автор
ad	juv	$e_x$
56	80	1,6
56	64	1,6
60	80	—
65	77	—
60–67	75–80	1,5
60–75	89	1,1
		Наши данные

Максимальный возраст птиц, установленный нами на основе кольцевания, составил не менее 7 лет (птица была окольцована взрослой), однако до такого возраста доживают лишь единичные особи, поэтому для решения задач популяционной стратегии эти птицы особого значения не имеют.

## Выводы

Исследования биометрических показателей популяции береговой ласточки на юге Украины показали, что для вида характерна высокая степень смертности (60–74%), особенно на 1-м году жизни (89%) и низкая средняя продолжительность жизни птиц (0,85 года для самок и 1,17 года для самцов). Сохранение высокой численности вида на указанной территории обеспечивается следующей демографической стратегией:

1. Возраст первого размножения менее 1 года: 352 дня у самок и 362 дня у самцов.
2. Основу репродуктивного ядра популяции (86%) составляют птицы первого года жизни.
3. Популяционный резерв отсутствует или очень незначительный.
4. Имеет место частичная полигамия на стадии оплодотворения самок.
5. Отсутствуют строгие закономерности в возрастном составе брачных пар и привязанность птиц в паре.
6. Значительная доля птиц повторно приступает к гнездованию при неудачном первом.

Все это обеспечивает максимальное участие всех выживших особей популяции в процессе воспроизведения вида.

- Дольник В. Р., Виноградова Н. В., Гаврилов В. М., Дольник Т. В. и др. Популяционная экология зяблика. — Л.: Наука, 1982. — С. 302. — (Тр. Зоол. Ин-та АН СССР; Т. 90).
- Паевский В. А. Демография птиц // Л.: Наука, 1985. — С. 285. — (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 125).
- Фетисов С. А. О степени постоянства брачных пар у полевого воробья: Тез. докл. 10-й Прибалт. орнитол. конф. — Рига, 1981. — Т. 2. — С. 192–194.
- Черничко Р. Н. Зависимость успешности размножения береговой ласточки от некоторых характеристик колоний // Соврем. пробл. изучения колониальности у птиц: Мат. 2-го совещ. по теорет. аспектам колониальности у птиц. — Симферополь; Мелитополь, 1990. — С. 109–112.
- Черничко Р. Н., Черничко И. И., Гавриль Г. Г., Гармаш Б. А. и др. Размещение и численность береговой ласточки на некоторых территориях степной зоны Украины // Беркут. — 1996. — 5, вып. 1. — С. 44–53.
- Шеварева Т. П., Сапетин Я. В. К методике определения возрастного состава и численности популяций птиц путем кольцевания: Тез. докл. второй всесоюз. орнитол. конф. — М., 1959. — Ч. 2. — С. 110–111.
- Шеварева Т. П., Сапетин Я. В. Состав популяции береговой ласточки на р. Оке по данным кольцевания // Тр. Окск. гос. запов. — 1962. — Вып. 4. — С. 337–348.
- Юрчук Р. Н. К вопросу о территориальных связях береговой ласточки в северо-западном Причерноморье // Тр. 1-го съезда Всесоюз. орнитол. об-ва, 9 Всесоюз. орнитол. конф. — Л., 1986. — Ч. 2. — С. 359–360.
- Beecher M. D., Beecher I. M. Sociobiology of bank swallows reproductive strategy of the male // Science. — 1979. — 205, N 4412. — P. 1282–1285.
- Cowley E. Multi-brooding and mate infidelity in the sand martin // Bird Study. — 1983. — 30, N 1. — P. 1–7.
- Farner D. S. Birdbanding in the study of population dynamics// Recent Studies in Avian Biology. — Illinois; Urbana, 1955. — P. 397–449.
- Haldane J. B. S. The calculation of mortality rates from ringing data // Acta XI Congr. Int. Ornithol. Basel. Stuttgart. — 1955. — P. 454–458.
- Harwood J., Harrison J. A study of an expanding Sand Martin colony // Bird Study. — 1977. — 24, N 1. — P. 47–57.
- Kuhnen K. Zur Paarbildung der Uferschwalbe (*Riparia riparia*) // J. Ornithol. — 1985. — 126, N 1. — P. 1–13.
- Lack D. The natural regulation of animal numbers. — London. — 1954. — P. 343.
- Loske K.-H. Biologie der Uferschwalbe (*Riparia riparia*) // Die Volier. — 1989. — 12, Heft 4. — S. 116–119.
- Mead C. J. Mortality and causes of death in British sand martins // Bird Study. — 1979. — 26, N 2. — P. 107–112.
- Ricklefs R. E. Fecundity, mortality and avian demography // Breeding biology of birds. — Washington, 1973. — P. 366–447.
- Winkel W., Winkel D. Zum Paarzusammenhalt bei Kohl-, Blau und Tannenmeise (*Parus major*, *P. caeruleus* und *P. ater*) // Vogelwarte. — 1980. — 30, N 4. — P. 325–333.

