

На правах рукописи

Ковалев Шота Викторович

**СИСТЕМАТИКА НЕМАТОД
ОТРЯДА DESMOSCOLECIDA**

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

**Москва
2005**

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных
Биологического факультета Московского государственного университета
им М В Ломоносова

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
профессор
А. В. Чесунов

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
В. Г. Гагарин

кандидат биологических наук
В. О. Мокиевский

Ведущая организация:

Зоологический институт РАН

Защита состоится 5 декабря 2005 г в 17 ч 00 мин на заседании
диссертационного совета Д 501 001 20 в ауд М-1 Биологического факультета
МГУ им М В. Ломоносова по адресу 119992, ГСП-2, Москва, Ленинские
горы, МГУ, Биологический факультет

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического
факультета МГУ им М В Ломоносова

Автореферат разослан “ 3 ” ноября 2005 г

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л. И Барсова

2006-4
20030

2193744

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Десмосколециды играют заметную роль в сообществах мейобентоса. Они широко распространены и населяют самые различные морские биотопы, встречаясь на всех глубинах от супралиторали до абиссали и могут доминировать среди нематод, особенно в глубоководных сборах. Кроме того, среди них есть немногочисленные пресноводные, солоноватоводные и почвенные формы.

Вместе с тем десмосколециды представляют недостаточно изученную группу свободноживущих нематод. До сих пор остаются неисследованными вопросы их организации, внутривидовой изменчивости, биологии. Не решен ряд существенных таксономических проблем: для рода *Desmoscolex* отсутствуют ключи для определения видов, не произведена оценка диагностической надежности признаков, используемых в систематике рода, диагнозы и ключи, приведенные в литературе для других таксонов (подсемейств, родов, видов) во многом устарели и не отвечают современному знанию многообразия десмосколецид.

Широкое распространение десмосколецид и практическая значимость их идентификации при изучении мейобентоса диктуют необходимость выработки общих подходов к анализу видового многообразия этой группы и построения ключей для определения подсемейств, родов и видов десмосколецид.

В работе затронуты наиболее актуальные аспекты систематики нематод отряда *Desmoscolecida*: рассмотрение различных признаков, выяснение их таксономической ценности, составление определительных ключей, описание видов и обсуждение их таксономического положения.

Цели и задачи исследования. Главная цель работы – таксономический анализ отряда *Desmoscolecida* с обобщением известных и оригинальных данных.

Основные задачи работы: 1) описание и идентификация всех видов, имеющихся в пробах и коллекциях МГУ им. М. В. Ломоносова, Института океанологии РАН, собственных сборах из Белого и Черного морей; 2) исследование индивидуальной изменчивости видов с целью оценки надежности диагностических признаков; 3) выработка стандарта описания видов десмосколецид; 4) исправление, дополнение и стандартизация диагнозов подсемейств, родов и подродов десмосколецид; 5) построение ключей для определения родов и видов десмосколецид.

В качестве дополнительных задач в работу также входили: 1) изучение ультраструктуры кутикулы для одного из представителей отряда методами трансмиссионной электронной микроскопии; 2) изучение внешнего строения головы и кутикулы представителей *Desmoscolex*, *Tricoma* и *Quadricoma* с помощью сканирующей электронной микроскопии.

Научная новизна работы. В диссертации описан 41 вид десмосколецид, из которых 15 являются новыми для науки. Кроме того, накоплен значительный оригинальный материал по известным видам, впервые найденным в новых местообитаниях, что позволило в каждом случае провести сравнение с литературными данными (список приведен в главе «Основные результаты и выводы»). Таким образом, работа вносит определенный вклад в изучение фауны и биологического разнообразия Мирового Океана на примере одной из групп свободноживущих нематод.

РОС. НАЦИОНАЛЬНАЯ
БИБЛИОТЕКА
С.Петербург
99 1003 854

При помощи сканирующей электронной микроскопии впервые получены подробные данные о наружном строении головы и кутикулы *Desmoscolex abyssorum* Decaerper 1984 и *Tricoma similis* Cobb 1912. Дополнительные сведения о строении головы приведены также для *Quadricoma* sp. Выявлено принципиальное сходство в строении губной области и расположении сенсилл головного конца для представителей *Desmoscolex*, *Tricoma* и *Quadricoma* (первый круг из шести папилл или коротких щетинок, второй круг из четырех длинных щетинок).

Теоретическая и практическая значимость работы. В теоретическом плане работа может представлять интерес как попытка осмысления и обобщения оригинального и накопленного другими авторами материала почти по всем известным видам десмосколепид, итогом чего явилось решение наиболее сложной задачи систематики отряда – составление ключей для определения таксонов, в том числе нового оригинального ключа для определения видов *Desmoscolex*.

Данные, полученные по изменчивости десмосколепид, позволяют по-новому взглянуть на диагностическую ценность признаков: число и расположение соматических щетинок, ранее широко применявшееся в систематике отряда для разграничения видов внутри родов, оказались подверженными значительной индивидуальной изменчивости. Напротив, число колец кутикулы, признаки головы и отчасти последнего кольца обнаруживают большее постоянство в пределах вида и во многих случаях могут быть использованы при установлении видовой принадлежности.

В практическом отношении работа может служить справочным пособием и руководством для определения десмосколепид, а также атласом рисунков и микрофотографий нематод этой группы.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на V (Владивосток, 2003) и VI (Москва, 2005) международных симпозиумах Российского общества нематологов, а также на заседании кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова.

Публикации. Материалы диссертации опубликованы в пяти научных работах.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 410 страницах (в том числе 268 машинописных страниц текста, 17 таблиц с морфометрическими данными на 32 страницах, 110 страниц с иллюстрациями). Текст состоит из введения и 9 глав. Иллюстративный материал содержит 49 таблиц с цветными оптическими микрофотографиями, 45 таблиц с графическими рисунками, 10 СЭМ и 6 ТЭМ микрофотографий. Список литературы насчитывает 83 наименования цитированных научных работ, из которых 80 приведены на иностранных языках.

Благодарности. Я выражаю глубокую благодарность своему научному руководителю, доктору биологических наук, профессору кафедры зоологии беспозвоночных МГУ им. М. В. Ломоносова Алексею Валерьевичу Чесунову, без которого настоящая работа не представляется возможной.

Я признателен старшему научному сотруднику Института океанологии РАН Вадиму Олеговичу Мокиевскому и научному сотруднику Института океанологии РАН Марии Александровне Милотиной за предоставленные микропрепараты.

Я благодарю сотрудников Лаборатории электронной микроскопии МГУ и ее заведующего Георгия Натановича Давидовича за постоянную доброжелательную помощь, а также Д. М. Милотина, Д. Г. Жадан и А. Э. Жадан за сбор материала в Белом море при подводных погружениях.

Мне хотелось бы выразить признательность профессору, доктору В. Декрамер (Университет Гент, Бельгия) за предоставленные публикации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ВВЕДЕНИЕ. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДЕСМОСКОЛЕЦИД

Десмосколециды представляют своеобразную группу свободноживущих нематод, по ряду признаков заметно отличающуюся от всех других отрядов. Им свойственны такие необычные особенности морфологии и биологии, как строение кутикулы, видоизмененные и нередко дифференцированные по строению и функциям соматические щетинки, расположенные на ножках и принимающие участие в локомоции, пигментные пятна («глазки»), характерные для большинства видов десмосколецид и отличные по строению от похожих структур других нематод, фазматы – парные поры на хвосте, забота о потомстве, выраженная, по крайней мере, у некоторых известных видов. Перечисленные признаки не встречаются одновременно среди других групп нематод и определяют глубокое своеобразие десмосколецид.

Строение кутикулы десмосколецид весьма характерно: в типичном случае кутикула построена из крупных, хорошо заметных плотных колец, создающих видимость ложной сегментации тела. Эти кольца, получившие название главных колец, соединены промежутками (интерзонами) из одного или нескольких небольших колец кутикулы, явно отличающихся от главных колец. Клапаред (Claparède, 1863), впервые описавший род *Desmoscolex*, на основании кажущейся сегментации даже относил этих нематод к кольчатым червям. Материал, образующий главные кольца, получил название десм. У некоторых форм десмосколецид, сохранивших наиболее плезиоморфные черты, главные кольца выражены слабо или не выражены вовсе, и кутикула приобретает строение, более характерное для других нематод, чем для специализированных десмосколецид.

Среди необычных признаков наружного строения следует назвать соматические щетинки, мало похожие на таковые других нематод. Эти щетинки, как правило, парные и расположены на коротких или более заметных ножках, являющихся выростами главных колец кутикулы. Соматические щетинки одной и той же особи могут существенно различаться по размерам, форме и строению. Так, у большинства видов *Desmoscolex* щетинки, расположенные субдорсально, длиннее субвентральных щетинок и устроены сложнее. Такая дифференциация соматических щетинок связана с необычным способом локомоции, когда передвижение животного осуществляется на специализированных амбулаторных субдорсальных щетинках. Форма соматических щетинок иногда усложняется: например, у видов *Haptotricoma*, наряду с обычными короткими коническими соматическими щетинками, имеются очень длинные тубулярные щетинки, заканчивающиеся расширениями на концах.

