На правах рукописи

ПОРФИРЬЕВ Андрей Георгиевич

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ БАЙКАЛЬСКИХ ПЛАНАРИЙ ДВУХ ЭНДЕМИЧНЫХ РОДОВ *BAIKALOBIA* KENK, 1930 И *ARCHICOTYLUS* KOROTNEFF, 1912 (PLATHELMINTHES, TRICLADIDA)

03.00.08 - Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Казань – 2009 г.

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных Биолого-почвенного факультета Казанского государственного университета им. В.И. Ульянова-Ленина.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор, Голубев Анатолий Иванович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук Дыганова Роза Яхиевна

доктор биологических наук Бисерова Наталья Михайловна

Ведущая организация: Зоологический институт РАН

Защита состоится «19» марта 2009 г. в 14:00 часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 при Казанском государственном университете им. В.И. Ульянова-Ленина по адресу: 420008, г. Казань, Кремлевская, 18, факс (843) 292-44-48

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Казанского Государственного университета им. Ульянова-Ленина.

Автореферат разослан «__» февраля 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук Зелеев Р.М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Настоящая работа посвящена изучению отряда байкальских турбеллярий – триклад или планарий (Tricladida, Paludicola). Данная группа широко распространена в озере Байкал и является неотъемлемой частью его животного мира. Байкальская фауна турбеллярий отличается очень высокой степенью эндемизма и остается до конца неизученной. Ранее систематика байкальских триклад основывалась практически полностью на строении копулятивного аппарата червей. Сравнительно недавно было выяснено, что видоспецифические признаки могут быть обнаружены также в строении кожно-мышечного мешка, присосок и глоток планарий (Kawakatsu et al., 2001; Наумова, 2003; Тимошкин и др., 2004). В данной работе объектом исследования были выбраны планарии двух эндемичных родов из озера Байкал: *Baikalobia* Kenk, 1930 и *Archicotylus* Korotneff, 1912, изучение которых может приблизить нас к решению вопроса о филогенетических отношениях и происхождении байкальской фауны планарий.

Выбор рода *Baikalobia* в качестве объекта исследования определяется тем, что планарии рода *Baikalobia* являются самостоятельно эволюционирующей ветвью байкальской фауны, что подтверждается, прежде всего, наличием в их половом аппарате мускульно-железистых органов – аденодактилей, тогда как другие планарии Байкала их лишены. Своеобразное строение и форма, а также расположение и ориентация аденодактилей в корне отличают аденодактильные формы планарий Байкала от фауны планарий Сибири, Каспия и других древних озер (Охрид, Бива). К роду относятся следующие виды: *Baikalobia guttata* (Gerstfeldt, 1858), *B. variegata* (Korotneff, 1912), *B. copulatrix* (Korotneff, 1912), *B. raddei* (H. Sabussow, 1911).

Род *Archicotylus* – сборный род планарий Байкала. Предыдущими исследователями фауны планарий Байкала (Ливанов, Порфирьева, 1964; Порфирьева, 1973, 1977) ранее отмечались недостатки в диагнозе рода. Также не исключалась возможность выделения части видов рода *Archicotylus* в новые роды (Порфирьева, 1973, 1977). К роду *Archicotylus* на момент начала исследования относили семь видов – *Archicotylus decoloratus* Korotneff, 1912, *A. elongatus* Korotneff, 1912, *A. stringulatus* (Korotneff, 1912), *A. junca* (Korotneff, 1912), *A. rubzowi* Porfirieva, 1977, *A. parvipunctatus* (Korotneff, 1912), *A. planus* (H. Sabussow, 1903).

Цель работы: таксономическая ревизия двух эндемичных родов байкальских планарий *Baikalobia* и *Archicotylus*. Для достижения этой цели решались следующие **задачи:**

1. Провести таксономическую ревизию планарий родов *Baikalobia* и *Archicotylus*.
2. Дать сравнительно-морфологический анализ основных систем органов планарий: глотки, кожно-мышечного мешка, полового аппарата.
3. Составить и дополнить видовые диагнозы червей.

4. С использованием традиционных и современных методов исследования выявить филогенетические отношения планарий данных родов.

Научная новизна работы. В данной работе впервые осуществлено всестороннее сравнительно-морфологическое изучение планарий родов *Baikalobia* и *Archicotylus*. Впервые проведено глубокое изучение таких таксономически важных органов, как аденодактили. С применением методов молекулярной биологии, на основе полученных сравнительно-морфологических данных составлена схема филогенетических отношений внутри данных родов. Описан один новый для науки род и три вида-эндемика озера Байкал.

Положения, выносимые на защиту.

1. Ревизия двух родов байкальских планарий *Baikalobia* и *Archicotylus*.
2. Род *Microarchicotylus* gen. nov. Porfiriev et Timoshkin является самостоятельным таксоном в семействе Dendrocoelidae.
3. Подтверждена гипотеза о происхождении планарий рода *Baikalobia* от безаденодактильных дендроцелид.
4. *Baikalobia pseudoguttata* Porfiriev, Zaytseva, Timoshkin, 2005, *Microarchicotylus elegans* (Porfiriev, Timoshkin, Zaytseva, 2009), *Microarchicotylus* sp. Porfiriev, Timoshkin, Zaytseva являются новыми видами байкальских планарий.
5. В составе сборного рода *Archicotylus* существует группа планарий, представляющая собой самостоятельную группу с родовым рангом; данное утверждение подтверждается сравнительно-морфологическими данными и данными, полученными методами молекулярной биологии.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные в ходе исследования данные являются вкладом в познание фауны планарий озера Байкал. Дополнены видовые диагнозы известных литоральных видов Байкала, являющихся модельным объектом в различных гидробиологических и экологических исследованиях и мониторинге. При изучении планарий Байкала на основе данных, полученных методами молекулярной биологии, подтверждены видовые статусы ряда изученных видов. Разработана схема вероятных филогенетических отношений между планариями внутри двух эндемичных родов. Создана научная коллекция планарий по трем родам, представленная сериями гистологических срезов. Полученные данные могут быть применены при составлении определителей по фауне Байкала.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на Отчетной научной сессии ЗИН РАН (Санкт-Петербург, 2005 г.), на Десятом международном симпозиуме по биологии плоских червей «10th International Symposium on Flatworm Biology» (Инсбрук, Австрия, 2006 г.), на XXII научной конференции «Любищевские чтения» (Ульяновск, 2008 г.), на Всероссийской научной конференции «Симбиоз» (Казань, 2008 г.), на 12-ой международной Пущинской школе-конференции молодых ученых (Пущино, 2008 г.), на II международной научно-практической конференции «Постгеномная эра в биологии и проблемы биотехнологии» (Казань, 2008г.), на От-

четных научных сессиях кафедры зоологии беспозвоночных КГУ (2007, 2008г.).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 10 научных работ (в том числе 2 статьи в рецензируемых журналах, 2 статьи на английском языке), 1 статья находится в печати.

Структура и объем диссертации. Диссертация представляет собой рукопись, состоящую из введения, 10 глав, выводов, списка цитированной литературы (154 источников, из них 65 на иностранных языках) и приложения. Работа изложена на 243 страницах, включая 72 рисунка и 6 таблиц.

Благодарности. Автор выражает безграничную признательность д.б.н. О.А. Тимошкину (Лимнологический институт СО РАН, Иркутск) за неоценимую помощь при написании данной работы и сотрудничество. Особую благодарность автор приносит своему научному руководителю – д.б.н., профессору А.И. Голубеву за помощь при написании работы. Также автор благодарит аквалангистов И.В. Ханаева и к.б.н. А.Н. Новицкого (ЛИН СО РАН, Иркутск) за помощь в сборе материала и профессора д.б.н. Д.И. Стома и А.Д. Стом (Иркутский НИИ биологии) за обеспечение материалом для исследования. Автор выражает искреннюю признательность профессору, д.б.н. Ю.В. Мамкаеву и к.б.н. А.Н. Шумееву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за внимание к работе, консультации, обеспечение доступа к фондам Зоологического института и материал с Северо-Западного Кавказа для исследования нуклеотидной последовательности 18S рРНК планарий. Также автор признателен к.б.н. А.А. Ризванову и Н.И. Ланник за помощь при исследовании молекулярной генетики планарий, к.т.н. Л.Л. Фроловой за помощь при составлении филогенетических деревьев, к.б.н. Н.А. Шакуровой и к.б.н. Р.П. Токиновой за внимание к работе при ее обсуждении и высказанные замечания. Также автор выражает благодарность к.б.н. Е.П. Зайцевой (ЛИН СО РАН), Е.П. Тереза (ЛИН СО РАН) и У.О. Колесовой (Иркутский ГУ), за помощь при сборе материала.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Состояние изученности рода *Baikalobia* и рода *Archicotylus*

В главе содержится обзор литературы, посвященной исследованию морфологии и систематики планарий данных родов. Приведены сведения по молекулярной биологии и кариологии планарий изученных родов.