## СПРАВОЧНИКИ ПО ФЕРОМОНАМ

Институт экологии и Вильнюсский педагогический университет издали в 1997 г. две книги профессора Скиркявичюса:

Skirkevicius A. Pheromones: reference book. — Vilnius, Institute of Ecology, Vilnius Pedagogical University. — 1997. — 519 p.

Skirkevicius A. English-Lithuanian-Russian Pheromone dictionary. — Vilnius, Institute of Ecology, Vilnius Pedagogical University. — 1997. — 156 p.

Обе книги имеют также параллельные титулы по-литовски и по-русски. Их русские названия звучат как:

Скиркявичюс А. Феромоны: справочник. — Вильнюс, 1997. — 519 с.

Скиркявичюс А. Английско-литовско-русский словарь феромонов. — Вильнюс, 1997. — 156 с.

Напомним, что феромонами называются биологически активные вещества, с помощью которых живые существа передают жизненно важную информацию особям своего вида. Хотя феноменологические описания и опыты с феромонами продолжаются уже два века, химическая идентификация первого феромона была выполнена всего 40 лет назад. С тех пор эта отрасль, пограничная между органической химией и этологией, продуктивно развивается. Интерес к ней подогревается практическим использованием феромонов для защиты растений, в учетных и истребительных ловушках. Поэтому больше всего исследований выполнено на насекомых, однако специалисты по другим классам животных и даже грибов, и водорослей, также могут почерпнуть в справочнике полезные для себя сведения.

Автор обеих книг — всемирно известный исследователь феромонной коммуникации у насекомых, заведующий отделом экологической физиологии и этологии Института экологии в Вильнюсе, лауреат Государственной премии СССР в области науки и техники 1987 г. Его собственные экспериментальные работы были выполнены на нескольких видах чешуекрылых и на медоносной пчелы. А. Скиркявичюс подготовил несколько талантливых учеников, продолжающих работать в той же области. Известна его монография на русском языке "Феромонная коммуникация насекомых". А. Скиркявичюсу удалось почти бесперебойно издавать периодический сборник статей "Feromonai" ("Феромоны").

Оба издания не требуют от читателя знаний полиглotta. Справочник по феромонам состоит из списка латинских названий растений и животных (в таксономическом порядке), химических названий феромонов и ссылок на публикации. Всего в справочнике указано свыше 1900 видов, большинство, конечно, принадлежит насекомым (1500 видов), второе место по изученности занимают млекопитающие (132 вида). Но удалось собрать сведения и о феромонах у водорослей, грибов, trematod, нематод, паукообразных, моллюсков, иглокожих, круглоротых, рыб, амфибий, даже птиц. Не все эти объекты изучены с исчерпывающей полнотой, для многих известен всего лишь факт существования феромонной коммуникации. Однако, для пчелы приводится внушительный список феромонов разного назначения из 132 веществ, для черного хорька — из 22. Жалко, что в список приматов не попал человек, феромоны которого выделены и идентифицированы.

Пользоваться справочником удобно, так как он содержит, кроме указанной систематической таблицы, указатели латинских названий, авторов публикаций, химических веществ. Внушительный список литературы содержит около 900 источников. Своевобразным приложением к справочнику является трехязычный словарь терминов и химических названий, содержащий свыше 800 статей.

Оба издания будут хорошим подспорьем для специалистов-энтомологов прежде всего, но и для териологов, этологов, даже для ботаников. Каждая серьезная научная библиотека должна иметь такой справочник и словарь. Книги можно заказать по адресу:

Лаборатория хеморецепции, Институт экологии, Академиес 2, 2600 Вильнюс, Литва.

Вероятно, научные учреждения и ученые СНГ могли бы получить эти издания в порядке обмена.

