

На правах рукописи

ШУМЕЕВ Александр Николаевич

**ПРЕСНОВОДНЫЕ И НАЗЕМНЫЕ ПЛАНАРИИ
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА**

Специальность: 03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук**

Санкт-Петербург

2008

Работа выполнена в Лаборатории эволюционной морфологии Зоологического института Российской Академии наук.

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор Ю.В. Мамкаев

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор А.И. Гранович
кандидат биологических наук,
П.В. Кияшко

Ведущая организация: Российский государственный
педагогический университет
им. А.И. Герцена

Защита состоится « 4 » июня 2008 г. в 14 часов на заседании Диссертационного Совета Д 002 223.02 при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная 1, факс (812) 328-2941.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан « 3 » мая 2008 г.

Ученый секретарь
Диссертационного Совета,
доктор биологических наук

В.Г. Сиделева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы

Фауна планарий России изучена еще недостаточно полно. Основные сведения о трикладах кавказского перешейка содержатся в работах Н.А. Ливанова (1951), Н.А. Порфирьевой (1958), Н.А. Порфирьевой, Р.Я. Дыгановой (1987), Г.Б. Бахтадзе, П.В. Кияшко (2000), посвященных описанию находок турбеллярий в отдельных точках Западного, Центрального Кавказа и Закавказья.

Фрагментарное состояние знаний о планариях региона негативно отражается на оценке их видовой разнообразия, распространения, а, следовательно, и на биомониторинге природных экосистем. Планарии обладают слабыми возможностями к расселению, поэтому их географическое распространение отражает историческое прошлое той или иной местности (Беклемишев, 1923; Ball, Fernando, 1969; de Vries, 1985). Быстрые антропогенные изменения окружающей среды влекут за собой изменения границ между зоогеографическими областями, в этих условиях проблемой, требующей немедленного решения, становится описание современного распространения триклад. Изучение планарий как представителей плоских червей имеет большое значение при решении ряда проблем эволюции низших многоклеточных (Иванов, Мамкаев, 1973; Мамкаев, 2005). Они используются как экспериментальные объекты при исследовании процессов регенерации, бесполого размножения, механизмов памяти.

На Кавказе (и особенно на Северо-Западном Кавказе) в силу разнообразия физико-географических и климатических условий существуют уникальные возможности для видообразования и формообразования. Тем не менее, Северо-Западный Кавказ остается одним из наименее исследованных районов и в целом слабо изученного Кавказа.

Цели и задачи исследования

Цель настоящего исследования – дать фаунистическую и морфологическую характеристику планарий Северо-Западного Кавказа. Исходя из намеченной цели, были поставлены следующие задачи: 1) выяснить видовой состав планарий Северо-Западного Кавказа; 2) выявить морфологические особенности кавказских планарий, перспективные для их дальнейшего таксономического и сравнительно-анатомического изучения; 3) установить характерные места обитания наземных и пресноводных планарий на Северо-Западном Кавказе; 4) дать зоогеографическую характеристику фауны планарий исследованного района.

Научная новизна работы

Впервые приведены сравнительные данные по фауне пресноводных планарий Северо-Западного Кавказа (в литературе имеются лишь фрагментарные сведения по фауне бассейна р. Теберда), установлено распространение планарий по водоемам. Впервые для Кавказа

приведены сведения по фауне наземных планарий. Исследован кавказский центр видообразования планарий, выявлены пути его формирования. Описано 5 новых для науки видов пресноводных и наземных планарий – эндемиков Западного Кавказа. Представлена морфологическая характеристика кавказских планарий, установлены морфологические спектры копулятивных органов планарий, проведена морфологическое описание таксономически значимых органов.

Теоретическое и практическое значение

Результаты исследования дают основу для познания биоразнообразия планарий Кавказа, для выяснения путей его становления. Выявленные морфологические особенности и составленные морфологические спектры помогают раскрыть закономерности морфологической эволюции органов и их систем в пределах характерного для планарий соединительнотканно-мышечного конструктивного типа. Приведенные диагнозы могут быть использованы для определителей по фауне планарий Кавказа и России. Данные по распространению планарий могут быть использованы в мониторинге экосистем Западного Кавказа.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 12 научных работ, из них 2 на английском языке; 1 статья находится в печати.

Апробация работы

Результаты исследования были представлены на семинарах Лаборатории эволюционной морфологии ЗИН РАН (2004-2007), на международных конференциях «Биосфера и Человек» (Майкоп, 1999, 2001), «Биологическое разнообразие Кавказа» (Махачкала, 2002; Нальчик, 2006), «Проблемы эволюционной морфологии животных» (Санкт-Петербург, 2006), на Отчетных научных сессиях ЗИН РАН (2005, 2007).

Структура и объем работы.

Основной текст диссертации изложен на 105 страницах, состоит из введения, 7 глав, общего заключения, выводов и списка литературы. Список литературы содержит 55 отечественных и 52 иностранных названий. Оформленный в виде атласа иллюстративный материал включает 52 фотографий и рисунков.

Благодарности.

В процессе выполнения представленной работы автор постоянно получал помощь и ощущал поддержку со стороны сотрудников многих организаций и учреждений. Проведение полевых исследований оказалось возможным благодаря любезному содействию сотрудников Кавказского государственного природного биосферного заповедника, научного сотрудника БИН РАН А.А. Кияшко, ассистента каф. ботаники ЮФУ О.Ю. Ермолаевой, научного сотрудника Финского музея естественной истории М.Е. Данелия (Хельсинки), научного сотрудника Института Экологии горных территорий КБНЦ РАН С.В. Газаряна (Нальчик). За поддержку во время обучения в Ростовском

государственном университете (сейчас Южный федеральный университет) автор благодарит сотрудников кафедры зоологии проф., д/с/х н В.А. Миноранского, доцента, к/бн Н.Х. Ломадзе, д/с/х н, проф. А.В. Пономаренко, к/бн, доцента И.М. Языкову, ст. инж. И.В. Мельникову. Огромную поддержку в период обучения в аспирантуре Зоологического института РАН оказали сотрудники Лаборатории эволюционной морфологии д/бн, в/нс О.В. Зайцева, к/бн, нс И.М. Дробышева, ст. хран. колл. Р.В. Селиванова, ст. хран. колл. Т.Г. Маркосова, к/бн, нс В.Н. Романов, к/бн, нс Е.А. Котикова, к/бн, нс О.И. Райкова, к/бн, нс Р.В. Смирнов, к/бн, нс А.А. Петров. Ряд ценных советов автор получил при обсуждении отдельных разделов работы с Д.А. Дубовиковым (СПбГУ), М.В. Набоженко (АФ ММБИ, Ростов-на-Дону), Р.Я. Дыгановой (КГЭУ, Казань), Н.А. Порфирьевой (Казань), О.А. Тимошкиным (ЛИН РАН, Иркутск). Всем им автор выражает глубокую признательность и благодарность.

Особую благодарность за помощь и поддержку автор выражает научному руководителю магистерской диссертации доц., к/бн Г.Б. Бахтадзе (каф. зоологии ЮФУ, Ростов-на-Дону) и научному руководителю кандидатской диссертации проф., д/бн. Ю.В. Мамкаеву (ЗИН РАН), научившим автора методикам коллектирования и лабораторной обработки планарий, познакомившим с методами морфологии, со способами описания и интерпретации результатов.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 03-04-49656, № 06-04-48544 и № 06-04-48053, с использованием коллекции ЗИН РАН (УФК ЗИН рег. N 2-2.20) - контракт с Роснаукой № 02.452.11.7031 (2006-РИ-26.0/001/070).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА I. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

В разделе приведены данные о географическом положении и орографии Северо-Западного Кавказа как части Большого Кавказа (районирование Кавказа принято по Н.А. Гвоздецкому (1954, 1958, 1960). Кратко охарактеризована гидрологическая сеть Северо-Западного Кавказа, его климат, ландшафтная зональность. В разделе также приведена краткая история формирования рельефа Кавказского перешейка (согласно взглядам Н.А. Гвоздецкого). Приведенные сведения требуются для объяснения биоразнообразия кавказских планарий.