Глава 2. Материалы и методы

В работе использован материал, собранный во время экспедиций на озере Байкал, организованных лабораторией водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН на озере Байкал, состоявшихся в период с 2003 по 2008 год. Значительная часть данной работы была выполнена в сотрудничестве с коллективом лаборатории водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН. Также был изучен и задействован в работе материал по родам *Baikalobia* и *Archicotylus*, находящийся в коллекции музея Казанского государственного университета и в других коллекционных цен-

трах страны. Всего было проанализировано около 500 экземпляров червей; из них приблизительно 150 экземпляров планарий были использованы для изготовления постоянных гистологических препаратов (что составляет около 816 предметных стекол и 58752 срезов).

В работе применялся ручной сбор материала. С небольших глубин материал был поднят аквалангистами. Фиксация планарий проводилась в 70% или 90% этиловом спирте. Постоянные гистологические препараты были изготовлены в лабораторных условиях по общепринятой методике (Ромейс, 1953; (Иванов и др., 1981)). Гистологические препараты были окрашены по методу Маллори и методом азановой окраски по Гейденгайну.

Методы выделения, амплификации фрагментов и секвенирования нуклеиновых кислот подробно описаны в основном тексте диссертации.

Глава 3. Морфологическая характеристика рода *Baikalobia*

В данной главе отражены основные характеристики внешнего вида и внутреннего строения (строение кожно-мышечного мешка, глотки и полового аппарата) планарий данного рода.

Систематика рода *Baikalobia*:

Тип Plathelminthes
Класс Turbellaria
Отряд Tricladida Lang, 1884
Подотряд Paludicola Hallez, 1892
Семейство Dendrocoelidae Hallez, 1892
Подсемейство Dendrocoelinae Ball, 1974
Род *Baikalobia* Kenk, 1930

Типовой вид: *Baikalobia guttata* (Gerstfeldt, 1858).

Диагноз. Дендроцелиды, имеющие аденодактили в виде довольно тонких и длинных трубок, покрытых мышечным чехлом и идущих в стороны от общего атрия. Количество аденодактилей от одного до девяти. Иногда аденодактиля может не быть. На переднем конце присасывательная ямка. Глаза расположены двумя дугами, обращенными выпуклой стороной к медиальной линии.

Глава 4. Описание видов рода *Baikalobia*

Baikalobia guttata (Gerstfeldt, 1858)

Длина 15 – 20 мм, ширина 3 – 4 мм. Форма тела удлиненно-овальная. Аурикулы небольшие. Присоска овальной формы. Глаза (6 – 9) располагаются с внутренней стороны белых овалов, находящихся на переднем конце. Общий оттенок окраски спинной стороны может меняться от грязно-зеленого цвета до светло-серого и буро-коричневого. Два ряда небольших светлых пятен несимметрично располагаются справа и слева от медиальной линии. Число пятен 7 – 9 в каждой полосе. Брюшная сторона непигментированная. Кожно-мышечный мешок состоит из четырех слоев. Его высота с брюшной стороны 170 – 244 мкм, со спинной 170 – 190 мкм. Глотка коротко-цилиндрической формы. В наружном мышечном слое глотки отсутствует

слой внутренних продольных волокон. Внутренняя дендроцелидная мышечная стенка состоит из 15 – 22 рядов кольцевой мускулатуры и 9 – 11 рядов продольной и имеет толщину 180 – 210 мкм. Мышечная обкладка бульбуса пениса образована большой массой переплетающихся кольцевых и продольных волокон, образующих ярко выраженные концентрические слои. Семеводы впадают в заднюю часть семенного пузырька, сливаясь в общий проток. Папилла конической формы. На конце папиллы имеется флагеллум. Семяприемник имеет большие размеры и располагается, занимая все пространство, между бульбусом и глоточным карманом. Канал семяприемника проходит сбоку от бульбуса. Общий атрий имеет небольшие размеры. С боков, справа и слева от медиальной линии, в общий атрий впадают два крупных аденодактиля. Аденодактили – эпителиальные трубки, с открывающимися в них протоками желез, имеющие мышечную обкладку.

Распространение. Встречается по всему Байкалу. Представители вида были собраны около поселка Листвянка, в большом количестве. Обитает на литорали, на глубине от 1 до 2 метров.

Baikalobia pseudoguttata Porfiriev, Zaytseva, Timoshkin, 2005

Длина 7 – 11 мм, ширина 2 – 3 мм. Форма тела удлиненно-овальная. Присоска овальной формы. Глаза (6 – 8) располагаются с внутренней стороны белых овалов на переднем конце головы. Окраска пестрая. Общий оттенок окраски спинной стороны светло-серый или охряно-желтый. Характерно наличие многочисленных темных точек и черточек размытых контуров, которые определяют общий фон спинной стороны планарии. В рисунке спинной стороны тела имеется два ряда светло-желтых пятен, несимметрично расположенных справа и слева от медиальной линии. Число пятен 5 – 8. Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны имеет высоту 110 – 130 мкм, со спинной стороны 80 – 100 мкм, состоит из четырех мышечных слоев. Глотка бочонковидной формы. Внутренняя дендроцелидная стенка глотки состоит из 7 – 8 рядов кольцевых и 3 – 4 рядов продольных мышц и имеет толщину 40 – 45 мкм. Бульбус пениса образован переплетающимися кольцевыми и продольными волокнами. В заднюю часть семенного пузырька входят семеводы, сливаясь в общий проток. Папилла конической формы, на конце имеет флагеллум. Канал семяприемника проходит медиально над бульбусом. Общий атрий незначительных размеров. С боков, справа и слева от медиальной линии, в общий атрий впадают два аденодактиля.

Распространение. Эндемик Байкала. В большом количестве планарии были собраны около поселка Большие Коты. Вид обитает на литорали, на камнях у уреза воды. Вид распространен в акватории реки Ангара, представители отмечены в Ангаре около города Иркутска.

Baikalobia pseudovariegata (Rubtzoff, 1928)

Длина тела 12 – 20 мм, 3 – 5 мм в ширину. Форма тела удлиненно-овальная. Присоска овальной формы. Глаза (5 – 8) располагаются с внутренней стороны белых овалов. Общий оттенок окраски спинной стороны светло-

бурый, иногда желтоватый с многочисленными мелкими белыми пятнышками и темными черточками. Два ряда небольших светлых пятен несимметрично располагаются справа и слева от медиальной линии. Пятен 9 – 10 в каждой полосе. Позади или спереди от каждого светлого пятна находятся крупные по диаметру темные или практически черные пигментные пятна, которые часто сливаются в изредка прерывистую полоску темного пигмента. Брюшная сторона непигментированная. Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны имеет высоту 300 мкм, со спинной 240 мкм. Глотка цилиндрической формы. Имеется эзофагус длиной 336 мкм. В наружном мышечном слое глотки имеется слой внутренних продольных волокон (2 – 3 ряда). Мышечная обкладка бульбуса пениса состоит из большой массы переплетающихся кольцевых и продольных волокон (Рис. 1). В заднюю часть семенного пузырька, независимыми друг от друга протоками, впадают семеводы. Папилла конической формы. Флагеллум отсутствует. Семяприемник мешковидный, растянут в боковых направлениях, имеет небольшие размеры и располагается на небольшом пространстве между бульбусом и глоточным карманом. Канал семяприемника проходит посередине тела, сбоку от бульбуса, выстлан кубическим эпителием небольшой высоты. Аденодактиль в половом аппарате отсутствует.

Распространение. Планарии собраны около поселка Большие Коты и поселка Листвянка с глубины 2.5 – 4 м.

***Baikalobia variegata* (Korotneff, 1912)**

Длина 20 – 28 мм, ширина 10 – 13 мм. Тело широкоовальной формы, имеются слабо выраженные аурикулы. На переднем конце есть присасывательная ямка. Глаза (10 – 15) имеют характерное расположение дугами в два ряда, по внутреннему краю белых головных овалов. Окраска – пестрая. Общий фон спины черный или коричнево-бурый. Характерные особенности рисунка – наличие двух рядов округлых светло-желтых или охряных пятен, расположенных справа и слева от медиальной линии. Число пятен в ряду 6 – 10. От пятен вбок отходят светло-желтые мазки или полосы, располагающиеся поперек тела и достигающие бокового края. Брюшная сторона непигментированная. Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны имеет высоту 377 – 446 мкм, со спинной 290 – 325 мкм. Глотка длинноцилиндрической формы. В наружном мышечном слое глотки имеется внутренний слой переплетающихся продольных (4 –5 рядов) и кольцевых волокон (7 – 8 рядов). Бульбус больших размеров, цилиндрической формы. Семенной пузырек находится в нижней части папиллы. Семеводы, независимо друг от друга впадают в его заднюю часть. Папилла цилиндрическая. На ее конце есть флагеллум, имеющий толстые стенки. Канал семяприемника проходит медиально. Общий атрий относительно больших размеров, высокий, но сжат латерально. Два крупных аденодактиля впадают справа и слева от медиальной линии в общий атрий.