Л. Францевич

## РЕФЕРАТИ ОПУБЛІКОВАНИХ СТАТТЕЙ

**Замітки з анатомії деяких тропічних видів *Sphaerium* s. l. (Mollusca, Bivalvia) та ревізія їх таксономічного статусу.** Корнюшин О. В. — Вивчено анатомію 6 видів тропічних сферід. Ознаки нефридіїв (відносно невеликий вивідний мішок та довга воронка нефростома) показують належність цих видів до роду *Musculium*. Виявлено також гетерогенність ознак сифональної мускулатури: африканські види *M. hartmanni* (Jickeli) та *M. stuhlmanni* (Martens) мають найсильніші верхні ретрактори і подібні в цьому до північноамериканського *M. transversum* (Say). Південноамериканські *M. aequatoriale* (Clessin) та *M. forbesi* (Philippi) і особливо ендеміки озера Тітіака *M. lauricochae* (Philippi) та *M. titicacense* (Pilsbry), характеризуються редукцією згаданих ретракторів, виявляючи подібність до австралійських видів *Sphaerina*. Поки що неясно, чи є ця схожість сінапоморфією або паралелізмом. Запропоновано нову підродову назву *Afromusculium* замість преокупованого *Pseudopisidium* Korniushin 1995, з типовим видом *Pisidium incomitatum* Kuiper, 1966 з Південної Африки. Припускається, що рід *Musculium* характеризується космополітичним розповсюдженням, в той час як ареал *Sphaerium* s. str. обмежений Голарктикою.

**Ключові слова:** *Sphaeriidae*, *Musculium*, анатомія, тропічна Африка, Південна Америка.

**До вивчення акаридних кліщів роду *Schwiebea* (Acariformes, Acaridae) Далекого Сходу з зауваженнями щодо систематики роду.** Клімов П. Б. — Для 5 видів роду *Schwiebea*, Oudemans, 1916 (Acariformes, Acaridae) з Далекого Сходу вивчено дорослі стадії та гіпопуси. Описано новий вид *Schwiebea neomycolicha* Klimov, sp. n. з Приморського Краю (Росія). Встановлено нову синонімію: *Schwiebea* (=*Megniilletta*) Jacot, 1936, syn. n.; *Jacotietta* Fain, 1977, syn. n.; *Troupeauia* Zachvatkin, 1941; *Schwiebea nova* (Oudemans, 1906) (=*Schwiebea rossica* Zachvatkin, 1941). Запропоновано новий поділ роду *Schwiebea* на підроди *Schwiebea* (s. str.) та *Robinisca* Zachvatkin, 1941, stat. n. Вид *Robinisca mycolicha* (Oudemans, 1912) переміщене до роду *Schwiebea*. *S. (R.) armata* (Mahunka, 1979); comb. n. та *S. (R.) capitata* (Mahunka, 1979), comb. n. переміщені з роду *Caloglyphus* (=*Sancassania* Oudemans, 1916, part.). *S. piceae* Bugrov, 1990, comb. n.; *S. longibursata* Fain et Wauthy, 1979, comb. n.; *S. cera* Karg, 1987 comb. n. та *S. ruienensis* Fain et Wauthy, 1979, comb. n. переміщені з підроди *Jacotietta*; *S. (R.) tuzkoliensis* Bugrov, 1990, comb. n.; *S. (R.) sakhalinensis* Bugrov, 1990, comb. n.; *S. (R.) kuriensis* Bugrov, 1990, comb. n. та *S. (R.) danielopoli* Fain, 1982, comb. n. переміщені з підроду *Schwiebea*. Описано досі невідомі гіпопуси та гетероморфні самців *S. longibursata*. Останній вид вперше наведено до Південної Кореї. Вперше описано *bursa copulatrix* у *S. nova*. Наведено дані з біології видів *S. neomycolicha*, *S. nova* та *S. longibursata*.

**Ключові слова:** Acari, Acariformes, Acaridae; *Schwiebea neomycolicha*, новий вид; *Schwiebea*, *Robinisca*, *Troupeauia*, *Megniilletta*, *Jacotietta*, *Schwiebea nova*, *Schwiebea rossica*, синонімія; *Schwiebea longibursata*, гіпопуси, гетероморфні самці, Південна Корея, перша знахідка, Далекий Схід Росії.

