

УДК 57.063/595.355+595.14

СОЗДАНИЕ ПАРАМЕТРИЧЕСКИХ СИСТЕМ ТАКСОНОВ ASCOTORACIDA И MYZOSTOMIDA: СУЩЕСТВУЮЩИЕ ПРОБЛЕМЫ И ПУТИ ИХ РЕШЕНИЯ

Р.М. Зелеев

Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия

Аннотация

На основании изучения доступной литературы, касающейся двух таксонов категории *incertae sedis*: мешкогрудых раков (аскоторацид) и мизостомид, проанализированы различия в структурах известных систем их классификации и подобраны признаки, которые могут быть использованы для построения их параметрических систем. Применение параметрического подхода в систематике предполагает возможность прогноза свойств ещё не описанных наукой родов и видов, выявление тенденций дальнейшей эволюции рассматриваемого таксона, а также пересмотр рангов и степени родства между собой отдельных подчинённых групп с последующим включением их в системы вмещающих таксонов в другом наборе признаков таксономического пространства. Для этого, как минимум, необходимы полные диагнозы для всех используемых таксонов по всему спектру необходимых диагностических признаков. Существующая традиция применения неполных диагнозов затрудняет выполнение поставленной задачи. Для анализа таксономических систем аскоторацид и мизостомид использован приём, ранее названный нами «таксонометрическим анализом». Он включает правило Виллиса с уточнением Численко, правило Голикова и правило Уэвелла в сочетании с параметрическими приёмами визуализации формы системы таксона. Использование указанных инструментов на данном материале позволило продемонстрировать недостаточную изученность этих таксонов и незавершённость их формирования как биологических систем.

Ключевые слова: параметрическая система, *incertae sedis*, Ascothoracida, Myzostomida, таксономическое пространство, таксономический прогноз, таксонометрический анализ

Введение

Продолжены начатые ранее [1–5] работы по созданию параметрических систем модельных групп беспозвоночных. По результатам анализа доступной литературы сделана попытка построения подобных систем двух таксонов: мешкогрудых раков и мизостомид – излюбленных объектов исследований Владимира Львовича Вагина. Оба таксона отнесены к категории *incertae sedis* в силу их несоответствия основному плану строения вмещающих таксонов, а для мизостомид нет ясности в том, к какой группе животных их следует относить. Неясно, каков таксономический ранг этих групп, принципы и критерии их разделения на подчинённые таксоны, направления дальнейших эволюционных изменений и т. п.

Использование параметрического подхода и «таксонометрического анализа» [5] может позволить приблизиться к решению указанных проблем. При отсутствии родства этих таксонов их биология и филогенез сходны, возможно, в силу паразитирования на иглокожих (примитивные аскоторациды паразитируют ещё и на кораллах), что может быть результатом палеоэкологических причин.

1. Признаки мешкогрудых раков, пригодные для создания их параметрической системы

Популярные руководства по зоологии [6–9] не содержат сведений, необходимых для корректного разделения мешкогрудых раков на естественные подчинённые группы. Диагнозы родов и описание отдельных видов можно найти в специальных, достаточно редких работах [11–13]. Особо отметим вклад В.Л. Вагина в изучение аскоторацид: он выделил их в отдельный отряд и описал 12 новых видов, доведя их число до 42. Наиболее весом его вклад в изучение рода *Dendrogaster*, где описана половина видов по состоянию на 1976 год. Монография [11] и по сей день наиболее полный по охвату видов и глубине их анализа источник в отечественной литературе.

