

Эволюция супплементарного аппарата тобрилид (Nematoda: Enoplida, Tobrilidae)

С.Я. Цалолихин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия.
e-mail: nematoda@zin.ru

РЕЗЮМЕ: Эволюция супплементарного аппарата тобрилид направлена в сторону сокращения числа супплементов и интенсификации их функций в соответствии с принципом олигомеризации гомологичных органов Догеля. В результате этого процесса устанавливается оптимальное соотношение между кольцом захвата самца, которое образуется в момент копуляции, когда самец обвивает самку преклоакальной частью своего тела, где расположены супплементы, и окружностью тела самки в области вульвы. Это соотношение (коэффициент σ/φ) в среднем для семейства равняется $1,18 \pm 0,06$. Низшие тобрилиды имеют более 6 супплементов, причем это число непостоянно в пределах вида. Процесс олигомеризации осуществляется путем редукции одного из средних супплементов. У высших тобрилид число супплементов, как правило, равно 6 (как исключение, встречаются даже виды с 5 супплементами, например, *Epitobrilus medius*). Иногда наблюдается редукция последнего 6-го супплементов (как, например, у *E. andrassyi*). Супплементарный ряд остается неолигомеризованным у тех видов, где самцы малочисленны. Анализируя величину коэффициента σ/φ , следует учитывать значительный полиморфизм популяций большинства видов тобрилид.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: нематоды, Tobrilidae, супплементарный аппарат, олигомеризация.

The evolution of the supplementary apparatus in tobrilids (Nematoda: Enoplida, Tobrilidae)

S.J. Tsalolikhin

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia.
e-mail: nematoda@zin.ru

SUMMARY: The evolution of the supplementary apparatus in tobrilid nematodes is directed towards a decline in the number of supplements and intensification of their functions (in accordance with Dogiel's principle of oligomerization of homologous organs). As a result of this process an optimum ratio is established between the capture ring of the male, which is formed at the moment of copulation (when the male winds the precloacal part of its body with the supplements around the female) and the circumference of the female body in the region of the vulva. This ratio (coefficient σ/φ) for the family is on the average 1.18 ± 0.06 . The lower tobrilids have more than 6 supplements. The process of oligomerization occurs due to reduction of one of the middle supplements. In the higher tobrilids the normal number

of supplements is constant and nearly always equals 6. As an exception there are species with 5 supplements, e.g. *Epitobrilus medius*. In the process of the evolution the reduction of the last weakly developed supplement 6 can be observed, e. g. in *E. andrassyi*. The supplementary row remains non-oligomerized in those species where there are fewer males than females. Analyzing the value of the coefficient σ^7/φ one should take into account the notable polymorphism of the populations of the majority of tobrilid species.

KEYWORDS: Nematodes, Tobrilidae, supplementary apparatus, oligomerisation.

Введение

Бедность внешней морфологии большинства групп пресноводных нематод затрудняет анализ их эволюционных преобразований. Наиболее пригодны для такого анализа лишь вторичные половые органы самцов: спикулы и супплементы. Роль этих органов в репродуктивной изоляции видов и, соответственно, в эволюции, очевидна, что делает их существенно значимыми в таксономических построениях. И спикулы, и супплементы – кутикулярные образования, служащие для большей эффективности процесса внутреннего оплодотворения самки. В разных группах нематод супплементы имеют разное строение. Чаще они представляют собой иннервированные папиллы, реже — экскреторные трубковидные органы, расположенные на брюшной стороне самца. Супплементы многочисленны в отрядах Dorylaimida и Mononchida, единичны в надсемействе Plectoidea отряда Plectida (хотя везде встречаются исключения) и немногочисленны у пресноводных представителей большинства семейств из отрядов Enoplida, Chromadorida, Araeolaimida. Наибольший интерес представляет супплементарный аппарат самцов семейства Tobrilidae из отряда Enoplida, у которых число супплементов невелико, а их строение и расположение служит важным таксономическим признаком. (Рис. 1).

Обсуждение

Структура супплементарного аппарата самцов тобрилид и связь ее с некоторыми характеристиками строения тела самок уже

обсуждалась ранее (Цалолихин, 1977, 1980, 1981, 1983). Основной вывод, содержащийся в этих работах, сводится к тому, что длина супплементарного ряда, от клоаки до последнего супплементы, связана с диаметром тела самки в области расположения вульвы. Вернее, диаметр кольца захвата, которое возникает в момент копуляции, когда самец обвивает самку задним участком своего тела, где располагаются супплементы, соответствует диаметру тела самки, лишь слегка его превышая (Рис. 2). Такое соотношение диаметров формируется в результате олигомеризации супплементарного аппарата, по мере эволюционного совершенствования семейства Tobrilidae.