**Особливості каріотипів у деяких видів родини Gekkonidae (Sauria, Reptilia).** Повідомлення 3. Рід *Tenuidactylus*. Маніло В. В. — Досліджено каріотипи 4 видів тонкопалих геконів роду *Tenuidactylus*. Їхні хромосомні формулі мають вигляд: *T. caspius*  $2n = 28M$  ( $4sT + 24A$ ) +  $14m$  ( $4v + 10a$ ) = 42, NF = 50; *T. fedtschenkoi*  $2n = 28M$  ( $14sT + 14A$ ) +  $14m$  ( $6v + 8a$ ) = 42, NF = 62; *T. l. microlepis*  $2n = 28M$  ( $6sT + 22A$ ) +  $14m$  ( $2v + 12a$ ) = 42, NF = 50; *T. turcmenicus*  $2n = 28M$  ( $14sT + 14A$ ) +  $14m$  ( $6v + 8a$ ) = 42, NF = 50. Показано, що каріологічні дані підтверджують вірність виділення *T. turcmenicus* у самостійний вид. Для роду незмінним є тільки дипloidне число  $2n = 42$ , а основне — змінюється від NF = 50 до NF = 62.

**Ключові слова:** Reptilia, Sauria, Gekkonidae, *Tenuidactylus*, каріотип, філогенія.

**Джерела трофіки і структурного самовідновлення хрящового покриву синовіальних суглобів у представників нижчих і вищих хребетних.** Мажуга П. М. — Розглянуто шляхи структурно-функціональної диференціації хондроцитів і особливості цитоархітектоніки суглобового хряща. Живлення клітин суглобового хряща здійснюється від судин підхрящової кістки. З боку суглобової поверхні відбувається деградація та елімінація хондроцитів і міжклітинної речовини. Фізіологічне самовідновлення суглобового хряща відбувається механізмами інтерстиціального росту завдяки проліферації хондроцитів в середній зоні.

**Ключові слова:** суглобовий хрящ, хондроцит, епіфіз, синовіальна рідина, інtramуральні кровоносні судини.

**Топографія та структура скupчення клітин, що містять пігмент, в печінці жаби озерної (*Rana ridibunda*).** Акуленко Н. М. — Розглянуто структуру, топографічне розміщення та склад скupчення клітин, що містять пігмент, в печінці жаби озерної. В скupченнях виявляються пігментні клітини, макрофаги, а також колагенові волокна і прошарки. Скупчення топографічно пов'язані з синусоїдами; міжклітинні порожнини не відокремлені від отворів синусоїдів. Зроблено висновок, що скupчення клітин, що містять пігмент, в печінці амфібій не тотожні меланомакрофагальним центрам риб, незважаючи на значну подібність.

**Ключові слова:** макрофаги, пігмент, печінка, амфібії.

**Морфологічні та шитохімічні особливості клітин білої крові у представників деяких видів холоднокровних хребетних.** Лобода О. І. — Вивчено морфологічні та цитохімічні особливості клітин білої крові — лімфоцитів, моноцитів, макрофагів і гранулоцитів у деяких представників різних класів холоднокровних хребетних — риб, амфібій та рептилій. Показано, що лімфоцити, моноцити і макрофаги подібні у всіх холоднокровних. Клітини ж гранулоцитарного ряду мають значні відмінності, які виявляються в їхній морфології (сегментованість ядер, величина, ультраструктурні особливості специфічних гранул) і цитохімічних показників.

**Ключові слова:** холоднокровні хребетні, лімфоцити, моноцити, макрофаги, гранулоцити.

**Зв'язок порового апарату стулок черепашки та відроєчастих клітин мантії молюсків надродини Pisidioidae (Bivalvia).** Чернишева А. О., Киричук Г. Е. — Для 10 видів молюсків надродини Pisidioidae гістологічним методом встановлено наявність цитоплазматичних виростів клітин зовнішнього епітеліального шару мантії, їх взаємозв'язок із стулками черепашок. Розглядаються морфофункциональні аспекти значення цих цитоплазматичних виростів.