ГЛАВА II. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФАУНЫ ПЛАНАРИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

2.1 Пресноводные планарии.

Первые сведения о планариях Кавказа были опубликованы в начале XX века (Ude, 1908; Komarek, 1914, 1916; Насонов, 1919; Roszkowski, 1921). В. Н. Беклемишев (1937) подчеркивал, что фауна Кавказа образована как широко распространенными, так и эндемичными видами, обладающими сходством с некоторыми палеарктическими (европейско-азиатскими) и европейскими видами.

Следующий этап в изучении планарий Кавказа связан с работами Н.А. Ливанова, Н.А. Порфирьевой и З.И. Забусовой (Ливанов, Забусова, 1940; Ливанов, 1951; Порфирьева, 1958; Забусова-Жданова, 1962). Первым обобщением по фауне пресноводных планарий Кавказа была работа Н.А. Порфирьевой «Планарии Кавказа» (1958). На основании литературных и собственных данных Н.А. Порфирьева отмечает для Кавказа 5 видов, в том числе 2 вида для Северо-Западного Кавказа (бассейн Теберды). В монографии «Пресноводная фауна Кавказа» А.Г. Касымов (1972) на основе литературных данных указывает для Кавказа 8 видов планарий. Обобщение имеющихся сведений с некоторыми дополнениями приведено в книге «Планарии Европейской части СССР» (Порфирьева, Дыганова, 1987). Для Кавказа отмечается существование 12 видов: *Dugesia gonocephala*, *D. bacuriana*, *D. lugubris*, *D. praecaucasica*, *D. taurocaucasica*, *D. transcaucasica*, *Polycelis tenuis*, *Phagocata armeniaca*, *Dendrocoelum caucasicum*, *D. lacteum*, *D. superficiale*, *Dendrocoelopsis oculata*. На Северо-Западном Кавказе (в бассейне р. Теберда) отмечено 2 вида: *Dendrocoelum caucasicum* и *D. superficiale*.

Таким образом, по литературным данным большинство видов пресноводных планарий Кавказа составляют представители семейств *Dugesiidae* (*Dugesia gonocephala* s.l.) и *Dendrocoelidae*. Оба названных семейства образуют в Западной и зарубежной Восточной Европе комплексы эндемичных видов, приуроченные к водоемам альпийской складчатости.

2.2 Наземные планарии.

До недавнего времени единственным упоминанием о распространении наземных триклад в фауне России оставалось утверждение В.Н. Беклемишева (1936, 1937), считавшего, что "еще не описанные виды" этих червей обитают на Кавказе и могут быть найдены на юге Дальнего Востока. Действительно, на Дальнем Востоке были обнаружены представители семейства *Vipaliidae* (Kawakatsu et al., 2000; Прозорова, Шумеев, 2007), на Северо-Западном Кавказе – представители семейства *Rhynchodemidae*, принадлежащие к подсемейству *Microplaninae* (Бахтадзе, Кияшко, 2000). Помимо упомянутых находок в России наземные планарии (очевидно,

интродуцированные ринходемиды) были обнаружены в Ботаническом саду г. Ростова-на-Дону (Прозорова, Шумеев, 2007).

На Северо-Западном Кавказе микропланины были найдены в лесном и субальпийском поясах. Находка микропланин может рассматриваться как свидетельство проникновения европейской фауны планарий на территорию Кавказского перешейка.

ГЛАВА III. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа основана на собственном материале, собранном на Северо-Западном Кавказе в бассейнах рек Белая, Пшеха, Лаба, Псекупс (притоки Кубани), в период с 1999 по 2006 гг. Наиболее подробно исследована территория Лагонакского нагорья (бассейны рек Курджипс и Цице), верховья и среднее течение р. Белая, Солонцовый хребет (бассейны рек Киша и Малая Лаба), горный массив Трю-Ятыргварта. Собранный материал насчитывает более 2000 экз. (в т.ч. более 600 половозрелых) из 110 точек, расположенных в лесной, субальпийской и альпийской зонах.

Сравнительное фаунистическое и морфологическое рассмотрение проводилось с использованием собственных сборов по пресноводным и наземным планариям Юго-Западного (25 точек из бассейнов рек российского побережья Черного моря), Центрального Кавказа (5 точек из бассейна р. Ардон, Северная Осетия), Закавказского нагорья (Азербайджан, сборы И.С. Шохина) и Дальнего Востока России (сборы Л.А. Прозоровой)

Для коллектирования триклад проводился ручной сбор. Фиксация проводилась в этиловом спирте, фиксаторах Буэна, Ценкера, Штейнманна, Кларка и в FAA-растворе (Ромейс, 1953; Hargel, Bechler, Ogren, 1994). Как правило, фиксации предшествовала анестезия водным раствором хлорида кобальта. В лабораторных условиях изготавливались постоянные микроскопические препараты (тотальные и серии срезов). Тотальные препараты не окрашивались или подкрашивались квасцовым кармином; для срезов применялась окраска железным гематоксилином Гейденгайна - эозином, по трехцветному методу Маллори, азаном по Гейденгайну, железным триоксигематеином – пикрофуксином по Ганзену, кармином по Фигу – пикрофуксином (Ромейс, 1953; Лилли, 1969).

ГЛАВА IV. СИСТЕМАТИКА ПЛАНАРИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

На Северо-Западном Кавказе обнаружено 8 видов, относящихся к 4 родам. В разделе приведены характеристики как уже известных, так и новых для науки видов. Описания новых видов находятся в печати и приводятся в тексте диссертации.

4.1 Пресноводные планарии

Приведено краткое описание строения половой системы планарий. Описана систематическая структура отряда Tricladida и место в ней пресноводных планарий Кавказа. Указаны таксономические признаки пресноводных планарий.

Dugesia taurocaucasica Livanov, 1951

Диагноз. Пигментированные черви оливкового цвета длиной 15-18 мм и шириной 3 мм. Передний конец тела треугольный. Семенники располагаются дорзально вдоль всего тела, заходя за копулятивный аппарат. Половой атрий нерезко дифференцирован на меньший мужской и больший общий. Имеется заднеспинное расширение общего атрия. Канал семяприемника мускулистый. Обычно имеется одна папилла аденодактиля, расположенная дорзально от папиллы пениса. Если аденодактиль отсутствует, то имеется пучок желез, открывающихся дорзально в основании папиллы пениса.

На Северо-Западном Кавказе обнаружено две формы этого вида, которые согласно Н.А. Ливанову (1951) названы *D. taurocaucasica* «В» и *D. taurocaucasica* «С». Основные различия форм «В» и «С»: 1) более темная окраска *D. taurocaucasica* «В»; 2) наличие в копулятивном аппарате *D. taurocaucasica* «В» хорошо развитого обособленного аденодактиля. На Северо-Западном Кавказе упомянутые формы встречаются отдельно, однако в материале автора, собранном в реках побережья Черного моря (Юго-Западный Кавказ) обе формы *D. taurocaucasica* (а также переходные состояния) встречаются совместно. Вслед за Н.А. Ливановым я отношу их к одному виду.