У самцов низших тобрилид — роды *Tobrilus* и *Lamuania* Tsalolikhin, 1976 (Шошин; Шошина, 2002) — супплементы погруженные и число супплементов, как правило, превышает 6 и, при этом, колеблется в пределах вида от 6 до 10 и более, а у высших тобрилид с ежевидными супплементами это число вполне стабильно и обычно равно 6, хотя есть виды с 5 супплементами (*Eutobrilus antarcticus* Tsalolikhin, 1981, *Quasibrilus nanostomus* Tsalolikhin, 1976, *Epitobrilus medius* (G. Schneider, 1916), *Kurikania tsalolikhini* Shoshin, 1991) и с большим, нежели 6, числом супплементов, например, *Raritobrilus elephas* Andrassy, 1964 и *Peritobrilus peregrinator* (Tsalolikhin, 1983.) (К высшим тобрилидам следует относить и роды *Asperotobrilus* Shoshin, 1991 и *Semitobrilus* Tsalolikhin, 1981, где у самцов исходно ежевидные супплементы редуцированы.

Не вдаваясь в детали морфологии и систематики тобрилид, рассмотрим эволюцию

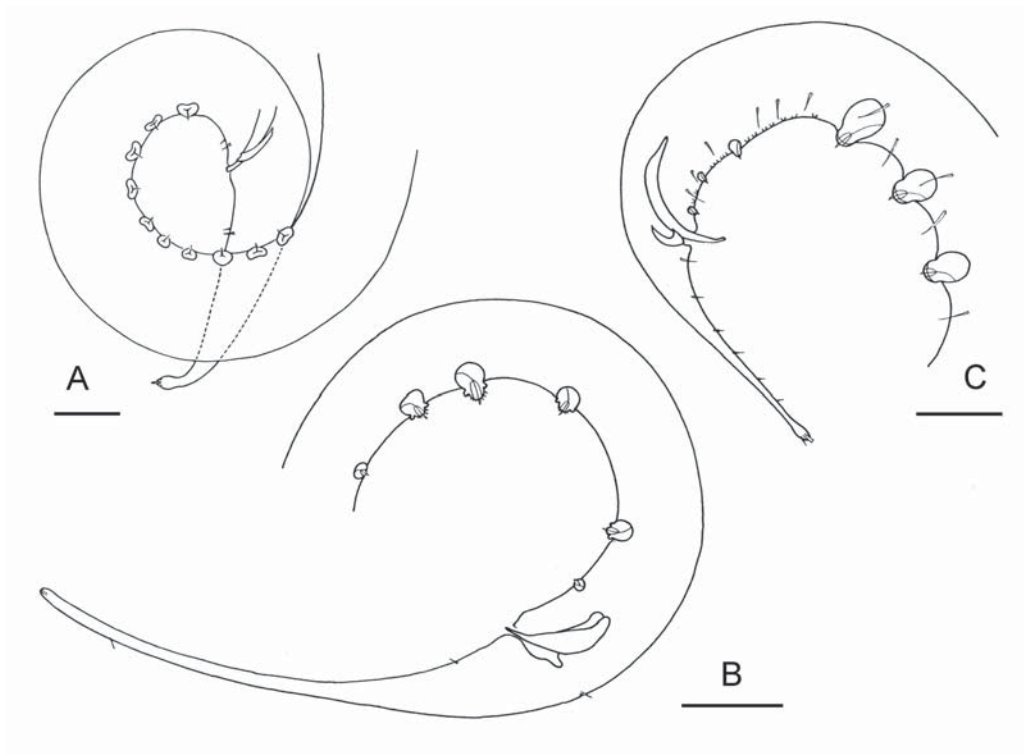


Рис. 1. Структура супплементарного аппарата различных тобрилид.
 А — *Tobrilus gracilis*; В — *Eutobrilus andrassyi*; С — *Neotobrilus breviductus*
 Масштаб: А, В, С — 40 мкм

Fig. 1. Structure of the supplementary apparatus of different tobrilids.
 А — *Tobrilus gracilis*; В — *Eutobrilus andrassyi*; С — *Neotobrilus breviductus*.
 Scale bars: А, В, С — 40 μ m.

супплементарного аппарата как такового. Следует уточнить, что под термином супплементарный аппарат понимается комплекс супплементарных органов (супплементов), связанных с ними нервных клеток, а также межсупплементных папилл и щетинок (если последние имеются). Супплементарный ряд — это количество супплементов и то расстояние, на котором они расположены от клоаки до последнего супплементы.

Предполагается (Цалолихин, 1980), что отдельные супплементы выполняют свою, определенную, функцию в процессе копуляции, что, очевидно, и является причиной дифференцировки супплементарного ряда тобрилид, в особенности у представителей

таких родов как *Neotobrilus* и *Eutobrilus* (Рис. 1). Филогенетически супплементарный аппарат представляет собой наиболее новую часть половой системы. Соответственно, и часть генома нематод, отвечающая за супплементарный аппарат, моложе, нежели другие его части. Здесь же следует отметить, что немательминты — первые животные в истории развития жизни на Земле, приобретшие на уровне типа облигатную раздельнополость. Надо полагать, что в геноме нематод сохраняются потенции к развитию обоих полов одновременно, или же самки имеют генетические элементы мужского полового аппарата, о чем говорит довольно часто встречающийся факультативный гермафродитизм с нормально разви-