Система *Ascothoracida* (табл. 1) расширилась: с 42 видов у В.Л. Вагина до более 100 по данным сайта WoRMS [14]. Аскоторациды, указанные в [11], сегодня дополнены ещё 14 родами, большинство которых открыто позднее. Произошли изменения в структуре отряда и соподчинении внутри вмещающих таксонов отдельных групп (например, семейства *Synagogidae*), выделены семейства *Ascothoracidae* и *Stenosculidae*. В доступных источниках нет описания типового, для последнего из указанных семейств, рода *Stenosculum*. По [14], он был описан Г. Хитом (H. Heath) в 1910 г. на Гавайях, о чём в работе [11] не упомянуто, что странно, при наличии подробного описания остальной истории изучения аскоторацид. Сопоставление двух представленных в табл. 1 классификаций выявило ряд неясностей: нет полных диагнозов для родов и видов, не упомянутых в [11], не везде имеются указания об их распространении, о круге хозяев и особенностях обитания в них. Всё это мешает построению параметрической системы аскоторацид на основе сегодняшних знаний, поэтому может быть предложен лишь её предварительный вариант с разрешением до уровня родов, указанных в [11], с возможностью дальнейшего расширения и уточнения по мере получения новой информации. Для построения параметрической системы мешкогрудых раков наиболее перспективными (в силу выраженного градиента значений у подчинённых таксонов) представляются следующие признаки.

– Число сегментов тела: от исходных 16 (5 головных, 6 торакальных и 5 абдоминальных) у наиболее примитивных форм до 12 у *Petrarcidae* (у самок *Dendrogaster* торакс и абдомен сливаются и лишены сегментации, то есть практически сегментов тела остаётся лишь 6). Данный признак, по-видимому, пригоден также для включения ближайших родственников из группы копеподоидей.

– Число члеников антеннул: от 7 (*Synagoga*) до 3 (рудименты у самок *Lauridae*) с учётом развития клешни (прохэль → субхэль → хэль).

– Характер развития ротового аппарата (ротовая пирамида): верхняя губа, пара мандибул, пара максилл и нижняя губа – с его последующей редукцией. Исходный уровень ротового аппарата описан для рода *Synagoga*, а у представителей

Табл. 1

Соотношение таксонов в разных системах мешкогрудых раков (Ascothoracida)

Вагин, 1976 отряд (2/4/9/42)		рода	материалы сайта WoRMS [14] инфракласс (2/6/23/105)			
подотряды	семейства		семейства	отряды		
Synagogida 2/5/29	Dendrogastridae 2/22	<i>Ctenosculum</i> (1)	Ctenosculidae (3/3)	Dendrogastrida 3/8/49		
		<i>Endaster</i> (1)				
	<i>Gongylophysema</i> (1)					
	Synagogidae 3/7	<i>Bifurdaster</i> (3)	Dendrogastridae 3/37			
		<i>Dendrogastrer</i> (20/32)				
		<i>Ulophysema</i> (2/2)				
	Synagogidae 3/7	<i>Ascothorax</i> (3/8)	Ascothoracidae 2/9			
		<i>Parascothorax</i> (1/1)				
	Echinodermata Anthozoa		<i>Waginella</i> (3)			
	Synagoga (3/5)					
Laurodida 2/4/13	Lauridae 3/12	<i>Gorgonolaureus</i> (1/6)	Synagogidae 8/27	Laurida 3/15/56		
		<i>Gardomanica</i> (3)				
		<i>Flatsia</i> (1)				
	<i>Isidascus</i> (1)					
	Lauridae 3/12	<i>Sesillologoga</i> (1)	Lauridae 4/18			
		<i>Thalassomembracis</i> (7)				
		<i>Laura</i> (1/3)				
	Lauridae 3/12	<i>Baccalaureus</i> (10/12)	Lauridae 4/18			
		<i>Polymarsypus</i> (1)				
	Petarcidae 1/1	<i>Zoantoecus</i> (2)	Petarcidae 3/11			
<i>Petrarca</i> (1/8)						
<i>Introcornia</i> (2)						
		<i>Zibrovina</i> (1)				

Примечания:

- названия родов, отсутствующих в [11], даны в правой части их столбца (в скобках - число их видов по [14]);
- после названий родов, общих для обеих классификаций, в скобках цифрами отмечены в числителе количество видов, указанных в [11], а в знаменателе – в [14];
- жирными стрелками показаны примеры выделения новых родов на основе отдельных видов из прежней классификации;
- цифры под названиями надродовых таксонов через дробь указывают на число семейств, родов и видов в них;
- жирным пунктиром отмечена условная граница распространения аскоторацид в двух таксонах хозяев.

рода *Dendrogastrer* отсутствуют мандибулы и редуцирован анус (в пищеварительной системе можно также указать формы печёночных выростов).