**Ключові слова:** молюски, мантія, цитоплазматичні вирости мантії, залозисті клітини, септат.

**Деякі особливості еволюційних змін типів матки у ссавців.** Бірюков В. Г. — Визначено еволюцію типів матки, виявлено фактори, що її обумовлюють, встановлено біологічну закономірність переходу таксонів від одного типу матки до іншого. Виявлено комплекс таксономічної подібності та видової відмінності взаємозв'язку статевих органів та на морфофункциональному рівні доказано, що видове різноманіття структур шийки матки та статевого члена у ссавців є механізмом репродуктивної ізоляції. Доповнено та вдосконалено класифікацію типів маток ссавців.

**Ключові слова:** ссавці, репродукція, матка, еволюція.

**Географічна мінливість частоти стрічання особин з палатальною складкою молюсків роду *Brephulopsis* (Gastropoda, Buliminidae).** Крамаренко С. С. — Під час дослідження 139 локальних популяцій кримських наземних молюсків роду *Brephulopsis* було виявлено, що географічна мінливість частоти стрічання особин з палатальною складкою у популяціях *B. bidens* та *B. cylindrica* може бути зумовлена мутаційним процесом або міжвидовою гіbridизацією в області спільного поширення двох видів. Маючи на увазі високо контагіозне розподілення особин в популяціях та їх низьку локомоторну активність, можна припустити, що на частотне розповсюдження особин з палатальною складкою впливають також і стохастичні процеси (дрейф генів, ефект зачленника та ефект "пляшкової шийки").

**Ключові слова:** наземні молюски, *Brephulopsis*, палатальна складка, географічна мінливість, Крим, Україна.

**Дрібні ссавці (Mammalia: Insectivora, Rodentia) — мешканці скирт.** Наглов В. О., Ткач Г. Є. — На підставі більш ніж 40-річних обстежень чисельності дрібних ссавців в скиртах Степу та Лісостепу Харківщини визначені видова структура, яка містить в собі 15 видів, видидомінанти, особливості динаміки чисельності. Відзначенні велика схожість цих параметрів в скиртах Степу та Лісостепу. Їх відмінність полягає в збільшенні ролі заплавневих та лісових видів в скиртах лісостепової зони, що відображає загальну тенденцію перебудови структури угруповань дрібних ссавців, яка відбувається тут порівняно зі Степом.

**Ключові слова:** дрібні ссавці, скирти, видова структура, чисельність, Україна.

***Microsporidium anoeti* sp. n. (Microspora) — нова мікроспорідія з кліща *Anoetus feroniarum* (Acariformes, Anoetidae).** Овчаренко М., Золотарьова Г., Віта І. — На основі вивчення ультраструктури спор та доспороїв стадій описано новий вид мікроспорідій з клітин паренхіми кліща *Anoetus feroniarum*. Характерними особливостями знайдених паразитів є ізольовані ядра протягом всього життєвого циклу та двоспорова спорогонія. Паличковидні спори мікроспорідії мали розміри 0,7–0,9×2,2–2,4  $\mu\text{m}$  (на півтонких зрізах). Їхня оболонка складається з ексоспорії 18–25  $\mu\text{m}$  та ендоспорії 30–40  $\mu\text{m}$  завтовшки. Характерними рисами будови апарату екструзії спор є ізофілярна полярна трубка, що утворює спіраль з 9–10 кілець та пластинчастий поляропласт.

**Ключові слова:** мікроспорідії, *Microsporidium*, ультраструктура, Anoetidae, паренхіма.

***Neomylepis* gen. n. — новий рід гіменолепідид (Cestoda, Cyclophyllidea), паразитів кутор.** Ткач В. В. — Засновано новий рід гіменолепідидних цестод *Neomylepis* gen. n. з єдиним видом *Neomylepis magnirostellata* (Baer, 1931) comb. n., що є специфічним паразитом землерийок роду *Neotyphlops*. Систематичне становище цього виду впродовж довгого часу було спірним. Між тим, комплекс морфологічних ознак *N. magnirostellata*, таких як форма хоботкових гачків, розташування органів репродуктивної системи, а також водний життєвий цикл та будова личинок відрізняють цей вид від представників всіх інших нині відомих родів гіменолепідид. Поданий діагноз нового роду та малюнки хоботкових гачків та сколексу з типового матеріалу та екземплярів з України та Середньої Азії.