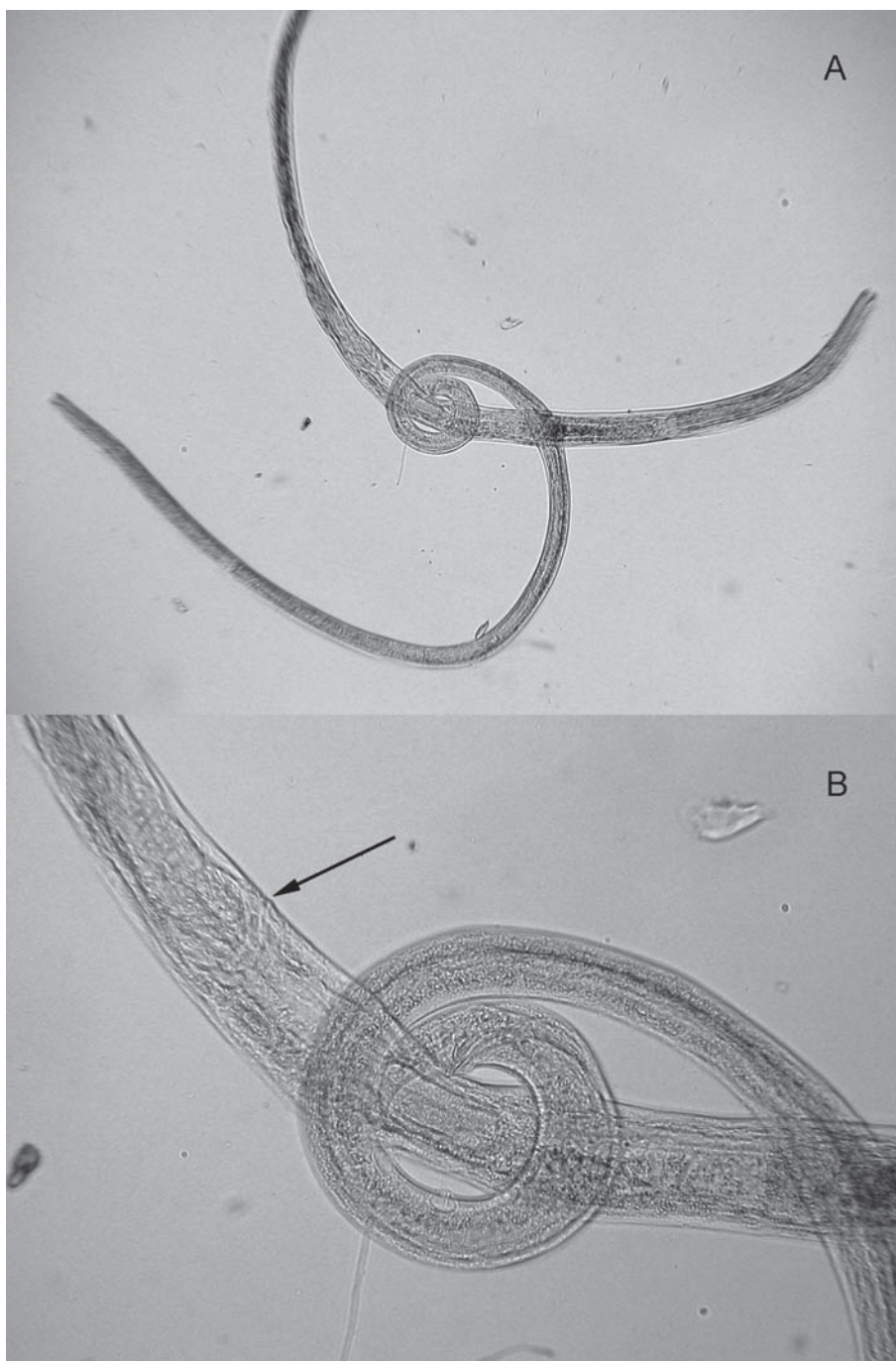


Рис. 2. Копуляция *Eutobrilus andrassy*.

A — общий вид процесса; B — кольцо захвата. Кольцо сжато не полностью; по мере продвижения его к вульве (стрелка), кольцо будет сжиматься сильнее.

Fig. 2. Copulation of *Eutobrilus andrassy*.

A — general view of the process; B — capture ring. The ring is not fully contracted; as it approaches the ring to vulva (arrow) the ring will be constricted more strongly.

той женской половой системой и элементами мужской половой системы в виде спикул и супплементов, но без семенников с протоками (Цалолихин, 1975). Впервые это явление было отмечено Daday (1905) на примере *Neotobrilus diversipa-pillatus* (Daday, 1905). Становление гетеросексуальности, очевидно, шло путем блокирования генов, контролирующих признаки того или иного пола, генами пола противоположного, чего не было у облигатно гермафродитных в типе предков нематод. Поскольку в известных случаях гермафродитизма признаки самца проявляются по-разному, вероятно разные части мужского полового аппарата находятся под контролем разных генов. Более того, не исключено, что у высших тобрилид разные супплементы находятся под контролем разных генов. Об этом говорит, например, то, что у обнаруженной в Байкале гермафродитной особи *Paratrilobus brevis* (Tsaloikhin, 1976) было отмечено развитие только двух супплементов, т.е. произошло лишь частичное блокирование (разблокирование) соответствующей части генома (Цалолихин, 1980).