– Смена органов дыхания от листовидных ножек у видов Synagogidae до кожного дыхания у Dendrogastridae с ростом степени ветвления мантии, как пример фрактальной структуры, аналогичной таковой корнеголовых раков [15]. Предметом анализа может быть не только характер и степень её ветвления, но и выраженность асимметрии у отдельных особей, и размах вариаций этих показателей для каждого из известных видов.

– Редукция выделительных (максиллярных) желёз – от синагогид и лаурид до полного их исчезновения у дендрогастрид с заменой их нефроцитами;

– Половой диморфизм и его развитие в онтогенезе.

– Таксономическое положение и ареал обитания хозяев, а также характер обитания на них.

Табл. 2

Значения некоторых признаков мешкогрудых раков, указанные в доступных источниках

Таксон	Число антенномеров		Число члеников			Число пар придатков ротового конуса	Хозяин
	A1	A2	головы	груды	брюшка		
<i>Synagoga mira</i>	7с	+	5	6	5	3	Коралл <i>Anthipates</i>
<i>S. metacrinicola</i>	7с	+	5	6	5	3	Морские лилии <i>Metacrinus</i>
<i>S. sandersi</i>	6с	+	5	6	5	?	?
<i>Parascothorax</i>	6х	–	5	6	5	?	<i>Ophiura quadrispina</i>
<i>Ascothorax</i>	5х	–	5	6	5	3	Различные офиуры
<i>Ulophysema</i>	4?	?	5	6	4	3	Морские ежи: <i>Echinocardium</i> , <i>Bisaster</i> , <i>Portalesia</i>
<i>Dendrogaster</i>	4?	?	5	1		?	Различные морские звёзды
<i>Laura</i>	3п	?	5	6	4	?	Кораллы <i>Gerardia</i>
<i>Baccalaureus</i>	3п	?	5	6	4	+	Кораллы <i>Zoantharia</i> , <i>Palythoa</i>
<i>Gorgonolaureus</i>	?	?	5	6	1	?	Кораллы <i>Gorgonaria</i>
<i>Petrarca</i>	4?	?	3?	6	3	+	Кораллы <i>Bathyactis</i>

Примечания: знак «?» – отсутствие сведений; знак «+» – выраженность признака при отсутствии его конкретных значений, знак «–» — признак не выражен; буквы «п», «с» и «х» после указания числа антенномеров A1 означают тип клешни: соответственно «прохэль», «субхэль» и «хэль»

Не все указанные признаки в равной степени представлены в имеющихся описаниях (табл. 2), но заметна корреляция в изменении ряда признаков, что связано с проявлением их «синдрома», характерного для каждого естественного таксона. Это позволяет при составлении параметрической системы аскоторацид, используя правило Уэвелла [16], заменять один признак другим.

Для создания параметрической системы необходимо размах вариаций используемых признаков таксона преобразовать в форму линейного рефрена с количественным выражением и филогенетически корректным направлением полярности, что достижимо при точном учёте последовательности онтогенетических преобразований в выраженности признаков. Это особенно важно для различения видов в обширных родах *Dendrogaster* и *Baccalaureus*. Для видов рода *Dendrogaster*, согласно описаниям [11], удобно использовать степень и характер ветвления мантии самок: по каждому виду важно дать алгоритм ветвлений, позволяющий отметить на нём степень его реализации, зависящую от биологического возраста и условий развития особи. Для видов рода *Baccalaureus* там же указана степень развития завитков (число оборотов) мантии, она также может зависеть не только от видовой принадлежности, но и от возраста и условий роста. Имеющиеся в нашем распоряжении сведения не позволяют это сделать в полном объёме. Использование первых двух признаков из табл. 2 (наибольшая полнота сведений и достаточно выраженный размах их состояний), позволяет дать лишь двумерный вариант параметрической системы аскоторацид (рис. 1). В нём при большом числе вакансий виден общий тренд изменений, тяготеющий к диагонали:

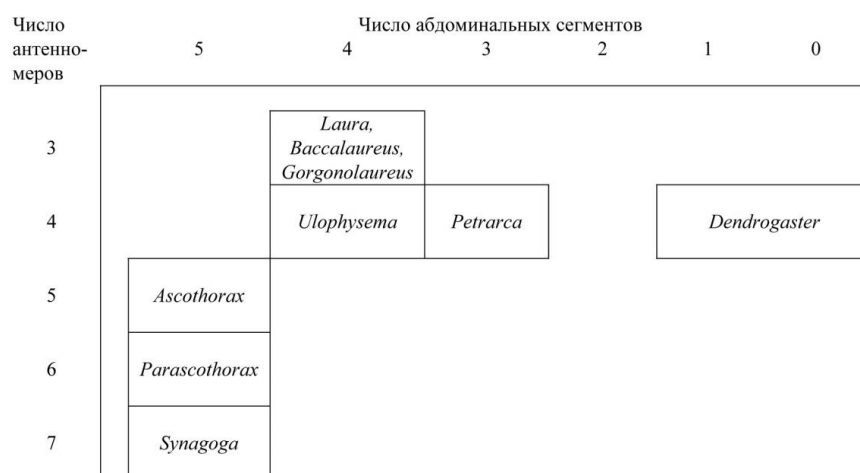


Рис. 1. Предварительный (двухмерный) вариант параметрической системы аскоторацид

из левого нижнего «плезиоморфного» к правому верхнему «апоморфному» углу системы. Заметно выделение филогенетической ветви Lauridae, специфичной по ряду черт морфологии и биологии [11], но двух использованных признаков для разделения этих групп недостаточно. Третьей осью может стать признак, связанный с хозяином: его таксономический ранг, специфичность паразитирования (в пределах вида, рода и т. п.) на хозяине, его биогеографические и ценотические характеристики, положение паразита в хозяине, а также особенности онтогенеза и жизненного цикла паразита. Это позволит включить в формируемую систему также ближайших родственников аскоторацид. Но сбор требуемых данных затруднён разбросанностью сведений в обширной литературе, необходимостью учёта синонимии в названиях самих хозяев, а также связан с выявлением корректного направления путей и способов освоения местообитаний в хозяине.

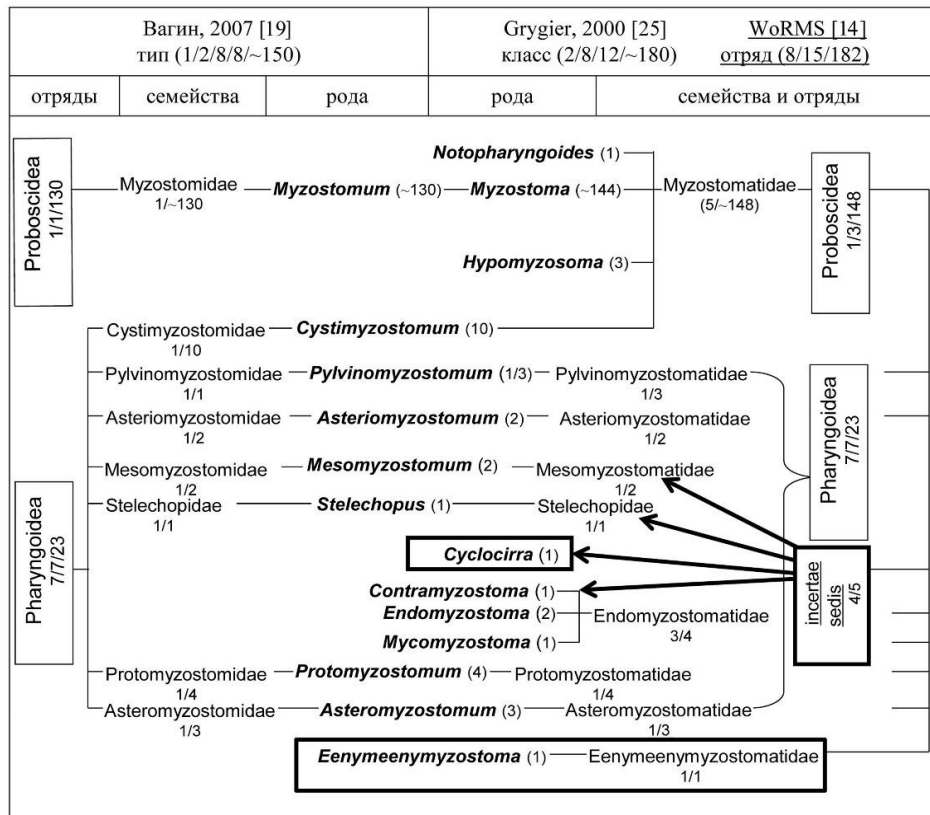
Так, неясно, какую из групп иглокожих: морские лилии, ежи, звёзды или офиуры – и в какой последовательности осваивали в историческом развитии отдельные семейства аскоторацид. По-видимому, траектория освоения хозяев уникальна для каждого семейства, при этом она определяется, скорее всего, не степенью таксономического родства хозяев, а характером палеоценотических связей, поскольку освоение аскоторацидами иглокожих при изначальном их обитании на кораллах подтверждает эту версию.