Распространение. *D. taurocaucasica* «В»: верховья р. Белая – 1500-1600 м над ур. м., среднее течение р. Мольчепа – 800-900 м над ур. м., верховья р. Безымянная (северо-западный склон г. Тыбга) – 2000 м над ур. м., притоки р. Холодная (бассейн р. Киша) 1300-2100 м над ур. м., истоки р. Гефо (бассейн р. Киша) – 1700 м над ур. м., верховья (~1500 м над ур. м.) и устье (~850 м над ур. м.) р. Шиша, низовья р. Киша (600-700 м над ур. м.), верховья р. Челепсы (бассейн среднего течения р. Малая Лаба) – 2200 м над ур. м., ручьи бассейна р. Псоу (г. Лысая, хр. Аибга) – 2000 м над ур. м., низовья рек Лаура и Ачипсе (окрестности корд. Лаура) – 600-800 м над ур. м., среднее течение реки Пслух (окрестности корд. Пслух) – ~1000 м над ур. м., река Пслушенок (низовья и среднее течение) - 1000-1600 м над ур. м. истоки р. Буший (бассейн р. Шахе) – 1700 м над ур. м.

D. taurocaucasica «С»: р. Пещерная Щель (бассейн р. Псекупс) – 350 м над ур. м., бассейн среднего течения р. Белая (р.Белая, р. Сибирка, р. Сюг, р. Руфабго, среднее течение р. Курджипс) – 400-600 м над ур. м., ручьи северного и северо-западного склонов массива Трю-Ятыргварта (бассейн среднего течения р. Малая Лаба) – 1300-1900 м над ур. м., реки побережья Черного моря на отрезке Туапсе-Дивноморск – 0-300 м над ур. м., низовья р. Мзымта - 50 м над ур. м.

В литературе *D. taurocaucasica* упоминается для российского Центрального Кавказа (Владикавказ), Абхазии (г. Гагры), Азербайджана, Крыма.

Dendrocoelopsis lagonakii sp. nov.

Диагноз. Непигментированные черви длиной 9-11 мм и шириной 2 мм, на переднем конце 2 цепочки глаз по 6-8 глазков в каждой, субтерминальная присоска отсутствует. В наружной стенке глотки имеется дополнительный внутренний слой продольных волокон. Семенники вентральные, располагаются вдоль всего тела, заходя за копулятивный аппарат. Пенис состоит из сходных по размерам бульбуса и папиллы, проксимальный конец папиллы может втягиваться внутрь семенного пузырька, настоящего флагеллума нет, иголки на папилле пениса отсутствуют, железы папиллы пениса открываются на всей наружной поверхности папиллы. Канал семяприемника мускулистый, в месте впадения в общий атрий он образует расширение, при переходе на спинную сторону сужается; стенка вагины образует кольцевые складки.

Распространение. Водоемы плато Лагонаки (верховья рек Курджипс и Цице); водоемы хр. Солонцовый, северного и западного склонов г. Бамбак (притоки рек Киша, Уруштен), 1500-2400 м над ур. м.

Dendrocoelum sureni sp. nov.

Диагноз. Безглазые непигментированные планарии длиной 10-12 мм и шириной 3 мм, обитатели пещерных водоемов. Субтерминально на брюшной стороне расположена настоящая присоска. Мускулатура наружной стенки глотки состоит из двух слоев: продольного и нижележащего кольцевого. Семенники располагаются дорзально вдоль всего тела, заходя за копулятивный аппарат. Бульбус пениса массивный, соразмерен или немного больше папиллы пениса. Мускулатура бульбуса развита слабо; большую часть бульбуса занимает объемистый семенной пузырек, вытянутый в дорзо-вентральном направлении. Семяпроводы открываются на вершине двух близко посаженных мускулистых сосочков, расположенных в передней части семенного пузырька. Стенка семенного пузырька бульбуса не образует многочисленных складок. Папилла пениса коническая, без флагеллума. Аденодактиль соразмерен с пенисом или немного больше; соотношение размеров бульбуса и папиллы аденодактиля примерно 1:1. Мускулатура канала семяприемника состоит из 1-2 рядов кольцевых волокон, под которыми располагаются 1-2 ряда продольных волокон. Канал семяприемника отделен от общего атрия кольцевой складкой с усиленной кольцевой мускулатурой. В общем атриии отсутствуют эпителиальные крипты.

Распространение. Большая Фанагорийская пещера (бассейн р. Псекупс, окрестности с. Фанагорийское), 320 м над ур. м.

Dendrocoelum gefoense sp. nov.

Диагноз. Непигментированные планарии длиной 10-12 мм и шириной 2-3 мм. Субтерминальная присоска отсутствует. На переднем конце две

цепочки глаз по 3-5 близко расположенных глазков в каждом, их пигментные бокалы, как правило, сливаются. В наружной стенке глотки имеется дополнительный внутренний слой продольных волокон. Семенники располагаются вентрально вдоль всего тела, заходя далеко за копулятивный аппарат. Пенис целиком расположен впереди аденодактиля. Проксимальная часть папиллы пениса в покое в виде трубки выдвинута внутрь семенного пузырька, настоящий флагеллум отсутствует. Пенис соразмерен с аденодактилем. Мужской атрий резко поделен на две части: это небольшая полость, в которой расположена папилла пениса, и длинная трубка, впадающая в общий атрий. Соотношение размеров бульбуса и папиллы аденодактиля примерно 1:1; полость аденодактиля целиком находится в его папилле. Эпителиальные крипты в общем атрии отсутствуют. Семяприемник редуцирован, канал семяприемника открывается непосредственно в кишечник, мускулатура канала состоит из подстилающего эпителий одного ряда кольцевых волокон, под которым лежит слой смешанных кольцевых и продольных волокон.

Распространение. р. Гефо (бассейн Киши), р. Мольчепа, водоемы хр. Аибга (бассейн Псоу), верховья р. Малая Лаба, верховья р. Пслушенок у пер. Аишха, 1000-2300 м над ур. м.

Dendrocoelum mamkaevi sp. nov.

Диагноз. Непигментированные планарии длиной 10-12 мм и шириной 2 мм. Субтерминальная присоска отсутствует. Глаза на переднем конце тела располагаются двумя цепочками (или кучками у некоторых экземпляров) по 3-5 близко расположенных глазков в каждой, пигментные бокалы каждой цепочки сливаются. В наружной стенке глотки имеется дополнительный внутренний слой продольных волокон. Семенники располагаются вентрально вдоль всего тела, заходя за копулятивный аппарат. Дистальный отдел папиллы пениса утоньшается в псевдофлагеллум, настоящий флагеллум отсутствует. Папилла пениса больше его бульбуса. Эпителий семенного пузырька и семяизвергательного канала образует складки. Эпителиальные крипты в общем атрии отсутствуют. Аденодактиль и пенис соразмерны. Мускулатура канала семяприемника состоит из смешанных продольных и кольцевых волокон.

Распространение. Ручьи массива Трю-Ятыргварта (бассейн среднего течения р. Малая Лаба), 1900-2300 м над ур. м.

Dendrocoelidae sp. (г. Пшеха-Су, пещера)

Два неполовозрелых экземпляра длиной 7 мм и шириной 2 мм были обнаружены в водоеме пещеры Англо-Русская, г. Пшеха-Су. Это непигментированные черви, лишенные глаз, без фронтальной присоски. Строение внутреннего слоя мускулатуры глотки типично для семейства, однако отсутствие копулятивного аппарата не позволяет отнести червей из пещеры Англо-Русская к какому-либо роду.