В процессе эволюции наблюдается сокращение числа супплементарных органов самцов — эволюция супплементарного аппарата нематод представляет собой пример олигомеризации гомологичных (гомодинамных) органов. Под олигомеризацией понимается процесс уменьшения количества гомологичных и гомодинамных образований до некоторого определенного числа, связанный с интенсификацией функций системы (Догель, 1954; Боркин и др., 1971; Подлипаев и др., 1974; Городков, 1985).

При стабильности числа супплементов у высших тобрилид, все же иногда попадаются самцы с нарушенным числом супплементов. Так, у пятисупплементного вида *Epitobrilus medius* изредка (исключительно редко) можно обнаружить самца с 6 супплементами, а среди шестисупплементных видов *Eutobrilus andrassyi* (Altherr, 1963) или *E. delamarei* (Altherr, 1963) встречаются самцы с 7 супплементами; среди самцов шестисуп-

плементного вида *Brevitobrilus stefanskii* (Micoletzky, 1925) можно встретить самца с 5 супплементами. Увеличение числа супплементов по сравнению с нормой можно рассматривать в качестве некоего атавизма, а уменьшенное число — как наглядное проявление олигомеризации.

Семейство тобрилид включает виды, сильно различающиеся по своим размерам (от 1 мм — *Brevitobrilus stefanskii* до 4,8 мм — *Quasibrilus nannostomus*) и сравнение их супплементарных аппаратов затруднительно или просто невозможно (Рис. 3). Для анализа эволюции супплементарного аппарата тобрилид предлагается использовать относительные величины и выражать расстояния между супплементами в процентах к длине супплементарного ряда (SR).

Сравнение диаметра кольца захвата самцов с диаметром тела самок того же вида показывает, что они соотносятся друг с другом очень точно. В среднем эта величина (коэффициент σ^2/φ) равна $1,18 \pm 0,06$, то есть диаметр кольца захвата чуть больше диаметра тела самки. Такое превышение вполне объяснимо — супплементы заметно выдаются над поверхностью тела самца и, кроме того, самец не плотно охватывает самку в момент копуляции.

Следует отметить, что у аберрантных самцов *Epitobrilus medius*, *Eutobrilus andrassyi* и *Brevitobrilus stefanskii*, о которых говорилось выше, абсолютная длина их супплементарных рядов соответствует таковой самцов типичных (Табл. 1, Рис. 4). На рисунке хорошо видно, что общая длина супплементарного ряда не меняется ни при увеличении числа супплементов с 5 до 6 (*Epitobrilus medius*), или с 6 до 7 (*Eutobrilus andrassyi*), ни при уменьшении числа супплементов с 6 до 5 (*Brevitobrilus stefanskii*). При увеличении числа супплементов новый супплемент возникает в результате деления (удвоения) одного из средних супплементов. В случае сокращения числа супплементов исчезает один из средних супплементов, но не последний, дабы не нарушалась лимитированная диаметром тела самки длина всего суппле-

Таблица 1. Отношение длины супплементарного ряда самцов тобрилид к другим элементам строения (средние значения).

Table 1. Ratio of the length of the supplementary row in some tobrilid males to other elements of their structure (mean numbers).

Виды	n	L, мкм	L', мкм	Число суппле- ментов	SR, мкм	SR/L', % %	Диаметр кольца захвата, мкм	Диаметр тела самки, мкм	♂ /♀
<i>Epitobrilus medius</i> * (G. Schneider, 1916)	46	2083	1943	5	299	15	95	108	0,88
<i>Quasibrilus nannostomus</i> Tsalolikhin, 1976	5	4300	4005	5	564	14	179	152	1,18
<i>Eutobrilus andrassyi</i> * (Alther, 1963)	22	2063	1879	6 (5)	250 (210)	13 (12)	79 (67)	65	1,23 (1,03)
<i>Eutobrilus anguiculus</i> (Tsalolikhin, 1977)	5	4208	3728	6 (5)	340 (283)	9 (8)	108 (90)	77	1,40 (1,16)
<i>Eutobrilus japonicus</i> Gagarin, 2000	5	2015	1876	6 (5)	393 (346)	21 (18)	125 (110)	88	1,42 (1,25)
<i>Brevitobrilus stefanskii</i> * (Mikoletzky, 1925)	61	1272	1159	6	174	15	55	54	1,02
<i>Brevitobrilus graciloides</i> * (Daday, 1908)	33	1554	1414	6	176	12	56	60	0,93
<i>Paratrilobus grandipapilloides</i> Micoletzky, 1922	3	3300	2750	6	320	12	102	98	1,04
<i>Paratrilobus expugnator</i> (Tsalolikhin, 1976)	5	4800	4200	6	447	11	142	157	0,90
<i>Neotobrilus breviductus</i> (Loof et Riemann, 1976)	6	1248	1140	6	170	15	54	49	1,10
<i>Neotobrilus diversipapillatus</i> (Daday, 1905)	3	2171	2043	6	260	13	83	72	1,15
<i>Tobrilus aberrans</i> (W. Schneider, 1925)	9	1603	1490	6	179	12	57	70	0,81
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bastian, 1865)	8	2026	1897	8	290	15	94	67	1,40
<i>Tobrilus phantasus</i> Tsalolikhin, 1983	9	1420	1335	9	206	15	66	44	1,5
<i>Raritobrilus elephas</i> (Andrassy, 1964)	3	4030	3721	9	580	16	185	160	1,16
<i>Peritobrilus prodigosus</i> Shoshin, 1988	3	1800	1685	10	380	22	121	94	1,29

Таблица 1 (продолжение).
Table 1 (continuing).