В ряде случаев соматические щетинки выполняют и иные функции. Интересный пример заботы о потомстве представляют *Desmoscolex laevis* и *D. paralaevis*, самки которых несут на брюшной стороне пару удлинённых изогнутых щетинок, которыми после откладывания яйца самка удерживает эмбрион, прижимая его к брюшной стороне. Известно, что в половых трубках самок десмосколецид обычно одновременно развивается относительно небольшое число

ооцитов. Можно предположить, что вынашивание эмбрионов представляет форму заботы о потомстве, компенсирующую относительно невысокую плодовитость некоторых видов.

Голова десмосколецид, особенно у взрослых особей, всегда четко обособлена от остальной части тела. При этом у большинства видов головная кутикула толстая, плотная, сильно склеротизирована и образует структуру, подобную племени. Наибольшая склеротизация головной кутикулы наблюдается чаще при основании головных щетинок, посередине головы или ближе к ее заднему краю. Губная область с обособленными губами или без таковых, несет один круг из шести сенсилл, обычно имеющих вид папилл или – реже – коротких трубочек или щетинок. Два круга губных сенсилл по шесть папилл в каждом, вероятно, были присущи предкам десмосколецид. Среди известных форм такой вариант расположения губных сенсилл редок и встречается только у немногих видов. Головные щетинки образует второй (третий в случае наличия двух кругов губных папилл) круг головных сенсилл. Часто вдоль головной щетинки тянется различной формы мембрана.

Стома невооруженная или (редко) вооружена небольшими зубами (например, у *Tricoma (Quadricoma) noffsingerae*), небольшая, окружена тканью пищевода. Пищевод, как правило, короткий, с сильно развитыми железами (дорсальной и вентросублатеральными), которые наиболее заметны в задней его части, где они нередко образуют расширение вблизи кардия. Кишка состоит из желудочковой части, отличающейся тонкозернистым содержимым, и основной части, занимающей значительное пространство внутри тела и заполненной глобулярными включениями. Замечательная особенность десмосколецид – присутствие «глазков», парных пигментных пятен, лежащих в передней части тела на уровне желудочковой части кишки или (значительно реже) задней части пищевода.

Половая система самцов с одним или двумя семенниками. Копуляторный аппарат представлен спикулами и рульком с апофизом или без апофиза. У видов *Desmoscolex* рулек развит слабо, имеет вид тонкой пластинки, параллельной спикулам. У видов *Tricoma* рулек развит лучше, в дистальной части нередко несет дорсокаудальные апофизы. Супплементы отсутствуют у большинства видов. У *D. paralongisetosus* имеется медиовентральный преклоакальный супплемент. У нескольких видов *Tricoma* супплементы представлены непарными медиовентральными или парными субвентральными генитальными папиллами. Половая система самок с двумя прямыми яичниками. Часто присутствуют две сперматеки.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили нематоды из коллекций кафедры зоологии беспозвоночных МГУ им. М. В. Ломоносова и Института океанологии РАН, пробы, собранные водолазной группой кафедры зоологии беспозвоночных на Беломорской биостанции МГУ и собственные сборы из Черного моря. Материал, использованный для изучения средствами СЭМ и ТЭМ, был собран водолазами на Беломорской биостанции МГУ им. М. В. Ломоносова.

Тотальные пробы грунта фиксировались 4% раствором формалина. Нематоды отмывались от песка и процеживались через газ с размером ячеек 70 мкм, а затем переносились в жидкость Зайнхорста (Seinhorst, 1959) и доводились до чистого глицерина методом медленного испарения воды и спирта в термостате при

40°С. Постоянные глицериновые препараты делались с помощью парафинового кольца с прокладкой в виде стеклянных шариков диаметром 20–60 мкм. Тотальные препараты исследовались на микроскопах «Микмед-2» и «Jenamed-2». Рисование проводилось с использованием аппарата РА-7. Измерение небольших отрезков (например, диаметров тела) проводилось с помощью окуляр-микрометра и объект-микрометра, кривых линий с помощью проекционного рисовального аппарата РА-7, объект-микрометра и курвиметра. Для получения микрофотографий использовались микроскоп «Микмед-2» и цифровой фотоаппарат Nikon Coolpix.

В ряде случаев для окрашивания малоконтрастных экземпляров применялся гематоксилин Караччи, смешанный с равным объемом глицерина непосредственно перед окрашиванием. Время, необходимое для окрашивания, подбиралось, в зависимости от свойств кутикулы, экспериментальным путем под контролем бинокля МБС-10.

Для изучения в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) нематоды были зафиксированы 2% раствором глутарового альдегида на какодилатном буфере в течение двух часов, затем 1% раствором тетроксид осмия на какодилатном буфере. Фиксированные особи постепенно обезживались и заливались в эпоксидную смолу по стандартной методике. Сетки и бленды со срезами контрастировались водным или спиртовым раствором уранилацетата, а затем цитратом свинца по Рейнольдсу. Исследования проводились на трансмиссионном электронном микроскопе «Jeol».

Для сканирующей электронной микроскопии нематоды фиксировались тем же способом, что и для ТЭМ. Исследования проводились на сканирующем микроскопе «Hitachi S-405 A».

Глава 3. ОСНОВНЫЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ

Основной проблемой систематики десмосколецид в целом является таксономический статус этой группы и ее положение в системе нематод. Лоренцен (Lorenzen, 1994) придавал большое значение в макросистематике нематод строению половых трубок самок (присутствию прямых или антидромных яичников) и относил десмосколецид к Monhysterida главным образом на основании наличия прямых яичников. Декрамер и Йенсен (Decraemer & Jensen, 1982) относили, как и ряд других авторов (Gerlach & Riemann, 1973/1974; Andrassy, 1976), к десмосколецидам мейлинд, обладающих иным типом строения яичников, загнутых в дистальной части. С *Chromadorida* десмосколецид сближают кольчатость кутикулы и часто встречающееся положение передней гонады справа, а задней слева от кишки. Однако у десмосколецид нет таких хромадоридных признаков, как 12-складчатая хейлостома, антидромные (у большинства групп) яичники, пунктированная кутикула, наличие трех зубов с более крупным дорсальным. Переднее положение отверстий пищеводных желез (т. е. в непосредственной близости от ротовой полости) является общей чертой с эноплидами. Однако по большинству признаков родство десмосколецид с эноплидами не представляется возможным. Декрамер (Decraemer, 1985) рассматривает десмосколецид в качестве отдельного отряда нематод. Данная точка зрения принимается и в настоящей работе.

Выделение двух или нескольких семейств внутри отряда не оправдано, поскольку признаки, на основании которых эти семейства могут быть выделены, не имеют столь большого значения. Так, если рассматривать *Tricomicidae* и

Desmoscolecidae как разные семейства, различия между ними сведутся лишь к характеру расположения соматических щетинок и числу семенников. Выделение Greeffiellidae также не оправдано, поскольку эта группа не обладает синапоморфиями, не встречающимися среди других десмосколецид. Волосовидные и шиповидные кутикулярные структуры характерны и для некоторых других десмосколецид, хотя наибольшего выражения они достигают у Greeffiellinae. Наличие единственного семенника и сходный тип расположения щетинок сближают Greeffiellinae с Desmoscolecinae. Особенностью Desmoscolecinae является наличие последнего кольца с парой субдорсальных щетинок. Единственным исключением является *D. vinealis*, у которого щетинки последней пары расположены не на последнем, а на предпоследнем кольце.

Статус отдельных групп, иногда рассматриваемых как роды, таких как *Protricomoides*, *Pareudesmoscolex*, *Desmolorenzia*, *Quadricoma*, также является дискуссионным. Декрамер (Decraemer, 1985), признавая существование этих таксонов, приписывает им статус подродов, а не самостоятельных родов. Данное мнение вполне оправдано тем, что, если рассматривать перечисленные группы как отдельные роды, они становятся трудно диагностируемыми и теряют четкие границы.

Нечеткость различий между перечисленными формами не позволяет рассматривать *Desmoscolex*, *Protricomoides* и *Pareudesmoscolex* как отдельные роды из-за наличия переходных форм.

Внутри родов наиболее сложной задачей представляется разграничение видов, особенно внутри подрода *Desmoscolex*. В пределах *Desmoscolex* можно выделить несколько групп видов, наиболее близких друг другу по какому-либо признаку либо сочетанию признаков, отчетливо выраженному внутри каждой такой группы и не встречающемуся в других группах видов. Рассмотрим основные признаки, которые можно использовать в таксономических целях.

Число главных колец, безусловно, является одним из важнейших признаков. В пределах подрода можно выделить виды, кутикула которых состоит из большого (не менее 25) числа колец, виды с 18 кольцами и наиболее значительную группу видов с 17 кольцами.

Наряду с числом главных колец наиболее существенными можно считать признаки головы: форму и размеры головы, строение и расположение головных щетинок, форму губной области и наличие на ней кутикулярных образований (выростов, шпиков), форму и длину амфидов.

Положение головных щетинок мало подвержено внутривидовой изменчивости, в отличие, например, от таких признаков, как длина тела или расположение соматических щетинок. У таких видов, как *D. leptus* и *D. paraleptus*, головные щетинки имеют апикальное расположение и направлены вперед. Субтерминальное расположение щетинок характерно, например, для *D. abyssorum*, *D. parabyssorum*, *D. membranifer* и ряда других видов. У большинства известных 17-колечных видов головные щетинки отходят от середины головы.