Dendrocoelum superficiale

Porfirieva, 1958

Диагноз. Планарии светло-коричнево-желтого цвета длиной 8-10 мм при ширине 3 мм, передний конец несет пару глаз, но каждый пигментный бокал подразделяется на несколько частей. В наружной стенке глотки имеется дополнительный внутренний слой продольных волокон. В половом аппарате редуцированы бульбус и папилла пениса, соответственно сильно развит мужской атрий. Все части полового аппарата отличаются большим удлинением. Эпителий мужского атрия образует большое количество складок. Гистологической особенностью строения является сильное развитие базальной мембраны как покровного эпителия, так и эпителиев всех внутренних полостей.

Распространение. р. Муху (бассейн р. Теберда), ~1300 м над ур. м.

Изложено по: Порфирьева, 1958; Порфирьева, Дыганова, 1987.

Dendrocoelum causicum Porfirieva, 1958

Диагноз. Планарии коричневого цвета с белыми аурикулами; длина 8 мм, ширина 3 мм. У живых экземпляров глаза не видны. На срезах обнаружено две продолговатых кучки глаз, состоящие каждая из нескольких (5-6) тесно сближенных глазков. В наружной стенке глотки имеется дополнительный внутренний слой продольных волокон. Бульбус пениса слабо мускулистый, с обширным семенным пузырьком, в его среднюю часть на вершине небольших сосочков открываются семяпроводы. Папилла пениса имеет псевдофлагеллум, заканчивающийся флагеллумом, который в покое ввернут внутрь семенного пузырька; псевдофлагеллум выстлан складчатым железистым эпителием. Стенка общего атрия образует многочисленные крипты. Вагина окружена мощным слоем кольцевой мускулатуры, остальная часть канала семяприемника сопровождается одним слоем кольцевой и одним слоем продольной мускулатуры.

Распространение. р. Теберда, ~1300 м над ур. м.

Изложено по: Порфирьева, 1958; Порфирьева, Дыганова, 1987.

4.2 Наземные планарии.

Описана система наземных планарий в пределах отряда Tricladida, указано таксономические признаки наземных планарий, указано систематическое положение кавказских представителей.

Западно-кавказские ринходемиды представлены как минимум тремя формами, вероятно, являющимися самостоятельными видами:

1) микропланины, окрашенные в черный цвет; обнаружены на склоне г. Оштен. Единственная изготовленная серия срезов к определению не пригодна.

2) непигментированные Terricola с узким передним концом тела; один неполовозрелый экземпляр найден в долине среднего течения р. Курджипс.

3) *Microplana bachtadzei* sp. nov.

Диагноз. Черви желтоватого цвета, более темный передний конец несет 2 терминальных глаза, которые у живых экземпляров трудно

различимы. Вдоль всей спинной стороны тела тянется 1 темная полоса, других пятен и полос на теле нет. Длина тела до 50 мм, ширина 2-3 мм. Семенники располагаются вентрально между яичниками и основанием глотки. Папилла пениса удлинненно-коническая. Семенной пузырек и семяизвергательный канал слиты в единую полость, поделенную складками на три части, каждая из которых имеет специфичное железистое сопровождение; семяпроводы открываются в передний отдел этой полости центрально спереди. Семяприемник редуцирован; общий атрий соединяется с кишечником генито-интестинальным каналом.

Распространение: долины рек Молчепа, Курджипс, среднего течения р. Белой, долина р. Пещерная Щель у Малой Фанагорийской пещеры (окрестности с. Фанагорийское), окрестности пос. Лазаревское (ущелье Красотка, пос. Солоники), окрестности кордона Кавказского Биосферного заповедника Пслух (долина р. Пслух, бассейн р. Мзымта), 50-1000 м над ур. м.

4.3 Кавказ как центр видообразования планарий

Таким образом, в результате проведенных исследований на Северо-Западном Кавказе обнаружено 8 видов пресноводных и наземных планарий, 7 из них – эндемики Западного Кавказа. С учетом данных литературы на Кавказе обитает 18 видов, в том числе 12 эндемичных. Это преобладание эндемиков свидетельствует о том, что Кавказ представляет собой центр видообразования планарий. Все эндемичные ринходемиды и дендроцелиды (кроме *Dendrocoelopsis oculata* с Закавказского нагорья) приурочены к Западному Кавказу. В соответствии с наметившейся картиной можно предположить, что он включает отдельные очаги видообразования для разных групп; один из них (для дендроцелид) приурочен к Западному Кавказу. К сожалению, слабая изученность других регионов Кавказа не позволяет точно установить локализацию других очагов.

ГЛАВА V. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ПЛАНАРИЙ НА ПРИМЕРЕ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ

Планарии относятся к соединительнотканно-мышечному конструктивному типу, выделенному Ю.В. Мамкаевым (2005). Этот конструктивный тип характеризуется наличием опорной паренхимы и отсутствием жестких скелетных элементов; форма тела и подвижность определяется мускулатурой и соединительнотканными элементами. Морфологические особенности планарий как представителей соединительнотканно-мышечного типа организации рассмотрены на примере кавказских видов.

5.1 Мускулатура кожно-мышечного мешка

Мускулатура кожно-мышечного мешка у планарий, в том числе и наземных, состоит из трех основных слоев: наружного кольцевого, среднего диагонального и внутреннего продольного. У пресноводных и наземных планарий Северо-Западного Кавказа наружный кольцевой слой представлен 1-2 рядами волокон. Диагональный слой состоит из 2-3 рядов перекрещивающихся под прямым углом мышечных волокон; он хорошо выражен у *Dugesia taurocaucasica*, тогда как у дендроцелид и наземных планарий Северо-Западного Кавказа слой диагональной мускулатуры иногда удается наблюдать только на некоторых участках стенки тела. Внутренний продольный мышечный слой по сравнению с другими слоями кожно-мышечного мешка у исследованных пресноводных планарий наиболее хорошо развит (3-9 рядов волокон), тогда как у *Microplana bachtadzei* он развит слабо. Мускулатура внутреннего продольного слоя у планарий (в том числе у *Dendrocoelum sureni* и *Microplana bachtadzei*) участвует в образовании фронтального прикрепительного органа. Слабое развитие мускулатуры кожно-мышечного мешка у кавказских микроплан компенсируется хорошо выраженной паренхимной мускулатурой.

5.2 Мускулатура паренхимы

Мускулатура паренхимы тела планарий состоит из мышечных волокон, ориентированных в разных направлениях. У наземных планарий мускулатура паренхимы усиливается главным образом за счет увеличения отдельных мышечных волокон с изменением их ультраструктуры (Silveira, 1998). Кроме того, продольная и кольцевая мускулатура могут располагаться слоями вблизи стенки тела, усиливая мускулатуру кожно-мышечного мешка. Особенно характерно такое усиление мускулатуры для вентральной стенки (ползательной подошвы) наземных планарий, в которой можно различить хорошо выраженные паренхимные мышечные слои (1 слой у *Bipalium* sp. из окрестностей Владивостока, 3 слоя у кавказской планарии *Microplana bachtadzei*). Такое же развитие кожной и паренхимной мускулатуры прослеживается и у пресноводных планарий, особенно у байкальских гигантов.

5.3 Фоторецепторные органы

Кавказские дугезииды и наземные планарии обладают одной парой глаз. У всех эндемичных дендроцелид Кавказа (кроме безглазых пещерных *Dendrocoelum sureni* и *Dendrocoelidae* sp. из пещ. Англо-Русской на г. Пшеха-Су) глаз несколько; они образуют две цепочки или собраны в две компактные кучки. Переходные состояния от глазной цепочки к округлому комку наблюдаются даже в пределах вида. При сближении пигментные бокалы обнаруживают тенденцию к слиянию. Наличие многочисленных глаз сближает кавказских планарий р. *Dendrocoelum* с каспийскими дендроцелидами, *Dendrocoelum*

ingulensis Dyganova et Bortkevich, 1983 из р. Днепр и *D. romanodanubialis* (Codreanu, 1949) из Дуная.