<i>Peritobrilus peregrinator</i> Tsalolikhin, 1983	3	2000	1850	10	472	25	150	156	0,96
<i>Tobrilus undophylu</i> Shoshin, 1988	13	3240	3021	11	598	20	190	100	1,9
Средние значения для семейства	18	—	—	—	—	15±1	—	—	1,18 ± 0,06

L — длина тела самца; L' — длина тела самца без учета хвоста; SR — длина супплементарного ряда; ♂/♀ — отношение диаметра кольца захвата к диаметру тела самки.

* смешанные популяции, остальные виды представлены отдельными популяциями из конкретных водоемов.

В скобках даны показатели по условно укороченному супплементарному ряду.

L — male body length; L' — length of male body without tail; SR — length of supplementary row; ♂/♀ — ratio of capture ring diameter to female body diameter.

* mixed populations; the other species come from separate populations from different lakes.

In brackets are data on conventionally shortened supplementary row.

ментарного ряда. Литация* затрагивает один из средних супплементов, что может привести лишь к образованию нуль-супплемента. Вероятно, именно таким путем шло преобразование супплементарного аппарата многих тобрилид. Одновременно с этим шел процесс интенсификации функций отдельных супплементов, что привело к их значительному морфологическому развитию. Однако такой путь эволюционных преобразований супплементарного аппарата, не единственный. Весьма вероятно, что в ряде случаев олигомеризации подвергается не средняя часть (или не только средняя часть) супплементарного ряда, а конечная его часть. На это указывает то, что последний супплемент у многих видов высших тобрилид, в частности в роде *Eutobrilus*, очень маленький, редуцированный (Рис. 1), причем это особенно выражено, когда коэффициент ♂/♀ заметно превышает «стандартное» значение, например, у видов *E. anguiculus* (Tsalolikhin, 1977) или *E. japonicus* Gagarin, 2000 (Табл. 1). Если у таких видов из общей длины супплементарного ряда вычесть расстояние между V и VI, то оставшаяся длина SR (точнее коль-

цо захвата!) будет в должной степени соответствовать диаметру тела самки (Табл. 1). Последний маленький супплемент имеется и у других видов рода *Eutobrilus* с хорошо выраженным нуль-супплементом и с коэффициентом ♂/♀, близким к «стандартному». Очевидно, процесс совершенствования супплементарного аппарата тобрилид не завершен и можно ожидать олигомеризации супплементарного ряда некоторых видов за счет полной редукции последнего супплемента. В связи с этим интересно отметить, что вариабельность расстояний между супплементами у самцов тобрилид указывает именно на этот путь: наибольший коэффициент вариации (CV%) наблюдается как раз между двумя последними супплементами (Табл. 2).

Что касается низших тобрилид, то значительная их часть обладает не олигомеризованным супплементарным аппаратом с непостоянным числом супплементов, но с тенденцией к сокращению их числа, что закрепляется у ряда видов в качестве видового признака, например, у *Tobrilus aberrans* (Schneider, 1925). При этом следует отметить такой важный момент в механизме развития тобрилид как соотношение в популяции числа самцов и самок. В подавляющем большинстве случаев число самок значительно превосходит число самцов, например, у *Tobrilus*

* Литация — один из модусов олигомеризации — выпадение части элементов системы (от лат. litatio — жертвоприношение со счастливыми предзнаменованиями) (Поддипаев и др., 1974).



Рис. 3. Соотношение длины тела и супплементарного ряда самцов на примере некоторых видов тобрилид.

Fig. 3. Ratio of male body length and their supplementary row, an example of some tobrilid species.