**Ключові слова:** Cestoda, Hymenolepididae, кутори, *Neomylepis*, gen. n., *Neomylepis magnirostellata*, comb. n.

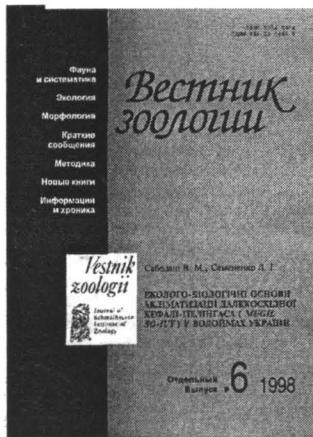
Горностайова міль *Yponomeuta bipunctellus* (Lepidoptera, Yponomeutidae) — новий для фауни Росії вид молі. Гершензон З. С. — Наведено нові дані щодо діагностичних ознак і трофічних зв'язків *Yponomeuta bipunctellus* Mats., раніше відомого тільки з Японії, і вперше знайденого в Росії. Наведено порівняльну морфологічну характеристику цього східно-палеарктичного виду з європейським *Y. plumbeellus* (Den. et Schiff.)

**Ключові слова:** Lepidoptera, Yponomeutidae, *Yponomeuta*, Росія, Японія.

Особливості демографії *Riparia riparia* (Passeriformes, Hirundinidae) на півдні України. Черничко Р. М. — Демографічні аспекти біології птахів вивчалися на прикладі берегової ластівки. Основний метод досліджень — масове кільцювання та кольорове мічення птахів. Вік, у якому птахи вперше починають размножуватися, наближається до одного року, самки починають размножуватися від 352 днів ( $n=20$ ), самці — 362 днів ( $n=77$ ), тобто на 10 днів пізніше (різниця достовірна при  $t=2,112$ ,  $p=0,048$ ). Берегові ластівки не є суверими моногамами в період спарювання, але після завершення відкладки яєць полігамні реакції припиняються. Шлюбні пари непостійні з року в рік, не зберігаються вони і під час повторного гніздування протягом одного сезону. Другі кладки після нормального завершення перших не зареєстровані. Виду притаманна незначна доля холостих птахів в популяції. Смертність самців менша, ніж самок. Смертність птахів в перший рік життя значно вища, ніж у птахів більш старшого віку, що співпадає з поглядом інших фахівців. Середня тривалість життя самок 0,85 року, а самців — 1,17, що значно нижче тих показників, що одержали інші автори. Максимальна тривалість життя — понад 7 років.

**Ключові слова:** *Riparia riparia*, демографія, південь України.

# ВЫШЛИ ИЗ ПЕЧАТИ



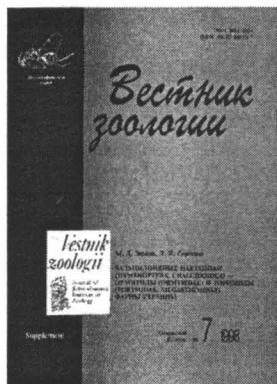
*Vestnik zoologii* — 1998. — Suppl. N6 — 53p.

**Ecologic-biological base of the acclimatization of far east mullet-pelingas (*Mugil so-iuy*) in the water-basins of Ukraine.** Sabodash V. M., Semenenko L. I. — This publication summarizes the investigations of many years and the theoretically argued and used in practice results of scientific research works connected with the acclimatization of Far East Mullet. New data concerning the peculiarities of embryogenia and forming of repair and brood head of live stock in the NW part of Azov Sea region are of great importance. Connections of surviving indexes of acclimatizant and environment are studied and characterized in details; owing to this it became possible to use more effective and complexly a bioprotective potential of freshwater, salt out and salt water-basins. The fact that sometimes an acclimatization could be one of the realizable means of protection against extinction of some fish species is considered.

**Key words:** acclimatization, ecological plasticity, detritophage, euryhalinity, eurythermic, embryogenia, yearlings, reproductive individuals.

**Еколого-біологічні основи акліматизації далекосхідної кефалі-пелінгаса (*Mugil so-iuy*) у водоймах України.** Сабодаш В. М., Семененко Л. І. — Данна публікація підсумовує багаторічне вивчення та теоретично обґрунтовані і впроваджені в практику результати науково-дослідних робіт з акліматизації далекосхідної кефалі-пелінгаса. Велике теоретичне значення мають дані з особливостей ембріонального розвитку та формування ремонтного і маточного поголів'я у північно-західній частині Приазов'я. Детально досліджені та охарактеризовані зв'язки показників виживання акліматизанта з екологічними умовами, що дозволяє більш ефективно і комплексно використовувати біопродуктивний потенціал прісноводних, осолонених і солоних водойм. Показано, що в ряді випадків акліматизація може стати одним із надійних методів збереження окремих видів риб від вимирання.