Распространение. Эндемик Байкала. Распространен по всему озеру, собран во многих его точках. Преимущественно рядом с поселком Большие Коты, Листвянка. Обитает на глубине от 2 до 20 – 25 метров.

***Baikalobia copulatrix* (Korotneff, 1912)**

Длина 16 – 25 мм, ширина 5 – 8 мм. Тело удлиненно-овальное. Имеется овальная присасывательная ямка. Глаза (5 – 9) располагаются по внутреннему краю двух светлых овалов. Окраска спинной стороны темно-серая, почти черная с иногда проглядывающими через темный фон ветвями кишечника. Брюшная сторона непигментированная. Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны имеет высоту 252 – 435 мкм, со спинной 290 – 325 мкм. Глотка длинноцилиндрической формы. В наружном мышечном слое глотки внутренний слой представлен 3 – 4 рядами продольных волокон. Мышечная обкладка бульбуса пениса образована большим количеством кольцевых и продольных волокон. Семеводы впадают в заднюю часть семенного пузыря, папилла тупо-конической формы, на конце имеется флагеллум. Аденодактили оттесняют своей мышечной массой полость мужского атрия. Канал семяприемника проходит практически медиально. В обширный общий атрий впадают аденодактили в количестве 8 – 10, открываясь в него спереди, сзади, с боков и окружая половое отверстие практически со всех сторон.

Распространение. Эндемик Байкала. Представители данного вида были собраны в районе пос. Большие Коты, Листвянки, а также в районе Ижимея, с глубин 1.5 – 1.4 метров.

***Baikalobia raddei* (H. Sabussow, 1911)**

Длина 10 – 15 мм, ширина 3 – 4 мм (по Порфирьевой, 1977). Спинная сторона равномерно окрашена в серовато-бурый цвет. На переднем конце два белых овала, по внутреннему краю каждого по 7 – 9 глаз в дуге. Внешний вид напоминает *B. copulatrix,* особенно в фиксированном состоянии, *B. raddei* отличается лишь меньшими размерами. Брюшная сторона светлая. В основании глотки имеется небольшой эзофагус. В наружном мышечном слое глотки отсутствует слой внутренних продольных волокон. Бульбус пениса шаровидной формы, образует тонкую мышечную обкладку вокруг семенного пузырька, отличающегося сравнительно с другими видами *Baikalobia* обширной полостью. На конце имеется флагеллум. Семеводы поднимаются от брюшной стороны к спинной и входят сзади и сбоку в бульбус, открываясь справа и слева со спинной стороны в семенной пузырек. Канал семяприемника проходит сбоку от бульбуса. Общий атрий небольших размеров, очень узок по ширине. Сзади и несколько сбоку от общего атрия располагается единственный аденодактиль, отклоняющейся вбок от медиального положения.

Распространение. Предыдущими исследователями (Порфирьева, 1977) был найден в Ангаре, у истока на камнях у берега и на небольших глубинах.

Аденодактили планарий рода *Baikalobia*

Аденодактили – железисто-мышечные органы, находящиеся в копулятивном аппарате планарий и впадающие в мужской или общий атрий. В по-

ловом аппарате планарий рода *Baikalobia* имеются сложно устроенные аденодактили, которые, по классификации Кенка (1930), можно отнести к дендроцелидному типу. Предыдущие исследователи отмечали, что аденодактили есть не у всех видов *Baikalobia* (Рубцов, 1928). Материал, собранный автором, позволяет подтвердить эту точку зрения, связано это с обнаружением безаденодактильной планарии – *B. pseudovariegata*. Количество аденодактилей у планарий *Baikalobia* различно: *Baikalobia raddei* – 1, *Baikalobia guttata* – 2, *Baikalobia pseudoguttata* – 2, *Baikalobia variegata* – 2, *Baikalobia copulatrix* – 8 – 9. Аденодактиль представляет собой эпителиальную трубку с толстой мышечной обкладкой. Самые крупные аденодактили (до 1400 мкм) имеются у *B. variegata*, относительно крупные (до 1100 мкм) у *B. copulatrix*, мелкие (до 420 мкм) у *B. pseudoguttata*. Толща мышечной обкладки пронизана протоками желез, открывающимися в полость аденодактиля. Железы аденодактилей разделяются на два типа по характеру секрета и месту впадения протоков в эпителиальную трубку. Тела желез располагаются за пределами мышечной обкладки аденодактиля. Для первого типа желез свойственен крупный зернистый секрет (окрашенный в красный цвет по Маллори), протоки данного типа желез открываются в проксимальную часть эпителиальной трубки. Второй тип желез имеет мелкий зернистый секрет (окрашивается в голубой цвет), протоки этих желез открываются в дистальную часть эпителиальной трубки. Функция аденодактилей (Мамкаев, Порфирьев, Шумеев, 2005) вероятно связана с потребностями раздражения или возбуждения партнера и распознавания видовой специфичности.

B. guttata. Два аденодактиля имеют удлиненно-коническую форму. Мышечная обкладка аденодактиля доходит до места впадения эпителиальной трубки органа в общий атрий. Максимальная длина аденодактиля – 750 – 800 мкм, толщина – 290 – 300 мкм. Длина эпителиальной трубки – 650 – 690 мкм, диаметр – 90 – 100 мкм. Протоки желез открываются в проксимальную (крупный зернистый секрет) и дистальную (мелкий зернистый секрет) часть эпителиальной трубки. Такое расположение протоков желез свойственно всем аденодактилям *Baikalobia.* В мышечной обкладке кольцевые волокна (12 – 15 рядов) преобладают над продольными волокнами (10 – 12 рядов).

B. pseudoguttata. Форма аденодактилей этого вида бывает двух типов: грушевидной и удлиненно-конической. У аденодактиля грушевидной формы к дистальной части эпителиальной трубки мышечная обкладка заканчивается, и эпителиальную трубку на небольшом промежутке (50 – 70 мкм) покрывают лишь 2 – 4 ряда продольных волокон. Вторая разновидность аденодактиля, удлиненно конической формы (мышечная обкладка доходит до самого конца эпителиальной трубки), имеет устройство, свойственное всем остальным видам *Baikalobia*. Максимальная длина – 410 – 420 мкм, толщина 190 – 200 мкм. Длина эпителиальной трубки – 360 – 370 мкм, ее диаметр 40 – 80 мкм. Мышечная обкладка аденодактиля представлена 10 – 13 рядами кольцевых и 7 – 10 рядами продольных волокон.

B. variegata. Два аденодактиля очень крупных по размеру, удлиненно-конической формы. Максимальная длина – 1360 – 1400 мкм, толщина 550 – 600 мкм. Длина эпителиальной трубки 1200 – 1250 мкм. Диаметр эпителиальной трубки 210 – 230 мкм. Диаметр просвета 110 – 150 мкм. В мышечной обкладке кольцевые мышцы представлены 11 – 17 рядами, продольные 12 – 15 рядами волокон.

B. copulatrix. Крупные по размерам аденодактили в количестве 8 – 10 открываются в общий атрий сзади и с боков. Форма аденодактилей удлиненно-коническая. Максимальная длина – 1050 – 1100 мкм, толщина 360 – 370 мкм. Длина эпителиальной трубки 770 – 790 мкм. Диаметр 90 – 100 мкм. Количество кольцевых мышц в мышечной обкладке – 10 – 16 рядов, продольных – 10 – 14 рядов.

B. raddei. Единственный аденодактиль расположен сбоку от медиальной линии. Форма аденодактиля удлиненно-коническая. Длина – 392 – 400 мкм. Максимальная толщина – 196 – 200 мкм, толщина – 112 мкм. Мышечная обкладка аденодактиля состоит из 15 – 16 рядов кольцевых и 10 – 11 рядов продольных волокон.

Глава 5. Морфологическая характеристика рода *Archicotylus*

В главе отражены основные характеристики внешнего вида и внутреннего строения кожно-мышечного мешка, глотки и полового аппарата планарий данного рода. Предыдущими исследователями отмечались недостатки в диагнозе рода, в частности, отсутствие каких-либо эксцессивных приспособлений и отклонений у планарий *Archicotylus* от типовой схемы строения полового аппарата *Tricladida, Paludicola* (Ливанов, Порфирьева, 1964; Порфирьева, 1973, 1977). На основе собственных данных предложено выделение трех видов (*Microarchicotylus stringulatus* и *Microarchicotylus elegans, Microarchicotylus* sp. nov.) в отдельный род байкальских планарий *Microarchicotylus* gen. nov. Остальные планарии (*Archicotylus decoloratus, A. elongatus, A. junca, A. rubzowi, A. parvipunctatus, A. planus*) остаются в составе рода *Archicotylus.*

Типовой вид: *Archicotylus decoloratus* Korotneff, 1912.