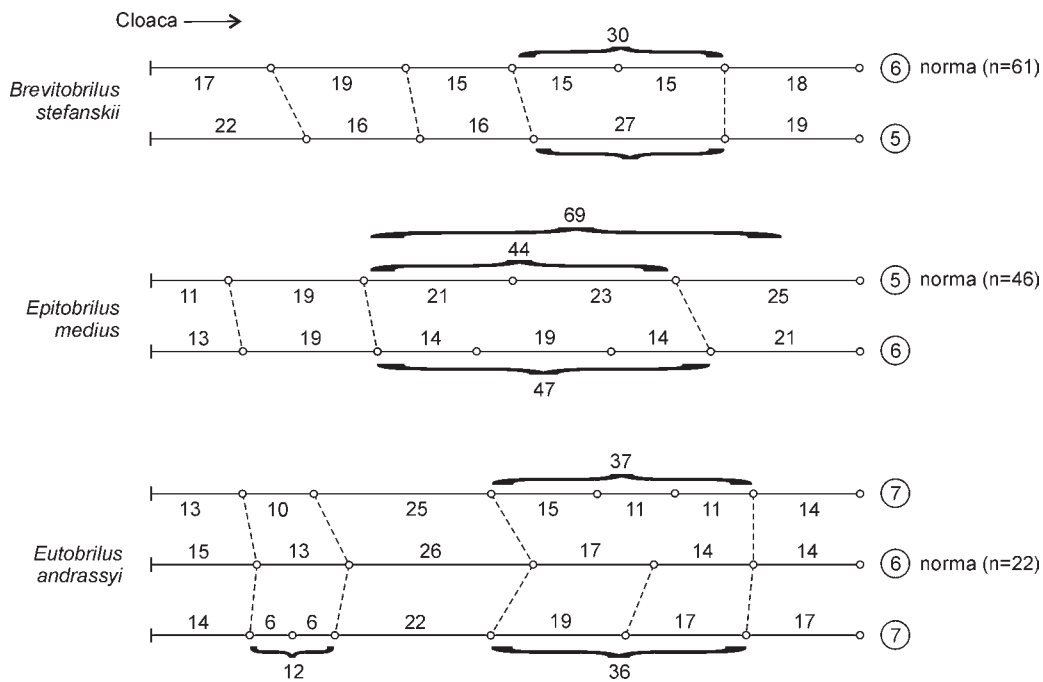


Рис. 4. Структура супплементарного ряда в норме и с нарушениями у некоторых видов тобрилид. Расстояния между супплементами выражены в процентах по отношению к длине супплементарного ряда; цифры в кружках указывают на число супплементов.

Fig. 4. The structure of the supplementary row in some tobrilid species (normal state and deviations from norm).

Distances between supplements are expressed as a percentage of length of the supplementary row; figures in circles show the number of supplements.

gracilis (Bastian, 1865). Нередко популяция представлена только самками, например, *T. helveticus* (Hofmaenner, 1914). Как правило, такое явление наблюдается у низших тобрилид с неолигомеризованным супплементарным аппаратом. Вернее будет сказать, что супплементарный аппарат остается неолигомеризованным у тех видов, где самцы малочисленны и роль их в популяции сни-

жена. Там же, где соотношение самцов и самок в популяции не выходит за пределы 1:5 и где, соответственно, давление отбора сильнее, супплементарный аппарат через механизмы олигомеризации совершенствуется с большей скоростью. Это относится и к шестисупплементным видам рода *Tobrilus*, например, *T. aberrans*. Эффект дифференцировки супплементарного ряда особенно силь-

Таблица 2. Вариабельность супплементарного ряда тобрилид (коэффициенты вариации относительных расстояний между супплеменстами — CV%)
 Table 2. Variability of tobrilids' supplementary row (coefficient of variation of relative distances between supplements — CV%)

Виды	n	cloaca-I	I-II	II-III	III-IV	IV-V	V-VI
<i>Epitobrilus medius</i>	46	13	13	13	7	13	-
<i>Eutobrilus andrassyi</i>	22	10	11	8	9	12	15
<i>Brevitobrilus stefanskii</i>	61	16	14	10	13	14	15
<i>Tobrilus aberrans</i>	9	10	10	10	14	11	17
Средние значения CV%		12	12	10	11	12	16

но выражен в роде *Neotobrilus*, где последние 3 супплементы очень сильно развиты, а первые сближены и сильно редуцированы (Рис. 1). Расстояние между этими двумя группами супплементов (нуль-супплемент) составляет не менее 30% от всей длины супплементарного ряда, в то время как в других родах, где наблюдается нуль-супплемент, он не превышает 25%. В роде *Neotobrilus* нуль-супплемент разделяет III и IV, а в роде *Eutobrilus* II и III. В тех родах, где нуль-супплемент выражен слабо, он обнаруживается у части самцов между I и II (или) между V и VI, как, например, в роде *Brevitobrilus*. Причина образования нуль-супплементов может быть только одна — физиологическая. Дело в том, что в момент копуляции нуль-супплемент приходится на участок тела самки, наиболее удаленный от ее полового отверстия, то есть этому участку соответствует наименее физиологически значимый участок супплементарного ряда. Это и приводит к выпадению одного из гомодинамных органов — возникает нуль-супплемент.

В связи с обсуждаемой проблемой стоит обратить внимание на вариабельность расстояний между супплеменстами (Табл. 2). Наименее вариабельными оказываются как раз нуль-супплементы, что указывает на закрепление этих параметров в генотипе, в отличие от более вариабельных рас-

стояний в конце супплементарного ряда, между V и VI, что подтверждает предположение об эволюционной тенденции к сокращению числа супплементов, не участвующих (или играющих незначительную роль) в половом процессе.

Иногда у видов рода *Eutobrilus* коэффициент ♂/♀ превосходит 1,18, но в этих случаях не следует забывать, что гетероморфность супплементарного ряда не заканчивается образованием нуль-супплементов, она проявляется еще и в малых размерах крайних супплементов (I и VI), т.е. крайние супплементы также подвергаются редукции.