**Ключові слова:** акліматизація, екологічна пластичність, детрітофаг, евригалінність та евритермність, ембріональний розвиток, цьогорічки, плідники.



*Vestnik zoologii* — 1998. — Suppl. N7 — 65p.

**Chalcidoid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea) — Ormyridae and Torymidae, (Megastigmatae) of the Ukrainian fauna.** M.D. Zerova, L.Ya. Seryogina — The data on specific diversity, biocenotic connections and peculiarities of geographic distribution of chalcidoid wasps of Ormyridae family and Torymidae (Subfamily Megastigmatae) of the fauna of Ukraine are summarized in this publication. Eleven species of Ormyridae and 15 Species of Torymidae (Subfamily Megastigmatae) are indicated for the fauna of Ukraine. Specific reviews and taxonomic discussions are given for each species. Two groups of species are separated in *Ormyrus* genus (Ormyridae) and four groups of species are separated in *Megastigmus* genus (Megastigmatae). The list of hosts for all species, is given.

**Key words:** Chalcidoidea, Ormyridae, Torymidae, biodiversity, geographical, distribution, Ukraine.

**Хальцидоидные наездники (Hymenoptera, Chalcidoidea) — Ормириды (Ormyridae) и Торимиды (Torymidae, Megastigmatae) фауны Украины.** Зерова М. Д., Серегина Л. Я. — В работе обобщены данные о видовом разнообразии, биоценотических связях и особенностях географического распространения хальцидоидных наездников семейства Ormyridae и подсемейства Megastigmatae семейства Torymidae фауны Украины. Для фауны Украины приведено 11 видов ормирид и 15 видов торимид из подсемейства Megastigmatae. Для всех видов даны повидовые очерки и проведен таксономический анализ. Обосновывается мнение о нецелесообразности разделения рода *Ormyrus* (Ormyridae) на несколько подродов. В роде *Ormyrus* выделены две группы видов. В роде *Megastigmus* (Megastigmatae) выделены 4 группы видов. Даны таблицы для определения ормирид и мегастигмин фауны Украины. Для всех обсуждаемых видов обоих семейств приведен список хозяев.

**Ключевые слова:** Хальцидоидные наездники, ормириды, торимиды, видовое разнообразие, географическое распространение, Украина.

Отдельные выпуски высыпаются наложенным платежем. Цена 5 грн. без стоимости пересылки. Заказы следует направлять в редакцию на имя Ответственного секретаря.

В. М. Ермоленко

### Краткая энтомологическая энциклопедия

Подготовленное к печати известным энтомологом, доктором биологических наук Валерием Михайловичем Ермоленко цветное фотоиздание "Краткая энтомологическая энциклопедия" включает более 540 оригинальных цветных фотографий насекомых - представителей 18 их отрядов. Основу "Энциклопедии" представляет большая систематическая коллекция - слайдотека видов насекомых, сфотографированных автором исключительно в природе во время многих его научных экспедиций на территории Украины и стран СНГ. По многим видам насекомых даны фотографии не только взрослой фазы, но и личинок, куколок, коконов, гнезд и т.д. Очень интересны также "фотопортреты" некоторых насекомых. Среди фотографий много уникальных, сделанных с редких, исчезающих и скрытно живущих видов. Кроме того, в различных заповедниках, национальных парках, биологических заказниках и в дикой природе европейской и азиатской частей СНГ автору удалось зафиксировать на фотопленке ценные, охраняемые виды насекомых, включенные в "Красную книгу СССР" и "Красную книгу Украины".

Все включенные в издание фотографии насекомых сопровождаются современными латинскими и украинскими названиями видов, отрядов и семейств, а также краткими научными очерками, в которых дано лаконическое описание взрослой и личиночной фаз развития, а также оценка общего значения. Параллельно с полезными видами насекомых (хищники, энтомофаги, грунтообразователи, опылители дикорастущих и культурных растений) в "Энциклопедию" включен ряд вредителей сельскохозяйственных и лесных культур, а также переносчиков возбудителей болезней. Общая последовательность размещения фотоизображений и повидовых очерков полностью соответствует современной системе класса насекомых, то есть виды располагаются в строгом соответствии с современной системой их семейств и отрядов, что облегчает пользование "Энциклопедией".