Форма головных щетинок неодинакова у разных видов и в ряде случаев считается диагностическим признаком. У шести видов (многоколечного *D. velifer* и 17-колечных *D. membranifer*, *D. paramembranifer*, *D. petaloides*, *D. remifer*, *D. roscoffiensis*) эта мембрана имеет вид флага. Головные щетинки у видов с флаговидной мембраной занимают на голове субтерминальное положение.

Губная область в большинстве случаев имеет типичную для рода форму и лишь слегка выделяется за пределы остальной части головы. Выступающую вперед губную область имеют *D. rostratus*, *D. amaurus*, *D. quadricomoides*, *D. segonzaci*, *D. macrophasmata*.

Форма головы различна у разных видов и значительно более постоянна в пределах каждого вида. Голова может быть округлой с примерно равными длиной и шириной (*D. galeatus*, *D. koloensis*), широко- или узкоовальной (*D. vanoyei*, *D. bathyialis*), трапециевидной (*D. abyssorum*, *D. parabysorum*, *D. sieverti*). У *D. max* голова треугольная, кпереди от оснований головных щетинок вытянута наподобие хобота. Широкий прямой передний край головы характерен для таких видов, как *D. balticus*, *D. coronatus*, *D. variabilis*, *D. adenotrichus*. У многих 17-кольчатых видов, особенно с серединным расположением головных щетинок, голова имеет характерную форму шестиугольника с несколько закругленными углами и почти параллельными позади оснований головных щетинок спинной и брюшной сторонами. При этом задний край головы слегка закруглен, кпереди голова слабо расширяется до уровня оснований головных щетинок, где достигается наибольшая ее ширина, и затем заметно сужается, образуя небольшие выемки, к слабо закругленному неширокому переднему концу. Такая форма головы встречается у *D. laevis*, *D. minutus*, *D. rudolphi*, *D. falcatus*, *D. geraerti*, *D. gerlachi*, *D. dimorphus*, *D. nymphianus*, *D. nudus* и некоторых других видов. У большинства из перечисленных видов головные щетинки прикрепляются посередине головы, так что данные виды нельзя различить по расположению головных щетинок. Для определения видов этой группы используются в различном сочетании такие признаки, как число и характер расположения соматических щетинок, строение копуляторного аппарата, общий вид тела, форма последнего кольца.

Амфиды обычно покрывают большую часть боковой поверхности головы, но, как правило, не выходят за пределы ее заднего края. Удлиненные амфиды, нередко продолжающиеся до уровня третьего – четвертого колец кутикулы, являются при определении видов важным признаком, сужающим круг видов, с которыми необходимо провести сравнение (*D. deconincki*, *D. grandiamphis*, *D. longiamphis*, *D. macramphis*). Форма амфидов меняется от округлой или овальной до двураздельной. У некоторых видов амфиды отчетливо двураздельные: состоят из меньшей передней, расширенной кпереди, и большей задней, расширенной кзади, грушевидных частей, соединенных между собой узким перешейком. Элементы такой гантелеобразной формы встречаются иногда и у видов с более округлыми контурами амфидов. Сужение амфида при этом обычно соответствует уровню прикрепления головных щетинок.

Положение соматических щетинок иногда используется как диагностический признак. Обычно щетинки расположены двумя субдорсальными и двумя субвентральными рядами. Однако известны виды, у которых субдорсальные или субвентральные щетинки смещены латерально (например, *D. falcatus* и *D. geraerti*).

Строение копуляторного аппарата в некоторых случаях также используется как диагностический признак, однако, не имеющий самостоятельного значения. Многие виды обладают сходством в строении спикул и рулька, что делает невозможным их различение только по этому признаку. В то же время в отдельных случаях, когда различить виды, используя иные признаки, затруднительно, длина спикул может сыграть заметную роль (*D. granulatus*, *D. paragranelatus*, *D. parvaspiculatus*).

В роде *Tricoma* основные проблемы также связаны с диагностическим значением признаков и изменчивостью. Виды *Tricoma* обладают почти тем же набором признаков, используемых в целях их классификации, что и *Desmoscolex*, однако соотношение их значимости иное. Положение головных щетинок и форма головы также используются в систематике *Tricoma*, однако, по сравнению с *Desmoscolex*, они в меньшей степени являются определяющими благодаря большому разнообразию признаков.

Число главных колец меняется внутри рода в широком диапазоне от 29 (*T. aurita*, *T. demanema*) до 135-147 (*T. islandica*) и 240 (*T. multiannulata*). Два последних вида отличаются от других видов рода уже на основании числа колец. Виды подрода *Quadricoma* имеют от 33 до 46 главных колец, при этом иногда кольца теряют инверсию и приобретают отдельные трикомоидные черты. При большом (большем 46) числе главных колец все кольца имеют трикомоидный характер. Виды со сходным или близким числом колец обычно могут быть различимы на основании других признаков.

Форма спикул редко используется как диагностический признак, за некоторыми исключениями. У *T. septuaginta* и *T. longispicula* спикулы тонкие и удлинённые. Форма и строение руляка сходны у большинства видов *Tricoma*. Но у некоторых видов форма руляка может рассматриваться как диагностический признак. Например, у *T. similis* апофиз руляка имеет апикальный бугорок.

Глава 4. СИСТЕМА ДЕСМОСКОЛЕЦИД

Отряд *Desmoscolecida* Filipjev 1929

Семейство *Desmoscolecidae* Shipley 1896

Подсемейство *Desmoscolecinae* Shipley 1896

Роды:

Desmoscolex Claparède 1863 = *Eudesmoscolex* Steiner 1916 (syn.: Lorenzen, 1971);

Eutricoma Allgén 1939 (syn.: Lorenzen, 1971); *Heterodesmoscolex* Stammer 1935 (syn.:

Lorenzen, 1969); *Prodesmoscolex* Stauffer 1924 (syn.: Lorenzen, 1971);

Protodesmoscolex Timm 1970 (syn.: Freudenhammer, 1975)

Подроды: *Desmolorenzia* Freudenhammer 1975

Desmoscolex Claparède 1863

Pareudesmoscolex Weischer 1962

Protricomoides Timm 1970

Prototricoma Timm 1970

Spinodesmoscolex Decraemer 1983

Подсемейство *Greeffiellinae* Filipjev 1929

Роды:

Calligyrrus Lorenzen 1969

Greeffiella Cobb 1922

Greeffiellopsis Schräge & Gerlach 1975

Hapalomus Lorenzen 1969

Progreeffiella Timm 1970

Подсемейство *Tricominae* Lorenzen 1969

Роды:

Antarcticonema Timm 1978

Desmotimmia Freudenhammer 1975

Desmotricoma Decraemer 1984

Haptotricoma Lorenzen 1977

Paratricoma Gerlach 1964 = *Desmogerlachia* Freudenhammer 1975 (syn.: Decraemer, 1985)

Protetricoma Timm 1970

Quadricomoides Decraemer 1976

Tricoma Cobb 1894 = *Demanema* Timm 1970 (syn.: Decraemer, 1985)

Подроды: *Quadricoma* Filipjev 1922

Tricoma Cobb 1894

Usarpnema Timm 1970

Ключ для определения подсемейств десмосколецид

1(4). Субдорсальных щетинок больше, чем субвентральных. Щетинки терминальной пары расположены субдорсально на последнем кольце. Семенник один ... 2

2(3). Вся кутикула покрыта многочисленными кутикулярными волосками или шипами либо снабжена чешуевидными выростами ... **Greeffiellinae**

3(2). Кутикула с иной орнаментацией, не покрыта целиком многочисленными кутикулярными волосками или шипами и не несет чешуевидных выростов ...

Desmoscolecinae

4(1). Субдорсальных щетинок меньше, чем субвентральных. Последнее кольцо без пары щетинок (щетинки терминальной пары расположены впереди от последнего кольца). Семенников два ... **Tricominae**

Глава 5. ПОДСЕМЕЙСТВО DESMOSCOLECINAE SHIPLEY 1896

Диагноз. Desmoscolecidae. Субдорсальных щетинок больше, чем субвентральных. Кутикула лишена сплошного густого покрова из шипов или волосков. Семенник один.

Ключ для определения родов Desmoscolecinae

1(2). Кутикула с однородной кольчатостью. Каждое кольцо снабжено тонкими шипиками или порами. Кутикула не покрыта конкрециями ... **Prototricoma**

2(1). Кольчатость кутикулы, как правило, неоднородна: кутикула состоит из главных колец и интерзон, реже кутикула с однородной кольчатостью (в последнем случае тонкие шипики отсутствуют). Кутикула покрыта конкрециями ... 3

3(4). Главные кольца с поперечными рядами больших шиповидных структур, окруженных конкреционным материалом ... **Spinodesmoscolex**

4(3). Главные кольца иного типа, без шиповидных структур ... **Desmoscolex**

Род Desmoscolex Claparède 1863

Диагноз. Desmoscolecinae. Кутикула состоит из крупных главных колец, обычно покрытых десмами, и разделяющих главные кольца интерзон, которые могут быть уже, равны по ширине или шире главных колец, и состоят из 1–5 небольших колец. «Пучки» крупных шиповидных структур на кольцах кутикулы отсутствуют. Кольца интерзоны голые, иногда снабжены поперечными рядами тонких волосков или пор. Субдорсальные и субвентральные щетинки парные, обычно различаются по форме и длине. Фаринкс короткий, цилиндрический, у видов с кутикулой из 17–18 колец расширяется к уровню 2–3 колец. Кишка, как правило, образует постректальный выступ в задней части. Половая система самки дидельфная,

амфидельная, с одной сперматекой на каждый яичник. Кутикула ювенильных стадий с однородной кольчатостью, может нести бородавки или волоски.