Диагноз. Дендроцелиды без аденодактилей. Папилла пениса развита, бульбус шаровидный, простого строения. Состоит из перекрещивающихся в различных направлениях кольцевых и продольных волокон. Общий атрий небольшой. Копулятивный аппарат может быть отодвинут от глоточного кармана на значительное расстояние. Глаз два или много, располагаются в виде двух прямых симметричных рядов или по краю переднего конца. Могут быть дополнительные глазки. Эндемики Байкала.

Глава 6. Описание видов родов *Archicotylus*. *Archicotylus decoloratus* Korotneff, 1912

Длина тела 18 – 25 мм, ширина 1.5 – 2 мм. Форма тела удлинённая, сильно вытянутая**.** Спинная сторона лишена пигмента, сквозь покровы очень

хорошо виден кишечник, с просвечивающей в ней пищей, от чего и зависит окраска тела. В окраске тела обычны различные оттенки красного, желтого, зеленого или бурого цвета. Задние ветви кишечника образуют за половым аппаратом анастомоз. Два глаза располагаются на небольшом расстоянии от переднего конца тела. У некоторых видов имеются дополнительные глазки. На переднем конце имеется железистое поле. Брюшная сторона лишена пигмента. Половой аппарат находится на значительном удалении от глотки, расположенной приблизительно посередине тела; между глоткой и половым аппаратом всегда имеется большой промежуток. Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны имеет высоту 84 мкм, со спинной 56 – 72 мкм. В глотке есть эзофагус длиной 168 мкм, имеющий на всем своем протяжении усиленную мускулатуру. Для наружной стенки глотки характерен увеличенный по высоте эпителий. В строении полового аппарата отсутствуют существенные отклонения от общей схемы устройства копулятивных органов триклад. Бульбус пениса имеет шаровидную форму. Длина папиллы – 165 мкм. Семеводы раздельно впадают сверху в заднюю часть семенного пузырька. Канал семяприемника очень широкий, незаметно переходящий в семяприемник.
Распространение. Встречаются на глубине 2 – 4 м. Предыдущими исследователями планарии собраны около Култука, в районе Солзана, Листвянки, Больших Котов, в Баргузинском заливе с глубины 17 – 18 м. Нами планарии собраны возле поселка Большие Коты, и напротив мыса Березового (Листвянка) с глубины 2 – 4 м.

Archicotylus elongatus Korotneff, 1912

Длина тела 25 мм, ширина 1.5 –2 мм. Форма тела удлинённая, сильно вытянутая. Спинная сторона лишена пигмента, бледно желтая. В окраске тела обычны различные оттенки красного, желтого, зеленого или бурого цвета. Задние ветви кишечника образуют за половым аппаратом анастомоз. Три пары глаз располагаются на небольшом расстоянии от переднего конца тела. Брюшная сторона лишена пигмента. Половой аппарат находится на значительном удалении от глотки, расположенной посередине тела. Между глоткой и половым аппаратом имеется большой промежуток. Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны и со спинной стороны имеет одинаковую высоту 70 мкм. Некоторые мышечные слои больше развиты со спинной стороны (кольцевой слой мышц – 2 – 3 ряда, продольный слой – 2 – 3 ряда), чем с брюшной стороны. В глотке имеется слабо выраженный эзофагус. Половой аппарат находится на большом расстоянии от глотки. Бульбус пениса полушаровидной формы. Длина папиллы 290 мкм. В папилле хорошо выражена базальная мембрана. Семеводы раздельно впадают в семенной пузырёк. Семяприемник имеет очень большие размеры.
Распространение. Эндемик Байкала. По данным Н.А. Порфирьевой (1977), вид встречается в районе Селенгинского мелководья и в Баргузинском заливе преимущественно на песчаном и илистом грунте.

Archicotylus planus (H. Sabussow, 1903)

Длина 17 – 19 мм, ширина 3 мм. Аурикул нет. Спинная сторона лишена пигмента, окраска тела зависит от просвечивающей пищи в кишечнике и варьирует от чисто белого до желтоватого или бурого цвета. На общем фоне окраски обычно видны слабо просвечивающие серые ветви кишечника, образующие за половым аппаратом анастомоз. Глаза расположены в виде двух цепочек черных точек, находящихся по краю переднего конца тела. Количество глаз в цепочке от 15 до 27. На переднем конце имеется присасывательная ямка. Брюшная сторона без пигмента. Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны имеет высоту 86 мкм, со спинной стороны 48 мкм. В глотке имеется хорошо выраженный эзофагус длиной 224 – 280 мкм. Бульбус пениса располагается на значительном отдалении от глотки. Стенка мужского атрия подстилается субэпителиально мощным слоем мускулатуры, от 5 до 9 рядов кольцевых мышц, и 3 – 4 рядов продольных мышц. Семенной пузырек представляет практически правильный шар, смещенный вниз. Длина папиллы 280 – 336 мкм, в ней имеется хорошо выраженная базальная мембрана. Семеводы впадают в заднюю часть семенного пузырька раздельно. В общем атрии имеется железистый участок эпителия. В составе данного вида существуют формы, у которых пениальный орган имеет шаровидную форму. Папилла в этом случае является практически частью шаровидного пениального органа и сложно выделяется в отдельности.

Распространение. Эндемик Байкала. Распространен в районе Селенгинского мелководья, в Малом Море, в Чивыркуйском заливе на илистом грунте с примесью песка. Нами вид собран рядом с бухтой Большие Коты (Скрипер) на песчаном грунте на глубине 2.5 метров.

Archicotylus junca (Korotneff, 1912)

Длина тела 5 мм, ширина – 2 мм. Тело овальное со слабо выраженными аурикулами. Спинная сторона равномерно окрашена в желтый цвет. С небольшим отступом от переднего конца располагаются 2 симметричных пары глаз, которые ориентированы горизонтально. С брюшной стороны, которая светлее спинной, видна просвечивающая глотка в виде круга (из-за практически вертикального расположения). Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны имеет высоту 20 мкм, со спинной стороны 15 мкм. В основании глотки имеется эзофагус (218 мкм). Глотка расположена практически вертикально и перпендикулярно оси тела. Пениальный орган конической формы. Бульбус пениса шаровидной формы, образует тонкую мышечную обкладку вокруг семенного пузырька, имеющего обширную полость. Семеводы впадают раздельно в семенной пузырек. Канал семяприемника проходит сверху от бульбуса. Общий атрий очень небольших размеров, узок по ширине и фактически является незначительным продолжением мужского атрия.

Распространение. Вид был собран в бухте Большие Коты (Жилище) на камнях и около Ушканьих островов на глубинах до 2 метров.

Archicotylus rubzowi Porfirieva, 1977

Длина тела в покое 9 мм, при движении 12 мм. Ширина 2 – 3 мм. Форма тела удлинённо-овальная. Имеются небольшие аурикулы. Спинная сторона светло-коричневая, передний конец размером 1 – 3 мм имеет светлую окраску. Сзади светлый передний отдел отделен темной, практически черной перевязью, его задняя граница сливается и переходит в основной фон спинной поверхности. Глаза расположены двумя прямыми цепочками по 5 – 9 глаз в цепочке, начинающейся от внешнего края переднего конца или от углов трапециевидного пигментного пятна и доходящей до перевязи. На переднем конце имеется присоска в виде углубления. Брюшная сторона не пигментирована. Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны имеет высоту 56 мкм, со спинной стороны 40 мкм. Бульбус пениса, занимает по высоте практически все пространство, несмотря то, что канал семяприемника проходит над пениальным органом. Мышцы бульбуса расположены во взаимно перпендикулярных направлениях, отдаленно напоминая расположение мышц свойственных другому роду байкальских планарий *Hyperbulbina*. Папилла длинная, коническая. Субэпителиально в папилле расположена базальная мембрана. На конце папиллы имеется хорошо выраженный псевдофлагеллум. Семеводы независимыми друг от друга протоками впадают в переднюю часть семенного пузырька. На участке, где канал семяприемника впадает в общий атрий, расположен сфинктер или мышечная муфта, состоящая из 4 – 5 рядов продольной мускулатуры. Общий атрий небольших размеров.
Распространение: Планарии были собраны рядом с бухтой поселка Большие Коты, напротив Скрипера, с глубины 4 м.