5.4 Эпителиально-мышечные органы

5.4.1. Прикрепительные органы переднего конца тела

У планарий Северо-Западного Кавказа настоящая присоска наблюдается только у *Dendrocoelum sureni*. У остальных исследованных пресноводных планарий Северо-Западного Кавказа удалось обнаружить лишь короткий неглубокий терминально расположенный продольный желобок, выраженный не у всех экземпляров.

Присоска *Dendrocoelum sureni*, вероятно, сформировалась за счет смыкания краев прикрепительного валика (аналогичного валику *Dendrocoelum lacteum*). В углубление присоски *D. sureni* открываются протоки желез, сюда же прикрепляется ретракторная мускулатура, образованная утолщенным продольным слоем кожно-мышечного мешка. Подобное строение присоски наблюдается также у охридского *Dendrocoelum albidum* и байкальского *Archicotilus elongatus*.

Продольная мускулатура кожно-мышечного мешка у *Microplana bachtadzei*, прикрепляясь к стенке переднего конца тела, может вворачивать передний конец, образуя временную присоску.

5.4.2. Глотка

Глотка у всех планарий цилиндрическая, складчатого типа. Стенка глотки у всех планарий состоит из трех слоев: наружного мышечного, среднего железистого и внутреннего мышечного. У планарий Северо-Западного Кавказа наружный мышечный слой самый тонкий; средний железистый слой, как правило, самый мощный (особенно у *D. sureni* и *D. tamkaevi*); внутренний мышечный слой примерно соразмерен с внешним (у *Dugesia taurocaucasica*, *Dendrocoelum tamkaevi*, *D. superficiale*, *Microplana bachtadzei*) или толще его (*Dendrocoelum sureni* и *D. gefoense*). У всех планарий Северо-Западного Кавказа, кроме *Dendrocoelum sureni*, толщина железистого слоя глотки примерно равна суммарной толщине мышечных слоев.

Типичное для пресноводных планарий строение мускулатуры наружной стенки глотки (внешний продольный мышечный слой и внутренний кольцевой) у некоторых видов Северо-Западного Кавказа нарушается. У *Dendrocoelum gefoense*, *D. tamkaevi*, *D. superficiale* и *D. causicum* наружная стенка глотки усиливается дополнительным внутренним слоем продольных мышечных волокон. У наземных планарий *Microplana bachtadzei* под внешним кольцевым слоем волокон расположен мышечный слой из смешанных продольных и кольцевых волокон.

5.4.3. Пениальный орган

Среди пресноводных планарий можно выделить несколько типов строения папиллы пениса (Шумеев, 2005). I. Небольшой сосочек с передним и задним выступами (у кавказских представителей не встречается). II. Подвижные неправильные разрастания (у кавказских

представителей не встречаются). III. Циррус (выворачивающийся орган) (у *Dendrocoelum gefoense*). IV. Невыворачивающийся мускулистый вырост (*Dugesia taurocaucasica*, *Dendrocoelum tamkaevi*, *Dendrocoelopsis lagonakii*). V. Папилла с циррусом и мускулистым выростом (*Dendrocoelum caucasicum*). VI. Замена папиллы мускулистым антрумом (*Dendrocoelum superficiale*).

Эволюция папиллы пениса у кавказских представителей р. *Dendrocoelum* идет в трех направлениях: а) удлинение ее дистального отдела (*D. tamkaevi*), б) выпячивание базальной части папиллы пениса в полость бульбуса (*D. sureni*) и в дальнейшем образование здесь псевдофлагеллума (*D. gefoense*) и флагеллума (*D. caucasicum*), в) редукция папиллы, замещающейся мускулистым антрумом (*D. superficiale*). Аналогичные преобразования наблюдаются у каспийских, охридских и байкальских планарий.

У всех кавказских дугезиид сохраняется сходный, типичный для *Dugesia gonosephala* s.l., план строения пениса; изменения в совокупительном органе связаны с железистым сопровождением папиллы пениса.

Железы папиллы пениса бывают двух типов (при окрашивании азаном по Гейденгайну или по Маллори): «синие» и «красные». Я полагаю, что упомянутые типы желез у всех *Dugesia gonosephala* s.l. гомологичны. По расположению желез папиллы пениса можно выделить несколько состояний.

«Красные» железы: 1) открываются в семяизвергательный канал равномерно по всей длине - *D. taurocaucasica* «В» и «С»; 2) открываются в проксимальной части семяизвергательного канала – *D. transcaucasica* (по: Порфирьева, 1958); 3) открываются на кончике папиллы пениса, равномерно окружая семяизвергательный канал – *D. praecaucasica* (по: Порфирьева, 1958).

«Синие» железы: 1) открываются равномерно по внешнему краю папиллы пениса субтерминально - *D. bakurianica* (по: Порфирьева, 1958); 2) открываются кольцом примерно посередине папиллы пениса на ее внешней стенке (собственные неопубликованные данные по дугезиидам Азербайджана); 3) открываются на внешней стенке папиллы пениса дорзально, концентрируясь в пучок - *D. taurocaucasica* «С»; 4) открываются на вершине отдельной папиллы – аденодактиля, одного (*D. taurocaucasica* «В», собственные данные) или 2-3 (*D. transcaucasica*, по: Порфирьева, 1958).

Таким образом, «красные» железы приурочены к семяизвергательному каналу, «синие» железы располагаются на внешней стороне папиллы пениса или на вершине обособленного аденодактиля.

У наземных планарий *Microplana bachtadzei* пенис удлиненно-конический, семенной пузырек и семяизвергательный канал объединяются в единую полость, поделенную двумя кольцевыми складками на три части (причем, каждая из этих частей имеет

специфичное железистое сопровождение); эта полость, широкая в основании, постепенно сужается к кончику папиллы.

5.4.4. Аденодактили

У пресноводных планарий можно выделить 5 типов аденодактилей (Мамкаев, Порфирьев, Шумеев, 2005). 1) **Тип *Dendrocoelum lacteum***: единственный трубчатый аденодактиль, атриальный, с коллагеновым футляром, с папиллой. Характерен для рода *Dendrocoelum*, в том числе для всех кавказских представителей. 2) **Тип *Baikalobia***: трубчатые атриальные аденодактили, без коллагена, без папиллы. Число: 1, 2, 3, 8, 9. Характерны для эндемичного байкальского рода *Baikalobia*, а также для *Dugesia bactriana* de Beauchamp, 1959 из Пакистана и Афганистана; у кавказских планарий не представлены. 3) **Тип *Planaria torva***: единственный трубчатый аденодактиль, атриальный, без коллагена, с папиллой. Характерен для *Planaria torva*; у кавказских планарий не представлены. 4) **Тип *Polycelis tenuis***: массивные атриальные аденодактили, без коллагена, с папиллой. Число: 1, 2, 3. Характерны для *Polycelis tenuis*. 5) **Тип *Dugesia***: массивные пениальные аденодактили, без коллагена, с папиллой. Число: 1, 2, 3. Характерны для представителей *Dugesia gonosephala* s.l., в том числе для *D. taurocaucasica* из Северо-Западного Кавказа.

С помощью критериев гомологии А. Remane (1956) можно доказать, что в пяти сравниваемых группах аденодактили возникали независимо: 1) они имеют разную локализацию и ориентацию (не отвечают критерию положения); 2) у них имеются существенные различия в строении, (что противоречит критерию специфического качества); 3) их трудно вывести друг от друга - нет переходных форм (что не согласуется с критерием непрерывности); 4) они представлены в группах, в той или иной степени удаленных друг от друга. Таким образом, трубчатые и массивные аденодактили появлялись неоднократно. Выявленные параллелизмы сопоставимы с морфологическими рядами Н.И.Вавилова, причем причина сходств не в близости генотипов, а в том, что у планарий единый тип копулятивного аппарата и идентичные морфогенетические механизмы.