Ключ для определения подродов рода *Desmoscolex*

1(4). Кутикула с однородной или почти однородной кольчатостью, без выраженного деления на главные кольца и интерзоны ... 2

2(3). Кольца кутикулы с папиллами или бородавками ... *Pareudesmoscolex*

3(2). Кольца кутикулы без папилл и бородавок, с чешуйками из небольших скоплений секреторного и чужеродного материала вокруг пор ... *Protricomoides*

4(1). Кутикула состоит из крупных главных колец, отделенных друг от друга интерзонами из 2–5 малых колец ... 5

5(6). Главные кольца десмосколекоидные, кутикула без кольца с инверсией направления ... *Desmoscolex* (рис. 5)

6(5). Главные кольца квадрикомойдные, имеется кольцо с инверсией направления ... *Desmolorenzia* (рис. 4)

Подрод *Desmoscolex* Claparède 1863

Диагноз. Род *Desmoscolex*. Кутикула состоит из 16–42 главных колец. Главные кольца крупные, отчетливо выраженные, покрыты десмами и разделены интерзонами из 2–5 малых колец, лишенных конкреционного материала. Инверсия направления колец не характерна.

Подрод *Desmolorenzia* Freudenhammer 1975

Диагноз. Род *Desmoscolex*. Кутикула состоит из 17 или 18 квадрикомойдных главных колец, разделенных более узкими или примерно равными по ширине главным кольцам интерзонами. Лишенная десм часть интерзон иногда со слабой кольчатостью. «Инверсия» заметна в пределах двух соседних колец (с противоположной ориентацией их угловатых краев), не разделенных интерзоной и покрытых сплошным слоем конкреционного материала.

Глава 6. ПОДСЕМЕЙСТВО GREEFFIELLINAE FILIPJEV 1929

Диагноз. *Desmoscolecidae*. Кутикула с густым покровом из коротких или длинных волосков или шипов (при отсутствии последних кутикула несет чешуевидные выросты). Субдорсальных щетинок больше, чем субвентральных. Последнее кольцо с терминальной парой щетинок. На хвосте имеются крошечные латеральные поры, расположенные на предпоследнем или последнем кольцах. Семенник один.

Ключ для определения родов *Greeffiellinae*

1(2). Соматические щетинки различаются между собой. Самки с субвентральными щетинками. Кутикула покрыта короткими волосками ... *Progreeffiella*

2(1). Соматические щетинки выглядят одинаково. Субвентральные щетинки у самок отсутствуют. Кутикула без волосков или с длинными волосками и шипами, реже с короткими волосками ... 3

3(4). Кольца кутикулы (по крайней мере, в задней части тела) несут чешуевидные выросты. Копуляторный аппарат с небольшим, параллельным спикулам, рульком. Голова без волосков. Головные щетинки хорошо заметны на фоне головы ...

Calligyris

4(3). Все кольца несут волоски или шипы, но лишены чешуевидных выростов. Копуляторный аппарат без рулька. Голова обычно покрыта волосками, на фоне которых головные щетинки иногда едва различимы ... 5

5(6). Между кольцами расположен поперечный ряд крошечных палочковидных структур. 4 щетинковидных волоска расположены по бокам кончика хвоста ...

Greeffiellopsis

6(5). Поперечные ряды палочковидных структур и щетинковидные волоски по бокам кончика хвоста отсутствуют ... 7

7(8). Кольца кутикулы несут крошечные волоски, часто видимые только в оптическом разрезе ... ***Napalomus***

8(7). Кольца кутикулы несут длинные волоски или шипы ... ***Greeffiella***

Глава 7. ПОДСЕМЕЙСТВО TRICOMINAE LORENZEN 1969

Диагноз. Desmoscolecidae. Субдорсальных щетинок меньше, чем субвентральных. Кутикула лишена сплошного густого покрова из шипов или волосков. Семенников два.

Ключ для определения родов *Tricominae*

1(6). Кутикула с однородной кольчатостью, без конкреционного материала ... 2

2(5). Кутикула без бородавок ... 3

3(4). Кутикула с поперечными рядами волосовидных шипиков, без разделения на голые латеральные поля и покрытую шипиками кутикулу остальной части тела ...

Antarcticonema

4(3). Кутикула без волосовидных шипиков, разделена на латеральные поля, лишенные шипиков, и кутикулу остальной части тела, покрытую короткими плотными шипиками ... ***Protricomina***

5(2). Кутикула с бородавками ... ***Usarpnema***

6(1). Кольца кутикулы однородные или неоднородные, содержат конкреционный материал ... 7

7(8). Голова состоит из трех последовательно расширяющихся телескопических колец, отделенных от других колец кутикулы тела узким вставочным кольцом. Имеются четыре губных щетинки ... ***Desmotimmia***

8(7). Голова не дифференцирована, лишена кольчатости. Имеются губные папиллы (обычно шесть) и четыре головные щетинки ... 9

9(14). Кольца кутикулы покрыты конкреционным материалом неравномерно: конкреции образуют скопления или чешуйки вокруг шипиков или пор, расположенных продольными рядами или разбросанных хаотично ... 10

10(11). Кутикула с крупными скоплениями конкреционного материала вокруг волосовидных шипиков. Хвост с заметно удлиненным тонким концом ...

Desmotricoma

11(10). Конкреционный материал в виде рядов чешуек и не образует на кутикуле крупных скоплений; кутикула без волосовидных шипиков. Хвост без заметного удлинения на конце ... 12

12(13). Соматические щетинки двух типов: типичные (конические) и длинные щетинки субцилиндрической формы с притупленными расширенными концами...

Haptotricoma

13(12). Соматические щетинки типичные; крупные субцилиндрические щетинки, отличные от других щетинок, отсутствуют ... ***Paratricoma***

14(9). Кутикула с главными кольцами, равномерно покрытыми слоем конкреционного материала в виде десм ... 15

15(16). Главные кольца трикомоидные или квадрикомоидные, с кольцом с инверсией или без такового. Фаринкс субцилиндрический, часто с разделением на мышечную и железистую части, без терминальной эвагинации дорсального сектора ... *Tricoma*

16(15). Главные кольца квадрикомоидные, с кольцом с инверсией. Фаринкс состоит из передней цилиндрической части и задней части со сложным асимметричным расширением, или бульбусом, образованным разрастанием и эвагинацией дорсального сектора ... *Quadricomoides*

Род *Tricoma* Cobb 1894

Диагноз. Tricominae. Кутикула кольчатая, десмы покрыты секреторным материалом и чужеродными частицами и отделены друг от друга узкими промежутками (интерзонами), содержащими по одному кольцу кутикулы. Соматические щетинки сходного строения. Губная область с обособленными губами или без таковых. Губные папиллы расположены в один или два круга по шесть в каждом. Пищевод в основном цилиндрический, со слабым расширением вокруг ротовой полости.

Подрод *Tricoma* Cobb 1894 (рис. 1, 2)

Диагноз. Род *Tricoma*. Главные кольца трикомоидные, направление и инверсия формы колец не выражены. Голова треугольная. Последнее кольцо конической формы, без обособления передней цилиндрической части.

Подрод *Quadricoma* Filipjev 1922 (рис. 3)

Диагноз. Род *Tricoma*. Главные кольца квадрикомоидные, имеется единственное кольцо с инверсией формы. Голова четырехугольная. Последнее кольцо состоит из овальной или цилиндрической передней части и узкой спиннереты.

Согласно Декрамер (Decraemer, 1985), различия между *Tricoma* и *Quadricoma* невелики. Известны переходные формы: например, у *T. (Q.) pontica* последнее кольцо и спиннерета трикомоидные, у *T. (Q.) noffsingeriae* кольцо с инверсией выражено не всегда. Некоторые виды *Tricoma*, особенно с 34–42 кольцами, например, *T. apophysis*, *T. vincxae*, *T. pygmaea* по форме тела и последнего кольца напоминают *Quadricoma*. Кроме того, у таких видов кольца нередко имеют слегка угловатые края, хотя инверсия явно не выражена. Несмотря на отсутствие четкой границы между *Tricoma* и *Quadricoma*, во многих случаях эти формы легко различимы. В настоящей работе, как и у Декрамер (Decraemer, 1985), *Tricoma* и *Quadricoma* считаются подродами *Tricoma*.

Род *Quadricomoides* Decraemer 1976

Диагноз. Tricominae. Кутикула с квадрикомоидными кольцами. Соматические щетинки одинаковые, в основном парные, с мембраной вдоль всей их длины. Голова с триадальным передним концом и тремя губами, каждая из которых несет по две папиллы. Головные щетинки сходны с соматическими. Пищевод состоит из передней цилиндрической и задней частей. Последняя со сложным асимметричным разрастанием (бульбусом), начинающимся на уровне нервного кольца или сразу позади него. Просвет пищевода смещен вентрально.