Предлагаемое издание является высокооригинальным и имеет большое научное, учебно-воспитательное и природоохранное значение. Оно представит несомненный интерес как для научных работников, специалистов по различным группам насекомых, так и для преподавателей и студентов биологических факультетов университетов, педагогических и сельскохозяйственных институтов, средних школ, станций юных натуралистов, практиков защиты растений, зоологов заповедников и широкого сообщества любителей и защитников природы.

Предполагаемая цена книги составляет около \$12-15

Предварительные заявки, а также предложения по спонсированию на различных условиях издания в целом или гарантии выкупа части тиража просим направлять по адресу:

УКРАИНА, 252034, Киев-34, ул. Золотоворотская, 11,  
Издательство "МИСТЕЦТВО"  
Директор — Прибега Н.Д. Контактный тел. 224-35-80

**Contents**

Page

**Fauna and Systematics**

- KORNIUSHIN A. V. Notes on the Anatomy of some Species of *Sphaerium s.* (Mollusca, Bivalvia) from the Tropical Regions with Revision of their taxonomic status 3-12
- KLIMOV P. B. To the Knowledge of Acarid Mites of the Genus *Schwiebea* (Acariformes, Acaridae) from the Far East, with Notes on systematic of the Genus 13-30
- MANYLO V. V. Peculiarities of the Karyotypes in the Family Gekkonidae (Sauria, Reptilia). Communication 3. Род *Tenuidactylus* 31-37

**Morphology**

- MAZHUGA P. M. The Nutrition and Structural Renewal Sources of the Synovial Joint Cartilage Cover in Representatives of Terrestrial Vertebrates 38-48
- AKULENKO N. M. Topography and Structure of the Pigment Cell Aggregation in the Liver of the Frog (*Rana ridibunda*) 49-53
- LOBODA E. I. Morphological and Cytochemical Peculiarities of the White Blood Cells in Representatives of Some Species of the Poikilotherm Vertebrates 54-57
- CHERNYSHOVA A. O., KIRICHUK G. E. Association of Pores and Caecal Cells of the Mantle in Molluscs of the Superfamily Pisidioidae (Bivalvia) 58-62
- BIRYUKOV V. G. Factors Responsible for the Uterus Type Evolution in Mammals 63-69

**Ecology**

- KRAMARENKO S. S. Geographical Variation in the Frequency of Individuals having the Apertural Barrier in Species of the Genus *Brephulopsis* (Gastropoda, Buliminidae). 70-76
- NAGLOV V. A., TKACH G. E. Small Mammals (Mammalia: Insectivora, Rodentia) — Inhabitants of Staks 77-84

**Short Communications**

- OVCHARENKO M., ZOLOTARJOWA G., WITA I. *Microsporidium anoeti* sp. n. (Microspora), a New Microsporidian Parasite of *Anoetus feroniarum* (Acariformes, Anoetidae). 85-89
- TKACH V. V. *Neomylepis* gen. n. a New Genus of Hymenolepidid Tapeworms (Cestoda, Cyclophyllidae), Parasites of Water Shrews 90-93
- GERSHENSON Z. S. *Yponomeuta bipunctellus* (Lepidoptera, Yponomeutidae), a Moth Species Newly Recorded from Far East Russia 94-95
- CHERNICHKO R. N. About Demography of Sand Martin *Riparia riparia* (Passeriformes, Hirundinidae) in the South of Ukraine 96-101

**Information and Cronics**

- FRANCEVICH L. Pheromones: reference books 102

**Notes**

- SVIRIDOV A. V. The First Record of *Amphipoea crinanensis* (Lepidoptera, Noctuidae) in East Europe 12
- RUDENKO O. N. Interesting Findings of Insects in the Islands of Dnieprodzierzynsk Water Reserve and Adjacent Territory 30
- MOROZ O. YO. New Data on the Rare and Disappearing Species of Hymenoptera in the Zaporozhye Region 37
- ERMOLENKO V. M. Rare and Disappearing Species of Sawflies (Hymenoptera, Symphyta) Danube Delta Reserve 48
- SVIRIDOV S. V. First Record of *Sympiesis ringoniella* (Hymenoptera, Eulophidae), a Parasite of Leaf-mining Moths in Europe 53

**Abstracts of published papers**

103-105

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