2. Актуальные для параметрической систематики признаки мизостомид

Руководства по зоологии [6–8, 17, 18] указывают положение мизостомид среди кольчатых червей, конкретно полихет, как правило, подчёркивая их статус, связанный с глубокими и древними (с ордовика) изменениями вследствие паразитирования на иглокожих. Ранг этого таксона в разных источниках варьирует от семейства, отряда и класса аннелид до отдельного типа [19, 20]. Лишь с конца XX в. мизостомиды чаще рассматриваются среди аннелид [21]. Новые работы, основанные, в том числе, на молекулярно-генетических методах [21–23], отличаются ещё меньшим единодушием. Есть авторы, солидарные с традиционной оценкой [21], в других работах мизостомид связывают даже с плоскими

Табл. 3

Система Myzostomida по разным источникам [14, 19, 25]



Примечания: недавно выделенные таксоны, указанные в [14], приведены в рамках.

червями [22–25], причём порой это одни и те же исследователи. Сегодня описываются новые виды, рода и семейства [26–28], по данным [14], их насчитывается около 180 видов. Ввиду тяготения этого таксона к обитанию на глубоководных хозяевах ожидается существенное расширение их состава и разнообразия. В табл. 3 представлены различия в классификациях отдельных источников.

Акцент в этих исследованиях сделан на выявлении места мизостомид в системе животных, а структура самого таксона упоминается реже. Так, в работе [25] показана искусственность прежнего деления мизостомид на два отряда: Proboscidea и Pharyngoidea. В [14] отряды уже не указаны (весь таксон представлен в ранге отряда), но выделена сборная группа *incertae sedis*. По устоявшейся в систематике традиции внутренняя структура мизостомид представлена на алфавитными списками семейств с такими же списками родов и видов в них без какого-либо отражения их возможных связей между собой. Приводим (см. табл. 4) перечень признаков, на наш взгляд, удобных для составления параметрической системы мизостомид. Рода расположены в порядке, указанном в [19], что, по-видимому, отражает общий морфофизиологический тренд в пределах группы:

- наличие хоботка – в той или иной мере в первых трёх родах;
- цирри выражены, в основном в роде *Myzostomum*, затем редуцируются;

Табл. 4

Значения некоторых признаков мизостомид, указанные в доступных источниках

Род	Хоботок	Цирри	Пар ветвей кишечника	Покровы	Хозяин	Характер обитания
<i>Myzostomum</i>	+	+	3	Ресничный эпителий	Морские лилии Офиуры	Комменсал ?
<i>Cystimyostomum</i>	+	±	3	Ресничный эпителий	Морские лилии	Цисты
<i>Pulvinomyzostomum</i>	+	–	3	Ресничный эпителий	Морские лилии	Эндопаразиты глотки
<i>Asteriomyzostomum</i>	–	–	2	Кутикула	Морские звёзды	Эндопаразиты кишечника
<i>Mesomyzostomum</i>	–	–	2	Кутикула	Морские лилии	Эндопаразиты
<i>Stelechopus</i>	–	–	<i>n</i>	Кутикула	Морские лилии	Эндопаразиты
<i>Protomyzostomum</i>	–	–	3→25	Кутикула	офиуры	Эндопаразиты
<i>Asteromyzostomum</i>	–	–	1	?	Морские звёзды	Эктопаразиты

Примечания: знак «?» – отсутствие сведений; знак «+» – выраженность признака, «±» – рудиментарность, знак «–» – признак не выражен; «*n*» – неопределённо большое число.