Формирование и эволюцию аденодактиля в пределах семейства (а точнее в пределах *Dugesia gonosephala* s.l.) можно проследить на примере кавказских планарий. У *D. taurocaucasica* «С» обособленный аденодактиль отсутствует, однако в проксимальной части папиллы пениса дорзально открывается пучок синих желез (окраска азаном или по Маллори); этот участок может быть складкой обособлен от остальной папиллы пениса и у некоторых экземпляров увеличиваться в размерах до состояния небольшой папиллы. Максимальное развитие такой папиллы наблюдается у *D. taurocaucasica* «В»: у этой формы *D. taurocaucasica* папилла аденодактиля соразмерна с папиллой пениса и обособлена от нее, о связи пениса и аденодактиля напоминают лишь общие мышечные волокна бульбусов; пучок протоков синих желез пронизывает весь аденодактиль, открываясь на кончике его папиллы.

Дальнейшая эволюция такого аденодактиля может протекать, на мой взгляд, в двух направлениях: 1) формирование небольшого углубления на верхушке папиллы аденодактиля, куда открываются его железы (*Dugesia taurocaucasica*), увеличение этого углубления и образование резервуара для хранения секрета желез (*Dugesia cf. cretica* (Meixner, 1928)); 2) развитие в папилле аденодактиля железистой паренхимной ткани (*Dugesia ariadnae*, de Vries, 1984).

5.5. Семяприемник и генито-интестинальный канал

Семяприемник у пресноводных планарий Северо-Западного Кавказа, как правило, хорошо развит и представляет собой обширную полость, выстланную грушевидными железистыми клетками. Генито-интестинальное соединение у пресноводных планарий по данным литературы известно лишь у пиренейского *Dendrocoelum coiffaiti* de Beauchamp, 1956; оно также обнаружено в собственном материале у *Dendrocoelum gefoense*. У этого вида полностью редуцируется семяприемник, канал семяприемника (в данном случае генито-интестинальный канал) открывается непосредственно в карман кишечника.

У наземных планарий генито-интестинальное соединение обычно, оно встречается, например, у европейских *Microplana scharfii* и *M. terrestris* (Ball, Reynoldson, 1981). У кавказского *Microplana bachtadzei* также обнаружено это соединение, образованное, вероятно, в результате соединения кишечника с мешком семяприемника и дальнейшей редукцией последнего, о чем свидетельствует прилегающий к генито-интестинальному каналу железистый участок с типичными для семяприемника эпителиальными клетками.

5.6. Соединительная ткань планарий

Соединительная ткань планарий образует опору для мускулатуры, как и базальные пластинки эпидермиса и эпителиев в эпителиально-мышечных органах. Соединительнотканые волокна располагаются поодиночке и собираются в хорошо оформленные компактные слои. Так, у всех представителей р. *Dendrocoelum* из Северо-Западного Кавказа в аденодактиле имеется расположенный в толще стенки коллагеновый слой. В папилле пениса у *Bipalium* sp. (окр. г. Владивосток) различимы два соединительнотканых слоя, расположенных под эпителием наружной стенки папиллы и вокруг семяизвергательного канала; к этим слоям крепится радиальная мускулатура папиллы пениса; концевые участки радиальных волокон, прикрепляющиеся к внутреннему соединительнотканному слою, также образованы соединительной тканью и напоминают сухожилия высших позвоночных животных (Прозорова, Шумеев, 2007). Мышечные волокна *Bipalium kewense* окружены хорошо развитым слоем соединительнотканых волокон, что было показано на ультраструктурном уровне M. Silveira (1998). На световом уровне наличие соединительнотканной оболочки у отдельных

мышечных волокон отмечено у *Vipalium* sp. (окр. г. Владивосток) при окраске азаном по Гейденгайну.

5.7 Кавказ как центр формообразования планарий

Таким образом, планарии Кавказа демонстрируют значительные морфологические преобразования. Разные морфологические состояния, как связанные, так и не связанные генетически, наблюдаются у кавказских планарий для прикрепительных органов, глаз, глоток, органов половой системы. Сравнение кавказского очага видообразования планарий с близкими по возрасту охридским, каспийским и байкальским очагами позволяет выявить общие закономерности в морфологической эволюции триклад, установить темпы и масштабы формообразования у планарий. Это особенно важно для оценки возраста тех или иных морфологических преобразований у турбеллярий, для которых нет палеонтологических данных.

ГЛАВА VI. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛАНАРИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

Пресноводные планарии на Западном Кавказе были обнаружены в небольших ручьях (шириной до 1 м) с каменистым дном и медленно текущей (но обязательно проточной) водой. Планарии избегают прямого солнечного света, обитая, как правило, на нижней поверхности камней.

Одним из наиболее значимых для планарий экологических факторов, по всей вероятности, является температура (Gourbault, 1972). В населенных дендроцелидами реках и ручьях, исследованных автором, температура воды составляла 5-9°C (в водоеме пещ. Англо-Русская на г. Пшехо-Су *Dendrocoelidae* sp. обитает при температуре 0,1°C); температура воды в местах обитания *Dugesia taurocaucasica* составляла 8-18°C.

В горных водоемах планарии были обычным компонентом биоценозов вместе с бокоплавами рода *Gammarus*; там часто встречались также личинки ручейников и веснянок. Питание пресноводных планарий удалось наблюдать только в экспериментальных условиях: триклады нападали только на поврежденных обитателей водоемов. Можно предположить, что планарии, уничтожая больных животных, выполняют в водных экосистемах функцию «санитаров».

Наземные планарии очень чувствительны к содержанию влаги в окружающей среде и температуре, их удавалось обнаружить только в очень увлажненных (но не затопленных водой) и прохладных местах: во влажном опаде лиственных деревьев в ущельях горных рек, на нижней поверхности камней, в полусгнившей влажной древесине, на нижней поверхности мха, покрывающего камни. Вместе с наземными планариями в листовом опаде часто встречались энхитреиды, моллюски и мокрицы, которые, вероятно, являются пищевыми объектами для

наземных триклад. Питание наземных планарий ни в природе, ни в лабораторных условиях наблюдать не удалось.

Пресноводные планарии исследованы в пределах лесного пояса, субальпийских и альпийских лугов. Дендроцелиды, как правило, обитают в ручьях и реках субальпийских и альпийских лугов, дугезииды обычно придерживаются лесного пояса. Пещерные водоемы населены дендроцелидами. Наземные планарии на Северо-Западном Кавказе отмечены как в лесном, так и субальпийском поясах.

ГЛАВА VII. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ ПЛАНАРИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

В распространении пресноводных планарий Кавказа можно наметить ряд закономерностей.

1. Большинство известных для Кавказа дендроцелид отмечено на Западном Кавказе.

2. Распространение пресноводных планарий на Западном Кавказе представлено в виде отдельных высокогорных или пещерных изолированных «островков» дендроцелид, окруженных *Dugesia taurocaucasica*. На каждом таком «острове» обитает лишь один вид дендроцелид.

3. Каждый такой «остров» дендроцелид может относиться как к одному, так и к разным бассейнам рек; вместе с тем, в пределах одной реки могут изолировано существовать разные виды.

4. Островные изоляты одного вида дендроцелид могут быть значительно разобщены территориально.