Род *Haptotricoma* Lorenzen 1977 (рис. 6)

Диагноз. Tricomininae. Кутикула состоит более чем из 80 колец, каждое из которых несет поперечный ряд коротких мелких шпиков, иногда окруженных скоплениями секреторного материала, формирующими чешуйки. Чешуйки могут быть расположены в виде нескольких продольных рядов, иногда кутикула покрыта ровным сплошным слоем напластований из секреторного материала и «посторонних» включений. Характерно наличие крупных тубулярных щетинок, расположенных в задней части тела.

Глава 8. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ДЕСМОСКОЛЕЦИД

Родство десмосколецид с другими группами нематод до сих пор остается неясным. На протяжении длительного времени этот вопрос поднимался многими нематологами. Витиелло и Де Конинк (Vitiello & De Coninck, 1968), описавшие *Peresiana annulata* (ныне *Manueta annulata*), рассматривали этот вид как примитивную десмосколециду, связанную с родом *Haliplectus* Cobb 1913. Наиболее важными общими признаками они считали кольчатую кутикулу с четырьмя рядами субмедианных щетинок на ножках, расположение ануса на кончике папиллы. *Peresiana* была помещена в новое подсемейство Peresianinae и вместе с подсемейством Meyliinae отнесена к семейству Meyliidae. Витиелло и Де Конинк считали *Peresiana* связующим звеном (через *Meylia* Gerlach 1956) между примитивными десмосколецидами и ареолаймидами. В различных схемах этот род считался связующим звеном между ареолаймидами и десмосколецидами. В качестве возможной переходной формы рассматривалась *Desmotimmia mirabilis* (Timm 1961) Freudenhammer 1975, отличающаяся от других десмосколецид положением амфидов позади головы.

Положение мейлиид в системе нематод и возможное их родство с настоящими десмосколецидами до сих пор остаются спорными вопросами. Декрамер (Decraemer, 1977), как и ранее Тимм (Timm, 1970) и Фройденхаммер (Freudenhammer, 1975), в противоположность Андраши, считала мейлиид более близкими к монхистеридам, чем к десмосколецидам. Однако впоследствии Декрамер и Йенсен (Decraemer & Jensen, 1981, 1982) стали относить их к десмосколецидам. Лоренцен (Lorenzen, 1981) относил Meyliidae к десмосколецидам на основании следующих признаков: наличия обособленных оснований головных щетинок, сходства кутикулярных шпиков некоторых мейлиид (*Bouchierius*) с аналогичными структурами ряда десмосколецид (таких, как *Paratricoma*, *Hapalomus*, ювенильные стадии *Desmoscolex*), сходства формы тела мейлиид с некоторыми Tricomininae. Чесунов (Tchesunov, 1994), основываясь на новых данных, сближает мейлиид (Meyliidae De Coninck 1965) с циартонематидами (Cyartonematidae Tchesunov 1990) и помещает их в одно надсемейство Meylioidea Tchesunov 1994, которое он относит к Leptolaimina. Такие признаки, как строение пищевода, гонад, форма амфидов, треугольная форма головы, наличие псевдоцеломоцитов, форма хвоста сближают *Cyartonema* с мейлидами. Вместе с тем Meyliidae отличаются от настоящих десмосколецид строением пищевода, типом гонад у самок, наличием крупных псевдоцеломоцитов, слепо заканчивающейся кишкой. В расположении соматических щетинок у мейлиид нет какой-либо упорядоченности, все щетинки одинаковые и не образуют пары на одних и тех же кольцах. У мейлиид иногда видна внутренняя спирализация

амфида, отсутствующая у десмосколецид. В настоящей работе мейлииды не включены в состав отряда *Desmoscolecida*.

Представляется весьма вероятным, что предковая форма десмосколецид обладала кутикулой с однородной кольчатостью, без какой-либо дифференциации и конкреций, с одинаковыми соматическими щетинками. Расположение щетинок, по мере их упорядочения, изменялось в сторону уменьшения общего их числа и появления пар щетинок на одном и том же или близких друг другу кольцах. Далее произошло разделение десмосколецид на трикомондную и десмосколекоидную ветви. В первом случае сокращение числа щетинок шло так, что большая их часть сохранялась на брюшной стороне, во втором, напротив, число брюшных щетинок сокращалось в большей степени, а спинные щетинки претерпели видоизменение и специализацию. У ряда трикомондных форм также вторично происходила дифференциация соматических щетинок, которая приводила к формированию крупных щетинок, резко отличающихся по форме и размерам от типичных щетинок (*Antarcticonema*, *Haptotricoma*). Разделению на трикомондную и десмосколекоидную ветви также соответствует наличие единственного семенника у *Desmoscolecinae* и двух семенников у *Tricominae*.

Глава 9. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДЕСМОСКОЛЕЦИД

Вплоть до настоящего времени об изменчивости десмосколецид известно немного. Некоторые примеры изменчивости, связанные с таксономией, приведены Декрамер (Decraemer, 1978, 1979, etc.). Хотя описано много видов, описания часто основаны на небольшом числе особей каждого вида. Во многих случаях установление синонимии некоторых видов невозможно без учета различий, как на межвидовом, так и на внутривидовом уровне.

Изменчивость по числу главных колец известна у *D. demerarae*, *D. paralongisetosus*, *D. laevis*. От 25 до 29 колец характерно для *D. vinealis*. Интересный пример изменчивости представляет различное число главных колец у разных особей *D. abyssorum*, что ранее не отмечалось ни для *D. abyssorum*, ни для близкого вида *D. parabyssorum*. Среди пяти особей этого вида у двух самок обнаружено большее (18) число колец, у одной особи видны частичные главные кольца. Форма головы, как и положение головных щетинок, в пределах вида практически не различается.

Внутривидовая изменчивость десмосколецид рассмотрена автором на примерах *D. falcatus*, *D. petaloides* и *T. (Q.) noffsingeriae* из Белого моря. Длина тела *D. falcatus* (34 экземпляра) меняется от 234 до 378 мкм, причем большая часть (20 из 34, или около 59%) особей имеет длину в диапазоне 310–340 мкм (среднее значение 327 мкм, среднеквадратичное отклонение $\sigma = 27$). Длина последнего кольца 20–40 мкм (т. е. крайние значения различаются вдвое), но большинство (21 особь из 34, или 64%) имеют последнее кольцо длиной 25–30 мкм. У *Desmoscolex (Desmolorenzia) albinaris* sp. n. длина тела 328–564 мкм, в среднем 457 мкм ($\sigma = 61$). Хорошо заметны внутривидовые различия по форме главных колец, которая меняется от квадратикомондной до десмосколекоидной (без направления колец и инверсии). У *D. petaloides* длина тела 257–414 мкм, в среднем 317 мкм, $\sigma = 39$ (измерена 31 особь вида). При сопоставимом объеме выборки (31 экземпляр *D. petaloides*, 34 экземпляра *D. falcatus*) последний вид дает меньший разброс значений длины: $\sigma = 27$ (против 39 у *D. petaloides*). У *T. (Q.) noffsingeriae* длина тела

302–551 мкм (29 особей), в среднем 424 мкм ($\sigma = 56$). Таким образом, длина тела может меняться в довольно широком диапазоне. Из литературы известно (Decraemer, 1978, 1998), что в подроде *Quadricoma* наиболее изменчива по длине тела *T. (Q.) cobbi* (191–595 мкм).

Установлено, что форма последнего кольца *D. falcatus* довольно постоянна среди особей этого вида: так, у всей особей последнее кольцо состоит из покрытой десмой цилиндрической и голой конической частей. Это относится и к некоторым другим видам. Например, *D. laevis*, изученный по материалу из Черного, Белого морей и Новой Гвинеи имеет последнее кольцо сходной формы. С другой стороны, у *Desmoscolex (Desmolorenzia) albimaris* sp. n. форма последнего кольца оказалась куда более изменчивой в пределах одной популяции из Белого моря: встречались особи как с почти коническим, так и с более двураздельным последним кольцом.

Расположение соматических щетинок в различной степени подвержено внутривидовой изменчивости: у одних видов оно относительно постоянно, у других в пределах вида меняется в различном диапазоне. Показано, что число субдорсальных щетинок в пределах вида более постоянно, чем число субвентральных щетинок. У *D. petaloides* автором впервые обнаружены три субвентральных щетинки на одном кольце: на 10 кольце слева видны следующие друг за другом щетинки. Впервые отмечено необычное расположение щетинок у особей черноморской популяции *D. laevis*: в субдорсальном положении обычно имеется пара щетинок на 6 кольце, хотя у известных 17-кольчатых видов *Desmoscolex* субдорсальные щетинки обычно расположены на нечетных кольцах (за исключением 16 кольца).

Глава 10. ЭЛЕКТРОННАЯ МИКРОСКОПИЯ

Сканирующая электронная микроскопия

Кутикула. У *D. abyssorum* отчетливо видны главные кольца и интерзоны между ними: кутикула главных колец снаружи выглядит состоящей из многоугольных частиц неправильной формы, сцементированных друг с другом в сплошной слой десмы. В интерзоне несколько малых колец. Кутикула интерзон выглядит относительно гладкой. Иногда видны частичные десмы, сформированные тем же материалом, что и десмы главных колец. Они расположены между настоящими главными кольцами в передней части тела и закрывают собой интерзоны.