Archicotylus parvipunctatus (Korotneff, 1912)

Длина 7 – 8 мм, ширина 2 мм (по Порфирьевой, 1977). Тело удлиненно-овальное. Передний конец со спинной и брюшной стороны выделяется своим снежно-белым цветом. Основным элементом рисунка является темная полоса, проходящая по средней линии от светлого переднего поля до заднего конца, заключающая в себе цепочку довольно больших светлых пятен. Граница между светлым передним полем и более темным фоном спины имеет вид дуги, обращенной выпуклостью назад. Глаза (5 – 9) образуют 2 почти прямые, немного расходящиеся назад цепочки. Цепочки расположены на светлом переднем поле, но задние глаза заходят и на темную часть спины. Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны имеет высоту 84 мкм, со спинной стороны 30 мкм. Имеется эзофагус (226 мкм). Бульбус пениса шаровидный, папилла слабо выражена. Субэпителиально в папилле расположена базальная мембрана. Семеводы независимыми друг от друга протоками впадают в семенной пузырек. Канал семяприемника короткий, подстилается 1 рядом кольцевых и 1 рядом продольных волокон (слабо выраженных). Общий атрий в высоту достигает 224 мкм, в ширину 112 мкм.

Распространение. Н.А. Порфирьева (1977) находила планарий данного вида в Больших Котах, на камнях с глубины 7 – 15 м, а также в Листвянке, на глубине 3 – 4 м. Данный вид является редкой формой.

Глава 7. Род *Microarchicotylus* gen. nov. Porfiriev et Timoshkin

Типовой вид. *Microarchicotylus stringulatus* (Korotneff, 1912).

Диагноз: Длина планарий 3 – 6 мм. Тело короткое, удлиненно-овальное. Глаз два, возможно наличие дополнительных глазков. На переднем конце тела брюшной стороны имеется присасывательная ямка. Планарии этого рода обладают разнообразной окраской тела. У всех червей имеется белый ошейник на переднем конце тела. Общий план строения кожно-мускульного мешка консервативен, состоит из четырех мышечных слоев. С брюшной стороны мускулатура обычно развита больше, чем со спинной. Глотка бочонковидная. Может достигать значительных размеров в длину. Внутренняя стенка глотки имеет «дендроцелидное» строение. У всех форм данного рода есть эзофагус. Эпителий, выстилающий глоточный канал, часто увеличен по высоте. Планарии этой группы не обладают аденодактилями. Все части полового аппарата тесно сближены друг с другом. Пениальный орган имеет наклонную ориентацию. Бульбус пениса представлен мышечной массой, образованной переплетающимися продольными и кольцевыми мышцами, охватывающими семенной пузырек. Иногда имеется псевдофлагеллум (*Microarchicotylus* sp. nov.). В папилле пениса очень хорошо выражена базальная мембрана. В общем атрии сильно развит передний отдел.

Род пресноводных планарий, эндемик Байкала, включает 3 вида.

Распространение. Везде в зоне литорали открытого Байкала. Формы данного рода отмечены в районе бухты Больших Котов, пади Варначка, вблизи Ольхонских ворот. Встречаются в сборах с песком, реже на нижней поверхности камней.

Этимология. Название рода подчеркивает небольшие размеры планарий и их связь с родом *Archicotylus*.

Глава 8. Описание видов рода *Microarchicotylus* gen. nov.

Microarchicotylus stringulatus (Korotneff, 1912)

Длина тела 4 мм, ширина 0.8 – 1.5 мм. Аурикулы не выражены. На переднем конце тела, на мелких светлых полях расположены два глаза. Иногда могут быть дополнительные глазки (Порфирьева, 1977). Передняя четверть тела имеет ярко-рыжую окраску и отделена от остальной части белым «ошейником». Задние три четверти тела темно-коричневого, реже – почти черного цвета. На спинной поверхности имеются ярко-белые, поперечные штрихи, расположенные в произвольном порядке. Число штрихов 15 – 25. Брюшная сторона светло-бордового цвета. Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны имеет высоту 32 мкм, со спинной 37 мкм. Глотка бочонковидная. Наружная мышечная стенка имеет толщину 18 мкм и состоит из 1 – 2 рядов продольных и 1 – 3 рядов кольцевых мышц. Внутренняя стенка глотки выстлана железистым секретирующим эпителием с неровным внешним краем. Высота клеток 30 – 35

мкм. Половой аппарат компактно расположен позади глотки. Бульбус пениса располагается сразу за глоточным карманом и имеет наклонную ориентацию. Папилла существенно утончается к дистальному концу, в ней незначительно выражена базальная мембрана. Семеводы, сливаясь в общий проток, впадают в заднюю часть семенного пузырька. Канал семяприемника очень короткий. Семяприемник имеет треугольную, реже округлую форму. Особенно хорошо выражен передний отдел общего атрия.
Распространение. Встречается по всему Байкалу. Форма обычна для литорали озера возле поселка Большие Коты.

Microarchicotylus elegans (Porfiriev, Timoshkin, Zaytseva, 2009)

Длина тела 5 – 8 мм, ширина – 2 мм. Тело удлиненно-овальной формы. Аурикулы не выражены. На переднем конце на мелких светлых полях расположены два глаза. Передний конец (длиной 0.3 – 0.5 мм) отделен от остальной части тела белым «ошейником». Окраска переднего конца черная с темно-синим отливом, этот цвет свойственен и остальной части тела, расположенной за перевязью. На этом участке имеются светлые поперечные черточки-штрихи, расположенные в произвольном порядке. Количество черточек 15 – 20. На заднем конце тела всегда имеется треугольный светлый участок. Брюшная сторона светло-серого цвета. Кожно-мышечный мешок с брюшной стороны имеет высоту 42 мкм, со спинной 55 мкм. Глотка бочонковидной формы. Наружная мышечная стенка имеет толщину 28 мкм и состоит из 1 – 2 рядов продольных и 3 – 5 рядов кольцевых мышц. Половой аппарат компактно расположен позади глотки. Мужской атрий небольшой. Общий проток яйцеводов впадает сверху в мужской атрий. Бульбус пениса имеет наклонную ориентацию. Папилла с сильно утонченным дистальным концом. Семяприемник сильно сжат между задней стенкой бульбуса и глоточным карманом, имеет треугольную форму. Передний отдел общего атрия сильно выражен и имеет увеличенный по высоте эпителий (высота клеток эпителия 50 – 70 мкм).
Распространение. Планарии были собраны на литорали возле поселка Большие Коты (падь Варначка) с глубины 1.5 – 3 м.

Microarchicotylus sp. nov. Porfiriev, Timoshkin, Zaytseva

Длина 3 – 3.5 мм, ширина 0.9 - 1 мм. Передний конец (длиной 0.3 – 0.5 мм) отделен от остальной части тела белым «ошейником» – участком, лишенным пигмента. На переднем конце на мелких светлых полях расположены два глаза. Спереди, перед глазами, расположено поле темного пигмента, проходящее между глаз и переходящее в полосу интенсивно темного пигмента позади глаз. Остальная часть спинной стороны имеет неравномерную светло бежевую окраску. Перед «ошейником» светло-бежевый пигмент становится светло-серым или практически белым. Брюшная сторона непигментирована. Кожно-мышечный мешок вентрально имеет высоту 103 мкм, дорсально 63 мкм. Форма глотки длинно-цилиндрическая. Глотка очень вытянута в длину, её максимальная длина составляет 670 мкм. Имеется сильно раз-

витый эзофагус длиной 112 – 180 мкм. Наружная мышечная стенка глотки состоит из 1 ряда продольных волокон и 1 ряда кольцевых волокон. Толщина наружной мышечной стенки 6 мкм. Эпителий мужского атрия высокий, может достигать в высоту 28 мкм. Бульбус пениса ориентирован вертикально. Папилла имеет на своем конце псевдофлагеллум. Субэпителиально в папилле имеется сильно выраженная базальная мембрана, имеющая мелкую складчатость. Семеводы у самого впадения в семенной пузырек объединяются в общий проток. Канал семяприемника широкий (до 80 мкм) и короткий. Мускулатура канала семяприемника частично заходит на семяприемник. Передний отдел общего атрия сильно развит.

Распространение. Поселок Листвянка, с глубины 2 метров. Малые Ольхонские ворота, с глубины 40 – 42 м. Бухта Большие Коты напротив Скрипера, с глубины 4 м.

Глава 9. Молекулярная филогения планарий родов *Baikalobia* и *Microarchicotylus* gen. nov.