Объяснение вышеперечисленных закономерностей находится в тесной связи с историей формирования фауны пресноводных планарий на Западном Кавказе, а, следовательно, и с геологической историей региона.

Современные эндемичные кавказские дендроцелиды, вероятно, являются потомками эвригалинных миоценовых дендроцелид, населявших опресненные участки моря (отсюда их близость к каспийским и дунайским видам). В миоцене и нижнем плиоцене в условиях низкогорного рельефа дендроцелиды, очевидно, широко распространились по Кавказу; современные высокогорные и пещерные изоляты населяют остатки прежних ареалов. Наиболее вероятный путь проникновения на Западный Кавказ *Dugesia gonosephala* s.l. – из Передней Азии в конце миоцена - нижнем плиоцене, когда Кавказский остров соединился с Малым Кавказом. Дугезииды оттеснили дендроцелид на высокогорные участки и в подземные водоемы или заняли освободившиеся после миграции дендроцелид биотопы.

Фауна наземных планарий близка к европейской и малоазиатской; проникновение на Кавказ, вероятно, происходило из Европы через Малую Азию. На Северо-Западный Кавказ наземные планарии проникли с южного макросклона Главного Кавказского хребта, вероятно, по его

низкогорному крайнему западному участку (западнее г. Нагой-Чук) и, возможно, по долине р. Березовая (приток р. Белая) между г. Фишт и г. Чугуш.

На Северо-Западном Кавказе обитает 8 видов: *Dugesia taurocaucasica*, *Dendrocoelopsis lagonakii*, *Dendrocoelum sureni*, *D. gefoense*, *D. mamkaevi*, *D. superficiale*, *D. caucasicum*, *Microplana bachtadzei*. На Юго-Западном Кавказе в собственном материале отмечены *Dugesia taurocaucasica*, *Dendrocoelopsis lagonakii*, *D. mamkaevi*, в литературе указывается также *Dendrocoelum longipenis* (Komarek, 1916). Такое сходство фауны планарий северо-западного и юго-западного макросклонов Большого Кавказа, очевидно, свидетельствует о единстве ее происхождения и развития.

Зоогеографическое районирование планарий Кавказа разработано неполно, в первую очередь из-за фрагментарности данных об их распространении. Для планарий Н.А. Порфирьева и Р.Я. Дыганова (1987) используют классификацию М.Л. Пидгайко (1983), согласно которой территория Кавказа относится к Кавказскому биолимнологическому региону. А.Г. Касымов (1972) в составе кавказской пресноводной фауны выделяет 7 фаунистических комплексов, планарий Западного Кавказа можно отнести к двум из них: **средиземноморскому** (*D. taurocaucasica*) и **кавказскому**, включающему эндемичные виды (*Dendrocoelum sureni*, *D. gefoense*, *D. mamkaevi*, *D. superficiale*, *D. caucasicum*, *D. longipenis*, *Dendrocoelopsis lagonakii*).

Таким образом, согласно собственным и литературным данным фауна пресноводных планарий Кавказа складывается из 4 зоогеографических групп: **кавказской** (47%) – *Dendrocoelum sureni*, *D. gefoense*, *D. mamkaevi*, *D. superficiale*, *D. caucasicum*, *D. longipenis*, *Dendrocoelopsis lagonakii*, *D. oculata*; **средиземноморской** (41%) - *Dugesia gonosephala*, *D. taurocaucasica*, *D. bacuriana*, *D. praecaucasica*, *D. transcaucasica*, *D. polychroa*, *Dendrocoelum lacteum*; **кавказско-переднеазиатской** (6%) - *Phagocata armeniaca*; **бореальной** (6%) - *Polycelis tenuis*. Уровень эндемизма кавказской фауны пресноводных планарий составляет 65% (в том числе 41% составляют эндемики Западного Кавказа). Уровень эндемизма западно-кавказской фауны пресноводных триклад 87,5%.

Распространение наземных планарий на Кавказе изучено весьма фрагментарно. Благоприятные климатические условия Западного Кавказа (мягкий климат в сочетании с высокой влажностью и большим количеством осадков) отчасти объясняют находки наземных триклад в этом регионе. Однако наземные планарии могут обитать и в других областях Кавказа. Для их зоогеографической характеристики имеющихся данных недостаточно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показало проведенное исследование, фауна пресноводных планарий на Северо-Западном Кавказе представлена 7 видами, относящимися к двум семействам: 1) Dugesiidae: *Dugesia taurocaucasica*; 2) Dendrocoelidae: *Dendrocoelum caucasicum*, *D. superficiale*, а также 3 вида из рода *Dendrocoelum* и 1 вид *Dendrocoelopsis*, новые для науки (Порфирьева, 1958; Порфирьева, Дыганова, 1987; Shumeev, 2005). Фауна наземных планарий представлена как минимум одним новым для науки видом: *Microplana bachtadzei* (сем. Rhynchodemidae). По литературным данным, в целом на Кавказе было известно 13 видов пресноводных планарий. С учетом собственных данных эта цифра возрастает до 18 видов, из которых 12 – эндемики Кавказа, а 8 видов – эндемики Западного Кавказа. Это свидетельствует о наличии на Кавказе самостоятельного центра видообразования планарий (не менее 12 видов), включающего отдельные очаги для разных групп.

На основе данных о распространении, кавказских планарий можно отнести к 4 группам: кавказской, средиземноморской, кавказско-переднеазиатской и бореальной. Кавказские эндемичные дугезииды близки к средиземноморским представителям *Dugesia gonosephala* s.l., дендроцелиды – к европейским, приуроченным, главным образом, к пещерным водоемам альпийской складчатости. Дендроцелиды проникли на Кавказ, вероятно, в миоцене, дугезииды – в конце миоцена или начале плиоцена. Фауна дендроцелид происходит от солоновато-водной миоценовой фауны, а дугезииды проникли на Северо-Западный Кавказ по пресноводным водоемам, вероятно, из Малой Азии. Фауна наземных планарий близка к европейской и малоазиатской; проникновение на Кавказ, вероятно, происходило из Европы через Малую Азию.

Сравнение кавказского очага видообразования планарий с близкими по возрасту охридским, каспийским и байкальским очагами позволяет выявить общие закономерности в морфологической эволюции триклад, установить темпы и масштабы формообразования у планарий. Параллельные изменения наблюдаются в строении прикрепительного органа, глаз, органов половой системы.

1) У *Dendrocoelum sureni* из Б. Фанагорийской пещеры за счет характерного для дендроцелид прикрепительного валика на переднем конце тела развивается настоящая присоска. Таким же способом, за счет переднего прикрепительного валика, формируется сходная по гистологическому строению присоска охридского *D. albidum* и байкальского *Archicotylus elongatus*.

2) У *Dendrocoelum gefoense* и *D. tamkaevi* усиливается мускулатура глотки (за счет появления в ее наружной стенке внутреннего продольного мышечного слоя). Такое же усиление мускулатуры глотки наблюдается и у некоторых других дендроцелид (например, у *Bdellocephala baicalensis*).

3) У кавказских эндемичных видов дендроцелид увеличивается число глаз, которые располагаются двумя цепочками. Глазки в цепочке имеют тенденцию сближаться, вплоть до слияния их пигментных бокалов (у *Dendrocoelum tamkaevi*). Полимеризация глаз, а далее их слияние и такое же их расположение наблюдается также у байкальских планарий.

4) Эволюция папиллы пениса у кавказских представителей *Dendrocoelum* идет в трех направлениях: а) удлинение ее дистального отдела (*Dendrocoelum gefoense*), б) выпячивание базальной части папиллы пениса в полость бульбуса (*Dendrocoelum sureni*) и в дальнейшем образование здесь флагеллума (*D. caucasicum*), в) редукция папиллы, замещающейся мускулистым антрумом (*D. superficiale*). Такой же спектр преобразований наблюдается у каспийских, охридских и байкальских планарий.