У *Tricoma similis* кутикула состоит из 83 трикомонидных колец, образованных ровным слоем секреторного происхождения.

У *Quadricoma* sp., как и у других десмосколецид, при исследовании методами СЭМ хорошо выражена кольчатость интерзон. При этом в интерзонах на уровне середины тела видно несколько колец, плохо заметных в световой микроскоп.

Голова. Строение головы средствами СЭМ изучено для следующих видов: *Desmoscolex abyssorum* Decraemer 1984, *Quadricoma* sp., *Tricoma* sp., *Tricoma similis* Cobb 1912. В апикальном положении можно рассмотреть структуры, не различимые или различимые с трудом в оптический микроскоп. Так, шесть губных папилл были достоверно обнаружены и изображены далеко не у всех видов из-за своих малых размеров и сложности наблюдения головы в апикальном положении. Для таких видов по данным световой микроскопии установлено расположение

головных сенсилл в два круга: шесть губных папилл первого круга и четыре головных щетинки второго круга. Эти данные находят подтверждение при изучении *D. abyssorum*. Сверху губная область этого вида имеет форму круга, контур которого образует гребень, несколько выступающий над ее слегка вогнутой поверхностью. В центре круга расположено ротовое отверстие, окруженное шестью складчатыми долями, каждая из которых покрыта овальными или продолговатыми структурами, описанными Шираяма и Хоупом (Shirayama & Nore, 1992) под названием туберкул. Эти туберкулы покрывают каждый из шести секторов и сосредоточены вокруг губных папилл конической формы.

В апикальном положении в строении головы *Quadricoma* sp. прослеживаются некоторые черты, общие с *D. abyssorum*: шесть секторов вокруг ротового отверстия, шесть губных папилл, наличие туберкул. Ротовое отверстие находится в центре округлого углубления, разделенного губными папиллами и прилегающими к ним областями на шесть секторов, каждый из которых покрыт многочисленными туберкулами. Губные папиллы конические, щетинковидные, загнуты апикальными концами внутрь (в сторону рта). Каждая из этих папилл находится внутри небольшого углубления, отделенного приподнятыми краями от смежных с ним секторов губной области.

У *Tricoma* sp. отмечено шесть губ, каждая из которых усеяна туберкулами в форме бугорков, особенно плотно расположенных вокруг губных папилл, которые, в отличие от *D. abyssorum* и *Quadricoma* sp., не имеют щетинковидную форму. При этом на губах вокруг каждой из папилл имеется небольшое округлое углубление. При виде сбоку голова *T. similis* имеет такую же форму, как и при наблюдении в световой микроскоп. Контур амфида имеет нерезкую границу. Головные щетинки расположены на крупных ножках, являющихся выростами кутикулы. Каждая головная щетинка с двух сторон обрамлена мембраной.

Новые данные согласуются с имеющимися представлениями о наружном строении десмосколецид. У всех изученных особей подтверждено расположение губных папилл в виде одного круга. Предположение Шираямы и Хоупа (Shirayama & Nore, 1992) о специфичности туберкул для рода *Desmoscolex* не находит подтверждения: подобные структуры, хотя и несколько различной формы, обнаружены, наряду с *D. abyssorum*, у видов *Tricoma* и *Quadricoma*.

Трансмиссионная электронная микроскопия

Кутикула (рис. 7). Главные кольца снаружи покрыты слоем напластований из посторонних включений и цементирующего их материала. Форма десм меняется от переднего конца тела к заднему и вполне соответствует данным световой микроскопии. На продольном срезе можно видеть отростки кутикулы, отделяющие десмы от интерзон и придающие им (наряду с полостями между слоями кутикулы) характерную форму и направление. Структура кутикулы различается между главными кольцами и интерзонами.

Кутикула интерзон состоит из тонкой эпикутикулы и двух слоев, лучше различимых на продольных срезах (граница между этими слоями не везде видна четко). Толщина внутреннего слоя от 0,3 до 0,6 мкм в зависимости от расположения. Наружный слой около 0,4 мкм толщиной, выглядит более светлым и имеет почти однородную структуру. Местами, только на продольных срезах, видны следы поперечной исчерченности в самой наружной части этого слоя.

Наружный слой продолжается вдоль тела и проникает в главные кольца, где он расположен под эпикутикулой. Хотя он и присутствует под десмами, наибольшей выраженности достигает в интерзонах. Внутренний слой под десмами отслаивается от наружного так, что образуются пустоты между этими слоями, и выражен слабо. В главных кольцах этот слой лучше сохраняется вблизи переднего и заднего краев кольца. Средняя часть каждого главного кольца сформирована эпикутикулой и наружным слоем. В интерзонах внутренний слой (не всегда) может подразделяться на 4–5 слоев сходной мощности (0,09–0,16 мкм каждый) и структуры. Чередующиеся полосы электронно-плотного и электронно-светлого вещества различимы внутри каждого такого подслоя. Внутренний слой может прерываться (либо развит очень слабо) на уровне середины главных колец, где он лежит под десмами. Присутствие следов радиальной исчерченности в наружном слое под эпикутикулой является признаком гомологии с экзокутикулой, чередующиеся светлые и темные полосы внутреннего слоя напоминают мезокутикулу. Таким образом, наружный слой можно рассматривать как экзокутикулу, а внутренний как мезоэндокутикулу. Между наружным и внутренним слоями кутикулы образуются пустоты, особенно хорошо выраженные в средней части тела и уменьшающиеся в размерах в направлении переднего конца и хвоста.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

1. Произведена переоценка таксономической значимости признаков, используемых в систематике рода *Desmoscolex*. Ведущая роль в определении видов, наряду с числом колец, принадлежит признакам головы: ее форме, соотношению длины и ширины, форме амфидов, строению и положению головных щетинок, а также хвоста и последнего кольца. Вспомогательная роль отводится длине спикул, расположению соматических щетинок, морфометрии.
2. Впервые составлен оригинальный определительный ключ для всех известных валидных видов подрода *Desmoscolex*. Приведены определительные ключи для всех основных таксонов десмосколецид: от подсемейств до видов.
3. Получены данные по внутривидовой изменчивости *Desmoscolex petaloides*, *D. falcatus*, *D. laevis*, *Desmoscolex (Desmolorenzia) albimaris*, *Tricoma (Quadricoma) noffsingeriae* по большинству признаков, используемых в таксономических целях.
4. Описан 41 вид десмосколецид из различных районов Мирового Океана, 15 среди которых являются новыми для науки. 15 видов впервые отмечено из новых местонахождений. Перечень описанных видов приведен ниже.
5. Десмосколециды, представленные новым для науки видом *D. paramembranifer* sp. n., впервые найдены в Каспийском море.
6. С помощью сканирующей электронной микроскопии изучено внешнее строение головного конца представителей каждого из наиболее крупных таксонов: *Desmoscolex*, *Tricoma*, *Quadricoma* (*Desmoscolex abyssorum*, *Quadricoma* sp., *Tricoma similis*, *Tricoma* sp. 1, *Tricoma* sp. 2). Показано, что головные сенсиллы у изученных видов расположены в два круга: шесть губных папилл или коротких щетинок в первом, четыре головных щетинки

во втором круге. В губной области описаны туберкулы вокруг губных папилл, причем для видов *Tricoma* и *Quadricoma* впервые.

7. Кутикула *Quadricoma* sp. изучена посредством трансмиссионной электронной микроскопии. Показано, что кутикула состоит из эпикутикулы и двух слоев, которые расходятся, формируя полость под десмами главных колец.

Список описанных в диссертации видов десмосколецид

Род *Desmoscolex*

Подрод *Desmoscolex*

- 1) *Desmoscolex (Desmoscolex) abyssorum* Decraemer 1984
- 2) *D. (D.) anteramphis* sp. n.
- 3) *D. (D.) asetosus* Decraemer 1974
- 4) *D. (D.) balticus* Lorenzen 1971
- 5) *D. (D.) decraemerae* Soetaert 1989
- 6) *D. (D.) falcatus* Lorenzen 1972
- 7) *D. (D.) frigidus* Timm 1978
- 8) *D. (D.) labiosus* Lorenzen 1969
- 9) *D. (D.) laevis* Kreis 1926
- 10) *D. (D.) obscurus* Bussau 1993
- 11) *D. (D.) parabathyalis* sp. n.
- 12) *D. (D.) paralapilliferus* sp. n.
- 13) *D. (D.) paramembranifer* sp. n.
- 14) *D. (D.) petaloides* Lorenzen 1972
- 15) *D. (D.) quadricomoides* Timm 1970
- 16) *Desmoscolex (Desmoscolex) aff. velifer* Timm 1970

Подрод *Desmolorenzia*

- 17) *Desmoscolex (Desmolorenzia) albimaris* sp. n.
- 18) *D. (D.) laticauda* sp. n.
- 19) *D. (D.) microseta* sp. n.

Род *Greeffiella*

- 20) *Greeffiella longiseta* Bussau 1993
- 21) *Greeffiella* sp.