В целях выяснения филогенетического родства на молекулярном уровне был проведен анализ нуклеотидной последовательности пяти видов планарий рода *Baikalobia* (*B. guttata, B. pseudoguttata, B. pseudovariegata, B. variegata, B. copulatrix*), двух видов рода *Microarchicotylus* gen. nov. (*M. stringulatus, M. elegans*) и одного вида из рода *Dendrocoelopsis* с Северо-Западного Кавказа (*Dendrocoelopsis* sp.). В результате выравнивания нуклеотидной последовательности гена 18S рРНК исследуемых планарий был выявлен участок, содержащий максимально 568 позиций и соответствующий использованному в исследовании праймеру. При сравнении нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК обнаружено, что нуклеотидные последовательности между практически всеми видами *Baikalobia* отличаются только на 4 замены. Исключением являются виды *B. copulatrix, B. pseudoguttata* и *B. variegata, B. pseudovariegata* – они различаются на 2 замены, несмотря на сильное различие морфологических характеристик между ними. Виды *M. stringulatus* и *M. elegans* отличаются друг от друга 8 заменами. Количество нуклеотидных замен вида *Dendrocoelopsis* sp. в сравнении с другими видами больше, варьирует в пределах от 11 до 16 замен. Нуклеотидная последовательность гена 18S рРНК *Dendrocoelopsis* sp. отличается от нуклеотидной последовательности вида *M. stringulatus* на 14 замен, *M. elegans* на 12 замен. Сравнение нуклеотидной последовательности *Dendrocoelopsis* sp. с видами *Archicotylus*: выявило различие на 20 замен при сравнении с *A. planus*; на 19 замен при сравнении с *Archicotylus* sp. (Нуклеотидные последовательности планарий рода *Archicotylus* были получены предыдущими исследователями (Кузнеделов и др., 1996)). На основе полученных автором и имеющихся в литературе данных (Кузнеделов и др, 1996), методом ближайших соседей (NJ) были построены филогенетические деревья, отражающие родственные отношения между исследуемыми видами.

9.1 Филогенетический анализ планарий рода *Baikalobia*

На филогенетическом дереве род *Baikalobia* разделяется на две обособленные группы (Рис. 2). Виды *B. pseudovariegata* и *B. variegata* объединились в общий кластер с высоким уровнем бутстреп-поддержки – 907, что говорит об их близкородственных отношениях с остальными видами данного рода. Полного единства во внутренней морфологии этих видов нет. В половом аппарате *B. pseudovariegata* отсутствует аденодактиль, что принципиально несвойственно остальным планариям этого рода *Baikalobia*. Виды *B. pseudoguttata* и *B. copulatrix* также объединились в общую группу (значение бутстреп-поддержки – 900), несмотря на различия в морфологическом описании этих форм. Вид *B. guttata* занимает особое положение в филогенетической реконструкции, приближаясь к положению аут-группы или группы, стоящей близко к «корневому» предку рода *Baikalobia*. На филогенетическом дереве среди планарий других родов озера Байкал род *Baikalobia* образует монофилетическую группу с оценкой статистической достоверности – 624 (Рис. 3). Оценка бутстреп-поддержки равна 244 из 1000 псевдореплик в сравнении с группой *Microarchicotylus* gen. nov. и 232 из 1000 псевдореплик при сравнении с группой родов *Papilloplana, Hyperbulbina, Sorocelis, Rimacephalus*. Ближайших родственных групп на межродовом уровне для планарий *Baikalobia* не обнаружено. Тем не менее, несмотря на низкую статистическую оценку бутстреп-поддержки планарии рода *Baikalobia* имеют общий корень со всеми остальными родами безаденодактильных планарий Байкала.

9.2 Филогенетический анализ планарий рода *Microarchicotylus* gen. nov. и рода *Archicotylus*

На филогенетическом дереве планарии *M. stringulatus* и *M. elegans* образуют независимую кладу относительно видов *A. planus* и *Archicotylus* sp. Объединяющий их коэффициент бутстреп-поддержки высок – 639. При сравнении независимых клад планарий из родов *Archicotylus* и *Microarchicotylus* gen. nov. оценка бутстреп-поддержки меньше 593 из 1000 псевдореплик. Несмотря на низкие коэффициенты бутстреп-поддержки (244) планарии рода *Microarchicotylus* gen. nov. имеют общий корень с планариями рода *Baikalobia*. Планарии рода *Archicotylus* объединяются в общую группу с планариями других родов (*Papilloplana, Hyperbulbina, Sorocelis, Rimacephalus*) с различными коэффициентами бутстреп-поддержки (Рис. 3). Данные филогенетические реконструкции позволяют подтвердить гипотезу о сборном характере рода *Archicotylus* (Порфирьева, 1977) и дают основание говорить о независимости планарий *Microarchicotylus* gen. nov.

На филогенетических реконструкциях планария *Dendrocoelopsis* sp. (материал с Северо-Западного Кавказа) очень близка по положению к аут-группе (на общей схеме планария *Dendrocoelopsis* sp. находится ближе к неэндемичным байкальским планариям *Bdellocephala*) и имеет максимальный коэффициент бутстреп-поддержки – 1000 псевдореплик из 1000. Эти данные говорят не в пользу гипотезы о родстве планарий рода *Dendrocoelopsis* и бай-

кальских эндемичных планарий родов *Archicotylus* и *Microarchicotylus* gen. nov.

Глава 10. Обсуждение результатов исследования

По результатам проделанной работы можно утверждать, что ранее считавшийся единым, вид *B. guttata* состоит из трех разных видов: *B. guttata, B. pseudoguttata, B. pseudovariegata.* Эти виды отличаются своим внешним видом, окраской, размерами, а также строением глотки, кожно-мышечного мешка и полового аппарата. Важным показателем видовой близости планарий является строение и количество аденодактилей. Существуют основания предполагать, что одним из направлений эволюции *Baikalobia* было увеличение числа аденодактилей. С целью выяснения происхождения аденодактилей у планарий в процессе эволюции было проведено исследование этих образований у планарий из пяти разных групп (Мамкаев, Порфирьев, Шумеев, 2005). Был сделан вывод о том, что аденодактили байкальских эндемиков дают картину исходного морфологического многообразия по числу, расположению и строению. Была подтверждена гипотеза о происхождении видов *Baikalobia* от безаденодактильных дендроцелид, с которыми они близки по строению остальных частей полового аппарата. В пределах рода *Baikalobia* аденодактили, вероятно, возникли независимо от других групп. Отнесение вида *B. pseudovariegata* к роду *Baikalobia* может вызвать сомнения, так как предыдущими авторами (Kenk, 1930; Порфирьева, 1973, 1977) одной из характеристик этого рода признавалась «аденодактильность» всех без исключения форм его представителей. Несмотря на это, можно утверждать, что данный вид относится к *Baikalobia* по совокупности нескольких важных признаков (окраска, строение полового аппарата и данные филогенетического анализа по гену 18S рРНК).

Эволюция планарий *Baikalobia,* вероятно, могла проходить по следующему сценарию: от безаденодактильных дендроцелид, вселившихся в озера предшествующие Байкалу, произошли планарии с одним аденодактилем (как *B. raddei*), имевшим удлиненно-коническую форму. Следующим шагом эволюции, возможно, могло оказаться появление второго аденодактиля в дополнение к первому. Можно предположить, что аденодактиль на этом этапе имел удлиненно-коническую форму и обладал полной мышечной обкладкой (аденодактили этого типа имеются у *B. guttata* и *B. variegata*). Позже произошла дивергенция двухаденодактильного вида, похожего на *B. guttata*. Именно на этом этапе в разное время могли появиться такие виды, как *B. pseudoguttata* и *B. variegata*, причем аденодактиль у *B. pseudoguttata* с полной мышечной обкладкой заменился аденодактилем грушевидной формы. Вероятно, на этом этапе мог появиться безаденодактильный вид *B. pseudovariegata.* В дальнейшем у вида *B. copulatrix* произошло умножение числа аденодактилей. Наше предположение о возможных филогенетических связях рода *Baikalobia* подтверждается результатами молекулярного анализа. Этим же методом было показано, что внутри рода *Baikalobia* существуют в сравнении с *B. variega-*

ta более тесные родственные отношения между *B. guttata* и *B. copulatrix* (Кузнеделов и др., 1996).

Род *Archicotylus* – сборный род планарий Байкала. По общей морфологии (внешний вид, устройство полового аппарата) планарии *Archicotylus* близки к небайкальским планариям из рода *Dendrocoelopsis*, виды которого известны в Европе, Японии, Приморье и Аляске (Дыганова, Порфирьева, 1990). Существует гипотеза, что ближайшими родственниками байкальских планарий рода *Archicotylus* могли быть восточноазиатские планарии *Dendrocoelopsis* (Порфирьева, 1977). Автором было проведено сравнение нуклеотидной последовательности планарий *Archicotylus* и планарий *Dendrocoelopsis* с Кавказа. Было установлено, что байкальские планарии *Archicotylus* далеко отстоят от планарий рода *Dendrocoelopsis* с Кавказа, и эти группы планарий не могут являться ближайшими родственниками. Полемика о родстве видов *Archicotylus* и *Dendrocoelopsis* может быть окончательно завершена лишь, когда будут получены и сравнены нуклеотидные последовательности 18S рРНК видов *Dendrocoelopsis* с Аляски и Японии.

Род *Archicotylus* состоит из видов, в разной степени удаленных друг от друга. В составе рода имеются виды, у которых есть признаки, свидетельствующие о их более глубокой специализации по сравнению с остальными видами этого рода. Например, вид *A. junca* имеет совершенно уникальную по строению глотку, вид *A. rubzowi* имеет в своем половом аппарате такие признаки уже более высокой специализации, как наличие мышечной муфты вокруг канала семяприемника и особое строение бульбуса пениального органа.