5) Аденодактили кавказских дугезиид представляют разные стадии развития – от пучка желез до папиллы, соразмерной с пениальной. Это характеризует их как новообразования. Сравнительное рассмотрение аденодактиля планарий показывает, что они формировались у них независимо пять раз.

6) У кавказского *Dendrocoelum gefoense* наблюдается формирование генито-интестинального соединения, которое до этого из пресноводных планарий отмечалось лишь у пиренейского *Dendrocoelum coiffaiti*. Кроме того, оно появляется независимо у морских и наземных триклад (например, у *Microplana bachtadzei*).

Таким образом, однотипные в конструктивном отношении формы демонстрируют сходные эволюционные тенденции в духе гомологических рядов Н.И. Вавилова. Следует подчеркнуть, что временные рамки выявленных морфологических изменений и, соответственно, видообразования ограничены сравнительно молодой альпийской складчатостью, причем эти преобразования, очевидно, являются еще более молодыми. Эти временные ориентиры очень важны для оценки возраста эволюционных приобретений у турбеллярий, не представленных в палеонтологической летописи.

ВЫВОДЫ

1. Фауна пресноводных планарий на Северо-Западном Кавказе представлена 7 видами, относящимися к двум семействам: Dugesiiidae (*Dugesia taurocaucasica*) и Dendrocoelidae (*Dendrocoelum caucasicum*, *D. superficiale*, 3 новых вида *Dendrocoelum* и 1 новый вид *Dendrocoelopsis*). Фауна наземных планарий представлена как минимум одним новым для науки видом (*Microplana bachtadzei*, сем. Rhynchodemidae).

2. Как показывает сопоставление кавказского очага формообразования планарий с каспийским, охридским и байкальским, у сходных в конструктивном отношении триклад происходят параллельные преобразования: формирование присоски из переднего

прикрепительного валика, усиление мускулатуры глотки, полимеризация и дальнейшее слияние глаз, сходный спектр преобразований папиллы пениса, неоднократное формирование аденодактилей, неоднократное возникновение генито-интестинального сообщения.

3. Основными местами обитания пресноводных планарий на исследованной территории являются ручьи, небольшие реки и пещерные водоемы. Наземные планарии обычно населяют влажный листовый опад; встречаются также в гниющей влажной древесине, на нижней стороне мха на камнях.

4. Распространение дендроцелид на Северо-Западном Кавказе приурочено к высокогорным и пещерным водоемам, ниже по течению обитают представители семейства *Dugesiiidae*.

5. Фауна планарий северо-западного и юго-западного макросклонов Большого Кавказа обнаруживает значительное сходство, что, очевидно, свидетельствует о единстве ее происхождения и развития.

6. Фауна планарий Кавказа складывается из 4 зоогеографических групп: кавказской (47%), средиземноморской (41%), кавказско-переднеазиатской (6%), бореальной (6%). Уровень эндемизма кавказской фауны пресноводных планарий составляет 65% (в том числе 41% составляют эндемики Западного Кавказа). Уровень эндемизма западно-кавказской фауны пресноводных триклад 87,5%.

7. Кавказ представляет собой самостоятельный центр видообразования планарий, включающий отдельные очаги для разных групп. Проникновение дендроцелид на Кавказ, по всей вероятности, произошло в середине миоцена, дугезиид и наземных планарий – в конце миоцена или начале плиоцена. Фауна дендроцелид происходит от солоновато-водной миоценовой фауны; дугезииды проникли на Северо-Западный Кавказ по пресноводным водоемам, вероятно, из Малой Азии. Фауна наземных триклад близка к европейской и малоазиатской; эти планарии проникли на Кавказ из Европы, вероятно, через Малую Азию в конце миоцена.

Работы, опубликованные по теме диссертации

1) *Шумеев А.Н., Бахтадзе Г.Б.* К фауне пресноводных планарий (*Plathelminthes, Turbellaria, Paludicola*) Адыгеи // Тезисы докладов международной научно-практической конференции "Биосфера и Человек". Майкоп, 1999. С. 165-166.

2) *Шумеев А.Н., Бахтадзе Г.Б.* К систематическому положению дендроцелид (*Turbellaria: Tricladida: Dendrocoelidae*) Адыгеи // Тезисы докладов международной научно-практической конференции "Биосфера и Человек". Майкоп, 2001. С. 261-262.

3) *Шумеев А.Н.* Новые данные о пресноводных планариях (*Turbellaria, Tricladida, Paludicola*) бассейна р. Белая (приток р. Кубань) // Тезисы 1-ой Всероссийской школы по морской биологии: "Современные проблемы

биологии и экологии морей" (г. Ростов-на-Дону). Мурманск, 2001. С. 113-114.

4) *Шумеев А.Н.* К фауне дендроцелид (Turbellaria: Tricladida: Dendrocoelidae) Северо-Западного Кавказа // IV международная конференция "Биологическое разнообразие Кавказа" (Тезисы докладов). Махачкала, 2002. С. 35-36.

5) *Мамкаев Ю.В., Порфирьев А.Г., Шумеев А.Н.* Железисто-мышечные органы в копулятивном аппарате планарий (аденодактили) как многократно развивавшиеся новообразования // Отчетная научная сессия по итогам работ 2004 г. Тезисы докладов. Санкт-Петербург, 2005. С. 18-20.

6) *Шумеев А.Н.* Новые данные о планариях Кавказа // Отчетная научная сессия по итогам работ 2004 г. Тезисы докладов. Санкт-Петербург, 2005. С. 39-40.

7) *Mamkaev Yu.V., Porfiriev A.G., Shumeev A.N.* Glandular-muscular organs (adenodactyls) in copulatory apparatus of planarians as repeatedly originated new formations // Proceedings of the Zoological Institute RAS (Zoological Sessions: Annual Reports 2004). 2005. Vol. 308. P. 41-48.

8) *Shumeev A.N.* New data on planarians of the Caucasus // Proceedings of the Zoological Institute RAS (Zoological Sessions: Annual Reports 2004). 2005. Vol. 308. P. 91-98.

9) *Шумеев А.Н.* Новые данные о распространении представителей рода *Dendrocoelopsis* (Plathelminthes: Tricladida: Dendrocoelidae) на Кавказе // Материалы VIII Международной конференции "Биологическое разнообразие Кавказа". Часть 2. "Зоология" Нальчик. КБГСХА. 2006. С.136-137.

10) *Шумеев А.Н.* Наземные планарии как представители соединительнотканно-мышечного типа организации // Проблемы эволюционной морфологии животных. Тезисы Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения академика А.В. Иванова. СПб: Зоологический институт РАН. 2006. С.128-130.

11) *Прозорова Л.А., Шумеев А.Н.* Новая находка крупной наземной планарии на юге Дальнего Востока России // Вестник ДВО РАН, 2007. №3. С. 65-68.

12) *Шумеев А.Н.* Распространение пресноводных планарий на Западном Кавказе // Отчетная научная сессия по итогам работ 2006 г. Тезисы докладов. Санкт-Петербург, 2007. С. 48-49.

13) *Шумеев А.Н.* Распространение пресноводных планарий на Западном Кавказе // Биология внутренних вод (в печати).

Подписано в печать 28.04.2008
Объем 1.0 п.л. Тираж 100 экз. Заказ № 101
Отпечатано в типографии ООО «КОПИ-Р», С-Пб, пер. Гривцова 6б
Лицензия ПЛД № 69-338 от 12.02.99