Род *Tricoma*

Подрод *Tricoma*

- 22) *Tricoma (Tricoma) albimaris* Decraemer & Tchesunov 1996
- 23) *T. (T.) blomei* Decraemer 1996
- 24) *T. (T.) islandica* Kreis 1963
- 25) *T. (T.) longicauda* sp. n.
- 26) *T. (T.) maldiviensis* sp. n.
- 27) *T. (T.) paradimorpha* sp. n.
- 28) *T. (T.) paralucida* Decraemer 1987
- 29) *T. (T.) pseudocapitata* sp. n.
- 30) *T. (T.) pygmaea* Soetaert & Decraemer 1989
- 31) *T. (T.) rubrimaris* sp. n.
- 32) *Tricoma (Tricoma) aff. longirostris* (Southern 1914)
- 33) *T. (T.) similis* Cobb 1912

Подрод *Quadricoma*

34) *Tricoma (Quadricoma) cobbi* (Steiner 1916) Filipjev 1922

35) *T. (Q.) loricata* Filipjev 1922

36) *T. (Q.) noffsingeriae* Decraemer 1977

37) *T. (Q.) papillata* Decraemer 1977

38) *T. (Q.) paranoffsingeriae* sp. n.

39) *T. (Q.) scanica* (Allgén 1935) Timm 1970

Род *Quadricomoides*

40) *Quadricomoides bathyalis* sp. n.

Род *Haptotricoma*

41) *Haptotricoma neozealandica* sp. n.

Перечень видов, отмеченных в новых местообитаниях

1) *Desmoscolex abyssorum* Decraemer 1984. Белое море.

2) *D. (D.) asetosus* Decraemer 1974. Белое море.

3) *D. (D.) balticus* Lorenzen 1971. Белое море.

4) *D. (D.) falcatus* Lorenzen 1972. Белое море.

5) *D. (D.) frigidus* Timm 1978. Белое море.

6) *D. (D.) laevis* Kreis 1926. Белое море. Новая Гвинея.

7) *D. (D.) quadricomoides* Timm 1970. Белое море.

8) *Tricoma (Tricoma) blomei* Decraemer 1996. Белое море.

9) *T. (T.) islandica* Kreis 1963. Белое море.

10) *T. (T.) paralucida* Decraemer 1987. Вьетнам.

11) *T. (T.) pygmaea* Soetaert & Decraemer 1989. Белое море.

12) *Tricoma (Quadricoma) cobbi* (Steiner 1916) Filipjev 1922. Вьетнам.

13) *T. (Q.) noffsingeriae* Decraemer 1977. Белое море.

14) *T. (Q.) papillata* Decraemer 1977. Белое море.

15) *T. (Q.) scanica* (Allgén 1935) Timm 1970. Белое море.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Kovalyev S. V., 2003. The cuticle structure of *Tricoma* sp. (Nematoda: Desmoscolecida) // Russian Journal of Nematology, 11(2). P. 140

Kovalyev S. V. & A. V. Tchesunov, 2003. On the taxonomy and ultrastructure of Microlaimidae (marine Chromadoria) // Russian Journal of Nematology, 11 (2). P. 140

Kovalyev S. V., 2005. New data on desmoscolecids from the White Sea // Russian Journal of Nematology, 13 (2). P. 150

Kovalyev S. V., 2005. On the variability of desmoscolecids (Nematoda, Desmoscolecida) // Russian Journal of Nematology, 13(2). P. 150

Kovalyev S. V. & A. V. Tchesunov, 2005. Taxonomic review of microlaimids with description of five species from the White Sea (Nematoda: Chromadoria) // Zoosystematica Rossica, 14(1). P. 1-16.

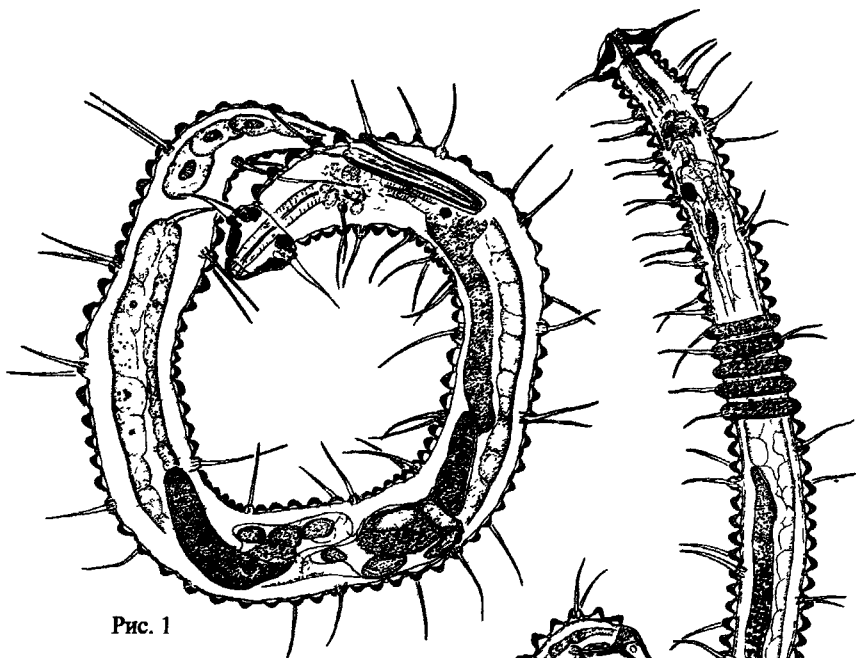


Рис. 1

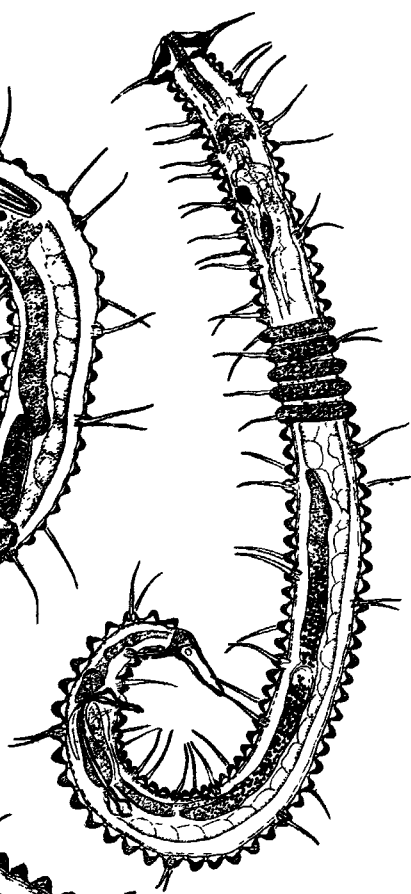


Рис. 2

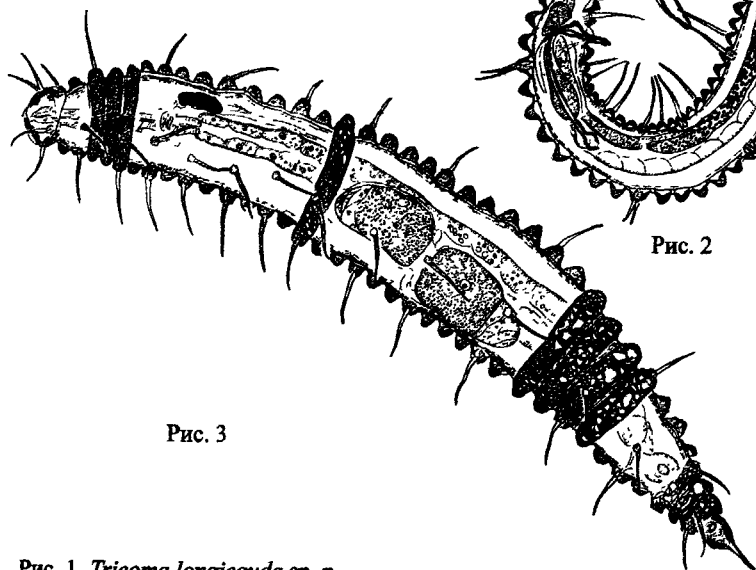


Рис. 3

Рис. 1. *Tricoma longicauda* sp. n.

Рис. 2. *Tricoma pseudocapitata* sp. n.