По результатам исследования в семействе Dendrocoelidae был описан новый байкальский эндемичный род *Microarchicotylus* gen. nov. В нем было выделено три вида (два из которых являются новыми для байкальской фауны планарий). Как и у планарий *Archicotylus*, у червей рода *Microarchicotylus* gen. nov. половой аппарат устроен по схеме, типичной для всех планарий Tricladida, Paludicola. Структура глотки планарий рода *Microarchicotylus* gen. nov. не является примером морфологического разнообразия. Тем не менее, строение внешней стенки глотки у видов *M. stringulatus* и *M. elegans* имеет межвидовые отличия. Глотка вида *Microarchicotylus* sp. nov. отличается крайне слабым развитием кольцевых волокон в наружной стенке. Устройство полового аппарата планарий рода *Microarchicotylus* gen. nov. обнаруживает значительное сходство. Все части полового аппарата планарий этого вида очень тесно сближены друг с другом, что напрямую связано с крайне небольшими размерами червей. В половом аппарате всех видов данного рода передний отдел общего атрия сильно развит, что всегда бросается в глаза при изучении реконструкций. В целом необходимо отметить, что несмотря на морфологическое однообразие у планарий рода *Microarchicotylus* gen. nov. есть немало различий, свидетельствующих о ярко выраженной дивергенции, которая имела место в процессе эволюции планарий этого рода. И нет сомнения в том, что при комбинированном использовании классических и современных методов исследования видовой состав рода *Microarchicotylus* gen. nov. будет пополняться.

ВЫВОДЫ

1. На основании таксономической ревизии рода байкальских планарий *Baikalobia* выделено шесть валидных видов: *B. guttata* (Gerstfeldt, 1858), *B. pseudoguttata* Porfiriev, Zaytseva, Timoshkin, 2005, *B. pseudovariegata* (Rubtzoff, 1928), *B. variegata* (Korotneff, 1912), *B. copulatrix* (Korotneff, 1912), *B. raddei* (H. Sabussow, 1911). Вид *B. pseudoguttata* является новым для науки.
2. Ревизия рода байкальских планарий *Archicotylus,* позволяет выделить шесть валидных видов: *A. decoloratus* Korotneff, 1912, *A. elongatus* Korotneff, 1912, *A. planus* (H. Sabussow, 1903), *A. junca* (Korotneff, 1912), *A. rubzowi* Porfirieva, 1977, *A. parvipunctatus* (Korotneff, 1912).
3. Выделен новый род байкальских планарий *Microarchicotylus* gen. nov. Валидными для рода признаны три вида планарий, два из которых являются новыми для науки видами: *M. stringulatus* (Korotneff, 1912), *M. elegans* (Porfiriev, Timoshkin, Zaytseva, 2009), *Microarchicotylus* sp. nov. Porfiriev, Timoshkin Zaytseva.
4. Новый род и виды планарий были выделены на основе комбинированного использования методов сравнительной морфологии и молекулярной генетики.
5. В половом аппарате *Baikalobia* существуют два типа аденодактилей: удлинено-конической и грушевидной формы. Аденодактиль грушевидной формы присутствует только у вида *B. pseudoguttata*. Гипотеза о независимом возникновении аденодактилей у дендроцелид подтверждается обнаружением «безаденодактильного» вида – *B. pseudovariegata* рода *Baikalobia*, занимающего особенное положение среди других планарий этого рода.
6. Молекулярно-биологический метод сравнения нуклеотидной последовательности 18S рРНК отражает филогенетические отношения между планариями исследуемых родов. Планарии *B. pseudovariegata* и *B. variegata* являются в значительно большей степени родственными видами в отличие от форм *B. guttata* и *B. pseudoguttata*. Планарии рода *Archicotylus* не являются однородной группой. Виды *M. stringulatus* и *M. elegans* образуют абсолютно независимую кладу по отношению к другим планариями *Archicotylus* и вынесены нами в отдельный род.
7. Планарии *Archicotylus* не являются родственной группой по отношению к небайкальским планариям рода *Dendrocoelopsis* с Северо-Западного Кавказа, но происходят из одного с ними корня.
8. Частные особенности морфологической и молекулярной организации изученных планарий указывают на уникальность многообразия и путей эволюции байкальского очага видообразования.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

1. Мамкаев Ю.В., Порфирьев А.Г., Шумеев А.Н. Железисто-мышечные органы в копулятивном аппарате планарий (аденодактили) как многократно развивавшиеся образования // Отчетная научная сессия по итогам работ 2004 г. Тезисы докладов. Зоологический институт РАН, СПб., 2005. – С. 18 – 20.

2. 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.
3. Porfiriev A.G., Timoshkin O.A. Comparative morphological analysis of musculo-cutaneius sac, pharynx and adenodactyls in endemic Baikalian planarians of the genus *Baikalobia* Kenk, 1930 (Plathelminthes, Seriata, Tricladid). 10th International Symposium on Flatworm Biology. – Insbruck, Austria, 2006. – P. 77.
4. Порфирьев А.Г., Зайцева Е.П., Тимошкин О.А. Морфология, систематика и особенности экологии *Baikalobia pseudoguttata*, sp. nov. (Plathelminthes, Turbellaria, Tricladida: Paludicola) из озера Байкал // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Том. II. Водоемы и водотоки Восточной Сибири и Северной Монголии. Книга 1. –Новосибирск, Новосибирск, Наука. 2008. – С. 707 – 720.
5. Порфирьев А.Г., Тимошкин О.А. Две близкородственные планарии из озера Байкал // Ученые записки Казанского государственного университета. Серия естественные науки. – Т. 150. – Книга 1. – Казань, 2008. – С. 87 – 95.
6. Порфирьев А.Г., Тимошкин О.А. Сравнительно-морфологический анализ кожно-мышечного мешка, глотки и полового аппарата двух эндемичных байкальских планарий рода *Archicotylus* Korotneff, 1912 (Plathelminthes, Seriata, Tricladida) // XXII Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции (сборник докладов). – Т. 2. – Ульяновск, 2008. – С. 167 – 168.
7. Ланник Н.И., Порфирьев А.Г., Ризванов А.А., Голубев А.И. Молекулярная филогения двух близкородственных планарий рода *Archicotylus* (Turbellaria, Tricladida, Paludicola) // Биология: традиции и инновации в XXI веке. – Казань: Изд-во Казанск. гос.ун-та, 2008. – С. 62 – 64.
8. Слепнева Е.Б., Порфирьев А.Г., Фролова Л.Л., Ризванов А.А. Филогенетический анализ гена 18S рРНК планарий озера Байкал // Материалы II международной научно-практической конференции. Постгеномная эра в биологии и проблемы биотехнологии. Казань, 15 – 16 сентября 2008 г. Труды молодых ученых. – С. 122 – 123.
9. Слепнева Е.Б., Порфирьев А.Г, Фролова Л.Л., Ризванов А.А. Идентификация нуклеотидных последовательностей 18S рРНК планарий озера Байкал // XII международная Пущинская школа-конференция молодых ученых. Сборник тезисов. – Пущино, 2008. – С. 54.
10. Порфирьев А.Г., Тимошкин О.А., Зайцева Е.П. Новый вид рода *Archicotylus* (Platelminthes, Seriata, Tricladida) // Зоологический журнал, 2009 (в печати).