Остается неясным, почему у ряда видов в разных родах тобрилид супплементарный ряд не имеет нуль-супплементов, или нуль-супплемент выражен очень слабо. В отношении пятисупплементного вида *Epitobrilus medius* можно предположить, что расстояние между супплеменстами его супплементарного ряда достаточно велики (в том числе и между III и IV), и составляют около 25% общей длины ряда, что соответствует «стандартному» нуль-супплементу большинства тобрилид. В случаях с многосупплементными видами, у которых число супплементов непостоянно и имеет тенденцию к сокращению, можно говорить о примитивном состоянии супплементарного ряда, где процесс олигомеризации только намечается.

Таблица 3. Соотношение (коэффициент σ/φ) диаметра кольца захвата самца (мкм) и диаметра тела самки (мкм).Table 3. Ratio (Coefficient σ/φ) of capture diameter of male (mkm) and body diameter of female (μm).

1. <i>Epitobrilus medius</i>				2. <i>Brevitobrilus stefanskii</i>				3. <i>Eutobrilus andrassyi</i>			
σ/φ	66	120	95	σ/φ	42	81	55	σ/φ	66	110	79
66	1,0	1,8		40	1,1	2,0		50	1,3	2,2	
155	0,4	0,8		72	0,6	1,1		88	0,7	1,3	
108			0,9	54			1,0	65			1,2
4. <i>Tobrilus aberrans</i>				5. <i>Tobrilus phantasia</i>				6. <i>Tobrilus undophylus</i>			
σ/φ	47	67	57	σ/φ	62	78	66	σ/φ	152	232	190
60	0,8	1,1		40	1,6	2,0		69	2,2	3,4	
85	0,6	0,8		48	1,3	1,6		114	1,3	2,0	
70			0,8	44			1,5	100			1,9

Жирным шрифтом выделены оптимальные коэффициенты σ/φ ; курсивом выделены средние для вида значения.

Optimum coefficient σ/φ is shown in bold; italics indicate average data for species.

При всем этом следует учитывать значительный полиморфизм популяции, выражающийся в разбросе многих морфологических характеристик самок и самцов. Так, диаметр тела самок колеблется от 66 мкм до 155 мкм у *Epitobrilus medius* или от 69 мкм до 144 мкм у *Tobrilus undophylus* Shoshin, 1988, а длина супплементарного ряда самцов — от 207 мкм до 378 мкм и от 480 мкм до 730 мкм у тех же видов, соответственно. Это дает возможность встречи наиболее соответствующих друг другу самцов и самок в тех популяциях, где число самцов достаточно велико (Табл. 3). Из Табл. 3 видно, что оптимальные коэффициенты σ/φ наблюдаются у видов *Brevitobrilus stefanskii* и *Eutobrilus andrassyi*, которые демонстрируют наилучшие соотношения как между «маленькими» самцами и самками, так и между «большими». Для *Epitobrilus medius* оптимум коэффициента σ/φ приходится только на соотношение «маленьких» самцов и самок. Это указывает на эволюционную тенденцию, ведущую к закреплению соответствующих морфологических признаков вида. Особи с другими признаками будут иметь меньше шансов оставить потомство. У *Tobrilus aberrans* наиболее благоприятное соотношение намечается

между «большими» самцами и «маленькими» самками. Здесь эволюция супплементарного ряда самцов опередила эволюцию самок. В будущем у этого вида можно ожидать заметного измельчения самок. У видов *Tobrilus phantasia* и *T. undophylus* проявляется тенденция к сокращению супплементарного ряда (олигомеризация!). Это видно по тому, что наилучшим образом подходят друг к другу «маленькие» самцы и «большие» самки. Ожидать большего утолщения самок оснований нет, так как «толщина» связана с общей длиной тела — основным параметром, на который замыкается большинство морфометрических характеристик нематод (Цалолихин, 1983). Большая пластичность популяции наблюдается там, где самцов много, а популяции (виды!) со значительным преобладанием самок более консервативны. В соответствии с концепцией Геодакяна (Геодакян, Шерман, 1971) о роли пола в эволюции гетеросексуальных видов, самцы тобрилид хорошо демонстрируют свою ведущую роль в этом процессе.

Относительно видов с нехарактерным строением супплементарного аппарата, таких, например, как *Peritobrilus heptopapillatus* (Joubert et Heyns, 1979), *P.*

naumovi (Tsalolikhin, 1981) и ряда других, какие-либо выводы делать сложно из-за ограниченности материала и отсутствия статистических данных.

Благодарности

Работа выполнена с использованием «Фондовой коллекции ЗИН РАН» (Рег.№.97-03-16) и при поддержке гранта «Исследование современной динамики биоразнообразия пресноводных экосистем».

Автор выражает глубокую благодарность Н.Д. Малыш и Д.В. Туманова за всестороннюю помощь в подготовке материалов к печати.