Рис. 3. *Tricoma (Quadricoma) cobbi* (Steiner 1916) Filipjev 1922

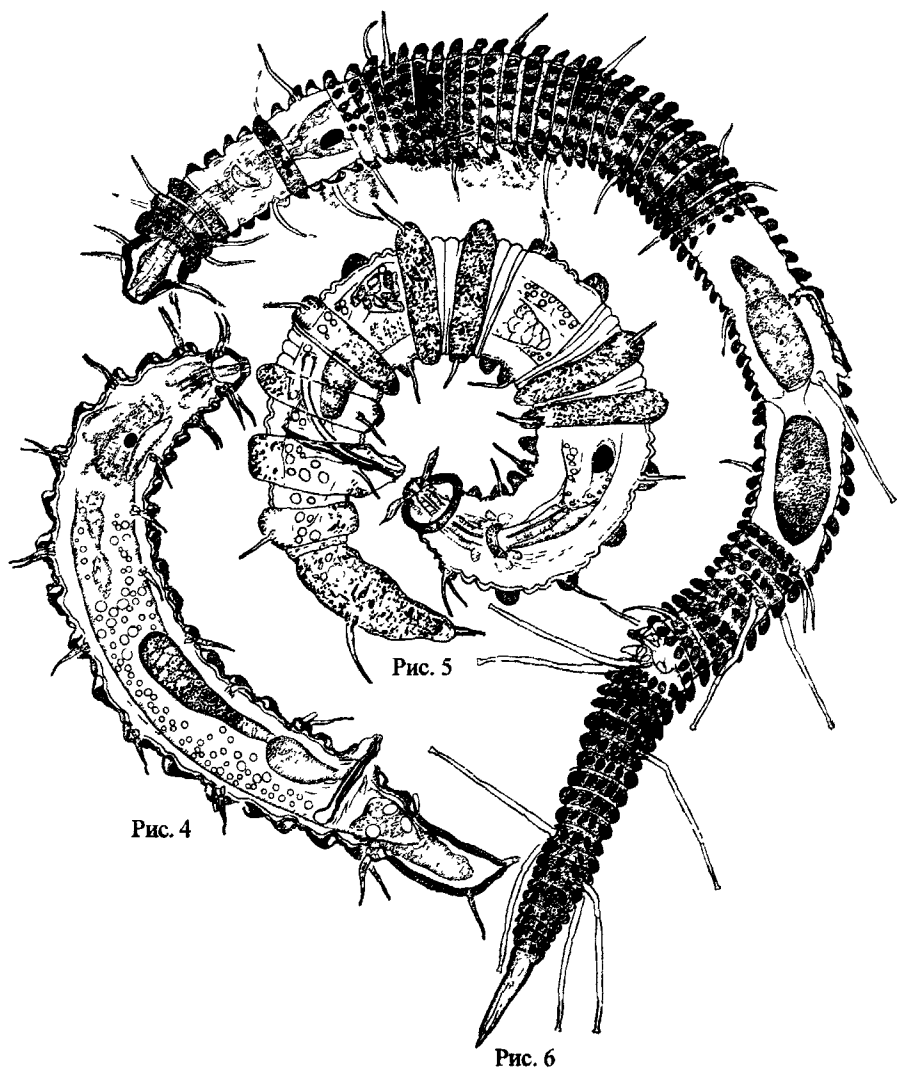


Рис. 4. *Desmoscolex (Desmolorenzia) laticauda* sp. n.

Рис. 5. *Desmoscolex paramembranifer* sp. n.

Рис. 6. *Haptotricoma neozealandica* sp. n.

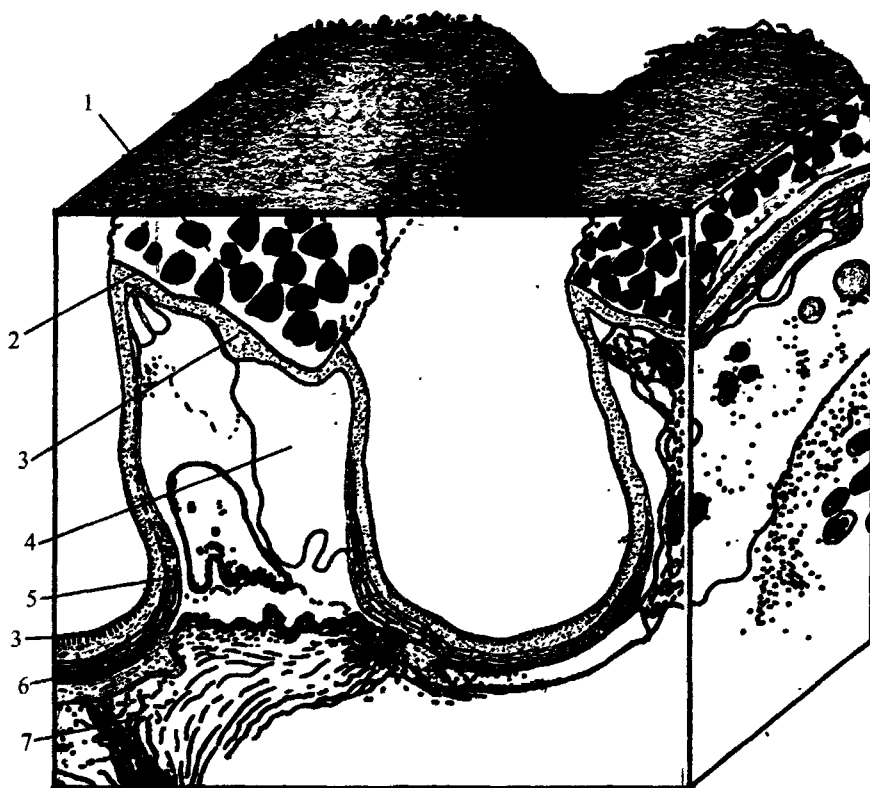
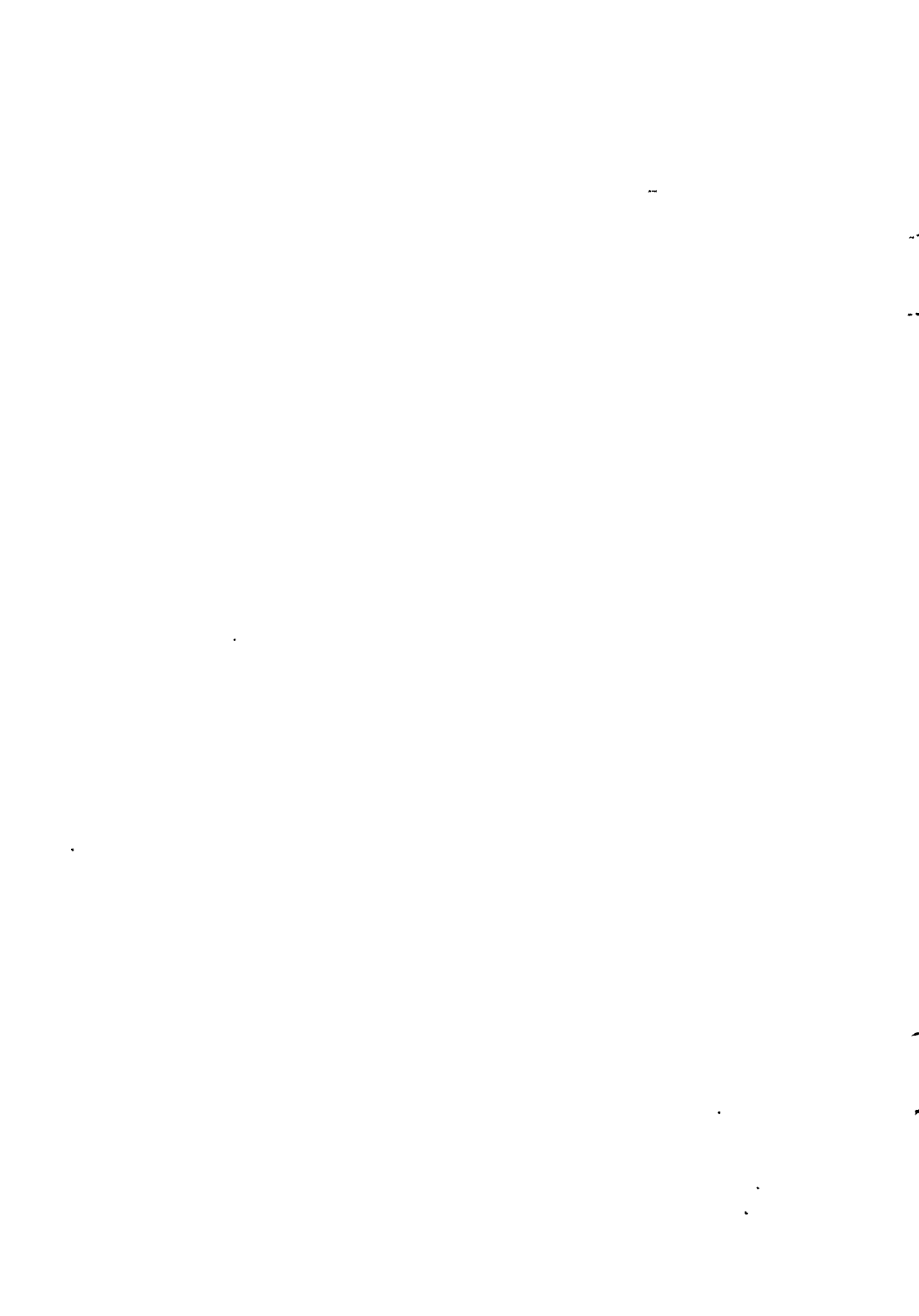


Рис. 7. Схема строения кутикулы *Quadricoma* sp.
по данным ТЭМ.

Обозначения:

- 1) десма;
- 2) эпикутикула;
- 3) наружный слой;
- 4) полость между слоями кутикулы;
- 5) внутренний слой;
- 6) базальная пластинка;
- 7) пучки фибрилл.



Принято к исполнению 31/10/2005
Исполнено 01/11/2005

Заказ № 1194
Тираж: 100 экз.

ООО «11-й ФОРМАТ» ИНН 7726330900
Москва, Варшавское ш., 36
(095) 975-78-56
(095) 747-64-70
www.autoreferat.ru

№ 2 1 4 0 4

РНБ Русский фонд

2006-4

20030