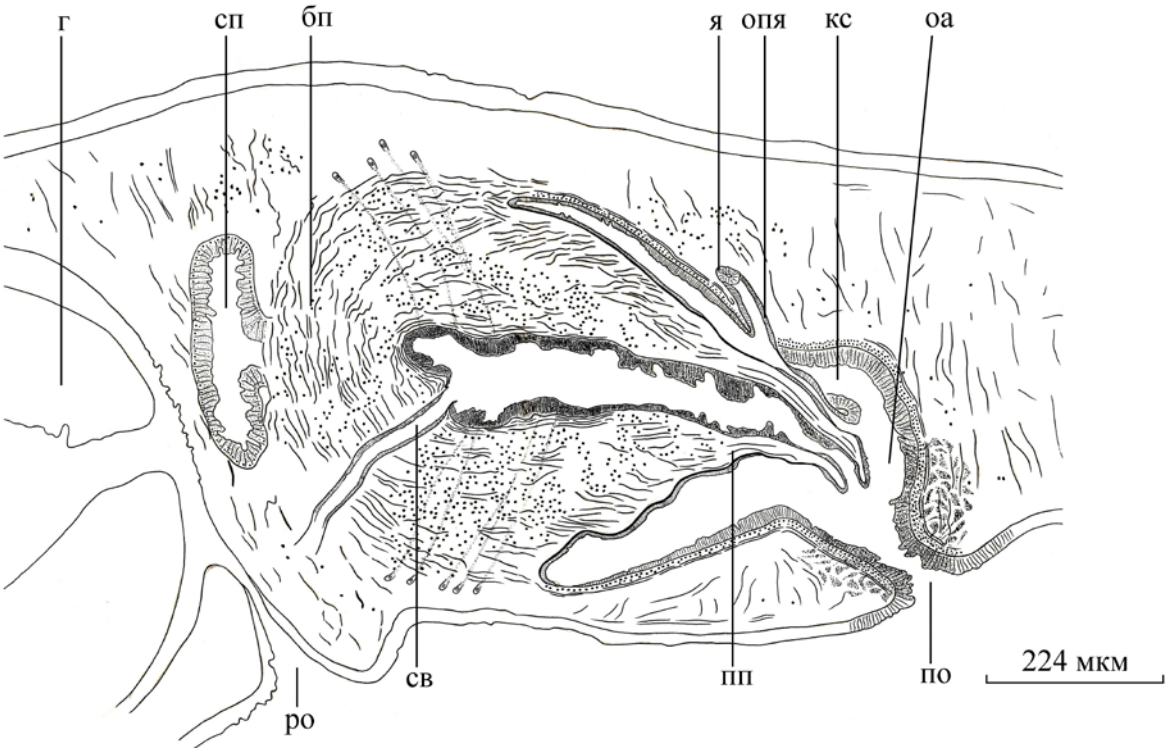

Рис. 1. строение копулятивных органов безденодактильной *B. pseudovariegata*.
ад – аденодактиль, оа – общий атрий, г – глотка, кс – канал семяприемника, ма – мужской атрий, опя – общий проток яйцеводов, по – половое отверстие, пп – папилла пениса, ро – ротовое отверстие, св – семеводы, сп – семяприемник, фл – флагеллум, я – яйцевод.

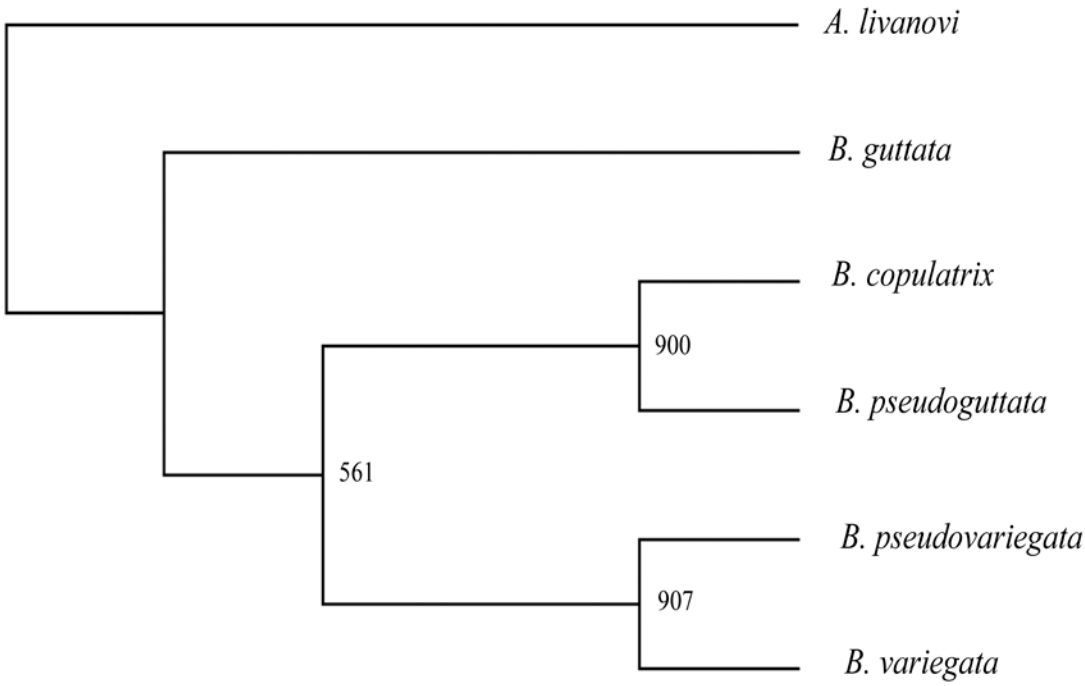

Рис. 2. Филогенетическое дерево по гену 18S рРНК по планариям *Baikalobia*, построенное методом ближайших соседей (NJ)

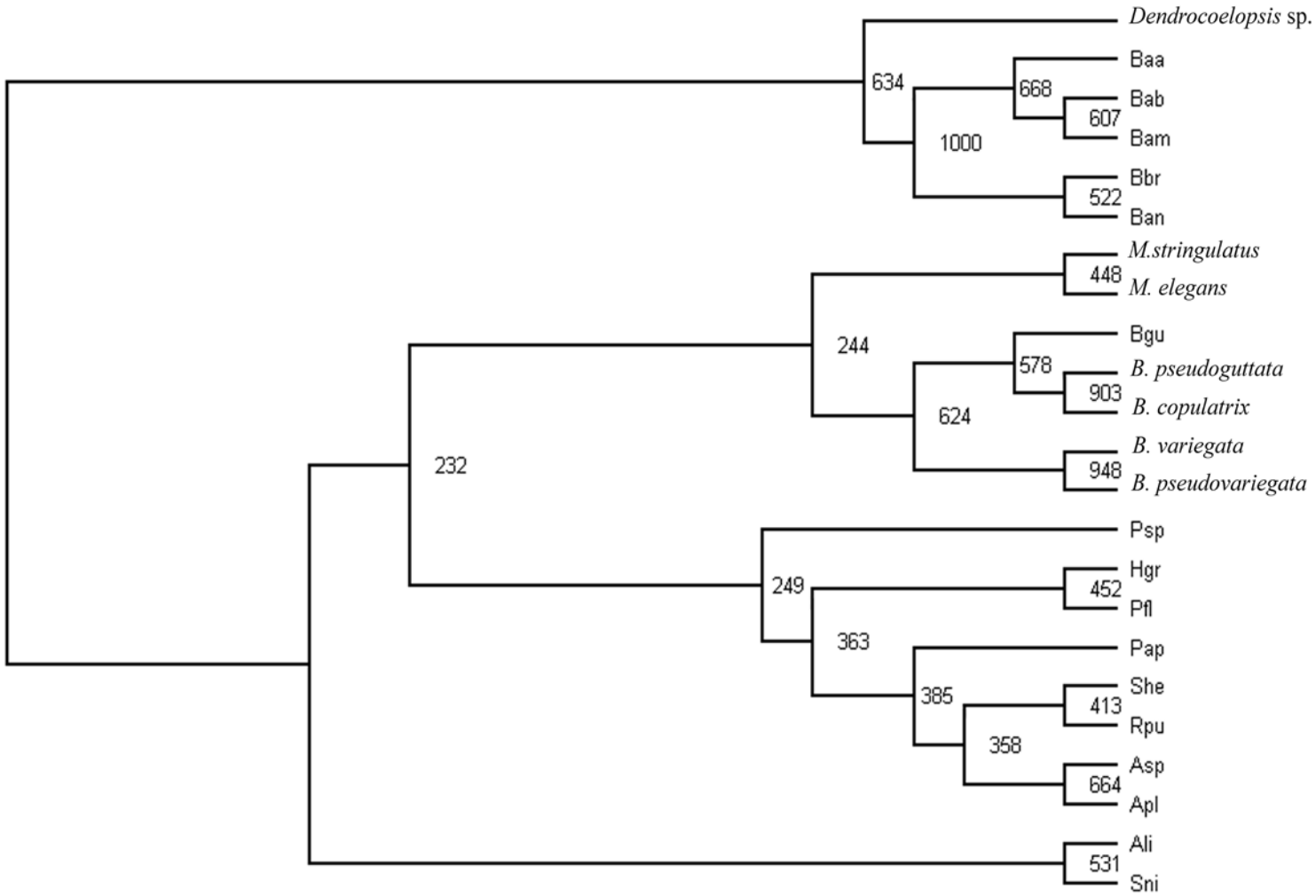

Рис. 3. Филогенетическое дерево по гену 18S рРНК по планариям разных родов, построенное методом ближайших соседей (NJ)

Apl – *Archicotylus planus*; Asp – *Archicotylus sp.*; Ali – *Armilla livanovi*; Baa – *Bdellocephala angarensis angarensis*; Bab – *Bdellocephala angarensis bathyalis*; Bam – *Bdellocephala angarensis melanocinerea*; Ban – *Bdellocephala annandalei*; Bbr – *Bdellocephala brunnea*; Hgr – *Hyperbulbina grubei*; Pfl – *Protocotylus flavus*; Psp – *Protocotylus sp.*; Rpu – *Rimacephalus pulvinar*; She – *Sorocelis hepatizon*; Sni – *Sorocelis nigrofasciata* – получены ранее К.Д. Кузнеделовым, О.А. Тимошкиным (1996).