Литература

- Боркин Л.Я., Наумов А.Д., Подлипаев С.Ф. 1971. Значение полимеризации и олигомеризации в эволюции систем органов // Вестник Ленинградского университета. № 21. С.7–18.
- Геодакян В.А., Шерман А.А. 1971. Связь врожденных аномалий развития с полом // Журнал общей биологии. Т.32. № 4. С.417–424.
- Городков К.Б. 1985. Олигомеризация и эволюция систем морфологических структур // Зоологический журнал Т.64. № 3. С.325–335.
- Догель В.А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд-во ЛГУ. 368 с.
- Подлипаев С.А., Наумов А.Д., Боркин Л.Я. 1974. К определению понятий полимеризации и олигомеризации // Журнал общей биологии. Т.35. № 1. С.100–113.
- Цалолихин С.Я. 1975. Случай бивульварного гермафродитизма // Зоологический журнал. Т.54. № 7. С.1084–1085.
- Цалолихин С.Я. 1977. Некоторые вопросы филогении нематод в связи с олигомеризацией супплементарных органов // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л.: ЗИН. С.41–43.
- Цалолихин С.Я. 1980. Свободноживущие нематоды Байкала. Новосибирск: Изд-во «Наука». 120 с.
- Цалолихин С.Я. 1981. Морфологические исследования супплементарного аппарата тобрилин // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л.: ЗИН. С.86–87.
- Цалолихин С.Я. 1983. Нематоды семейств Tobrilidae и Tripylidae мировой фауны. Л.: Изд-во «Наука». 232 с.
- Шошин А.В., Шошина А.А. 2002. Описание самца *Lamuania orientalis* // Зоологический журнал. Т.81. Вып.10. С.1271–1272.
- Daday E. 1905. Untersuchungen über die Süßwasser-Mikrofauna Paraguays // Zoologica. Stuttgart. H.44. S.1–342.

Книги Товарищества научных изданий КМК

Биология

Научные монографии (продолжение)

Пластинчатоусые жуки подсемейства Scarabaeinae фауны России и сопредельных стран. О.Н. Кабаков. 2006. 374 с., цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 270 руб. — Атлас-определитель усоногих раков (Cirripedia Thoracica) надсемейства Chthamaloidea Мирового океана. О.П. Полтаруха. 2006. 198 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб. — Растения Центральной Азии. Вып.15. В.И. Грубов (отв. ред.). 2006. 143 с. Формат 164 x 238 мм. В обл. — Цена 150 руб. — Млекопитающие Вьетнама. Г.В. Кузнецов. 2006. 420 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 270 руб. — Нематоды надсемейства Drilonematoidea – паразиты дождевых червей. С.Э. Спиридонов, Е.С. Иванова. 2005. 296 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — Травы на градиенте влажности почвы. С.Н. Шереметьев. 2005. 271 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — Бделлоидные коловратки фауны России. Л.А. Кутикова. 2005. 315 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — Кариотипы паразитических перепончатокрылых. В.Е. Гохман. 2005. 185 с., бум. офсетн. и мелов. Формат 150 x 220 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб. — Ископаемые цветковые растения. Том 4. Nystaginaceae – Salicaceae. Л.Ю. Буданцев (ред.). 2005. 466 с., бум. офсетн. и мелов. Формат 228 x 295 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб. — Китайская восковая пчела на Дальнем Востоке России. В.Н. Кузнецов. 2005. 111 с., бум. мелов., цв. фото. Формат 148 x 215 мм. В обл. — Цена 100 руб. — Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. Б.Р. Стриганова, Н.М. Порядина. 2005. 234 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — Полорогие А.А. Данчлкин. 2005. 550 с., цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб. — Земноводные российского Дальнего Востока. С.Л. Кузьмин, И.В. Маслова. 2005. 434 с., цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб. — Введение в современную филогенетику. И.Я. Павлинов. 2005. 391 с. Формат 148 x 220 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — Трансформационная типологическая систематика. Б.П. Захаров. 2005. 164 с. Формат 145 x 210 мм. В обл. — Цена 60 руб. — Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики. А.К. Скворцов. 2005. 293 с. с портр. Формат 148 x 220 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — Анатомия коры розоцветных (Rosaceae). Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. 2005. 264 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб. — Биология возбудителя описторхоза. С.А. Безр. 2005. 336 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — Проблемы теоретической морфологии и эволюции растений. Н.Н. Цвелев. 2005. 407 с. с цв. портр. Формат 145 x 218 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб. — Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны. Н.М. Коровчинский. 2004. 410 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб. — Атлас волос млекопитающих. О.Ф. Чернова, Т.Н. Целикова. 2004. 429 с., бум. мелов. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб. — Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая (ред.). 2004. 436 с. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. Е.Н. Иерусалимов. 2004. 263 с. Формат 148 x 213 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб. — Морфогенез и эволюция. В.Г. Черданцев. 2003. 360 с. Формат 145 x 205 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб. — Головохоботные черви (Serphalorhyncha) Мирового Океана (Определитель морской фауны). А.В. Адрианов, В.В. Малахов. 1999. 328 с., бум. мелов. Формат 205 x 285 мм. В обл. — Цена 150 руб. — Приапулиды: строение, развитие, филогения и система. А.В. Адрианов, В.В. Малахов. 1996. 268 с., бум. мелов. Формат 210 x 285 мм. В обл. — Цена 150 руб.

Заказать эти и другие издания изд-ва КМК можно по адресу:

123100 Москва, а/я 16 изд-во КМК, Михайлову Кириллу Глебовичу

Комп. почта: kmk2000@online.ru

Интернет: <http://webcenter.ru/~kmk2000> (аннотации изданных книг)

Факс: (495) 203-2717