– число ветвей кишечника – признак наиболее полно дифференцирует мизостомид, но два предпоследних рода из этого ряда выпадают;

– покровы: от ресничного эпителия к кутикуле с погружённым эпителием;

– признаки связи с хозяином: его таксономическая принадлежность и характер обитания на нём.

Заметна корреляция изменений по большинству признаков из табл. 4, что, как и у аскоторацид, свидетельствует о «синдроме» их состояний. Но, в отличие от аскоторацид, для мизостомид в литературе [21] указан исторически сложившийся порядок освоения хозяев: от морских лилий через морских звёзд к офиурам. На каждой из этих групп очевиден следующий порядок смены форм обитания: комменсалы → эктопаразиты → цистиколи → эндопаразиты глотки, кишечника, целома и, наконец, гонад [19].

Данные двух последних столбцов табл. 4 приобрели обоснованный порядок для включения в таксономическое пространство системы мизостомид. Третьей осью может быть признак «число пар ветвей кишечника», хотя, как указано выше, рода *Stelechopus* и *Protomyzostomum* выпадают из правила в силу большого и неопределённого числа выростов кишечника, что не позволяет их формально поместить в создаваемую систему. Но для *Protomyzostomum* минимальное число ветвей – 3, что, видимо, является исходным состоянием. Род *Stelechopus* в [14] отмечен как один из таксонов категории *incertae sedis*, но и для него можно выявить исходный порядок ветвления кишечника при ознакомлении со специальной литературой по особенностям формирования данного признака в онтогенезе, пока же указывать место данного рода в системе, преждевременно. Причина развитого ветвления кишечника этих родов видится в необходимости доставки пищи при выраженной вытянутости тела. С учётом этих соображений

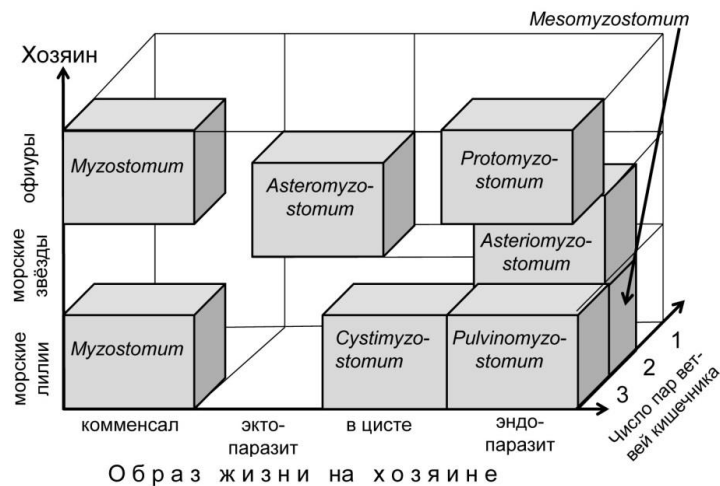


Рис. 2. Предварительный вариант параметрической системы мизостомид

параметрическую систему мизостомид в рамках выбранных признаков можно представить в следующем виде (рис. 2).

Очевидно распределение мест отдельных родов без явных сгущений, но в правом верхнем (апоморфном) углу системы отмечается множество вакансий. Нетипична и локализация рода *Myzostomum* – отсутствуют формы, связанные с морскими звёздами. Это говорит о неполной изученности как этого рода, так и всего таксона в целом. Мизостомиды тяготеют к освоению глубоководных обитателей, чьё изучение затруднено, поэтому вакансии в дальнейшем будут заполняться как пример прогноза в их систематике. Детальное изучение разнообразия видов гигантского, по меркам таксона, рода *Myzostomum* может позволить выделить из него новые рода, но решение этого вопроса сегодня затруднено. Поиск места мизостомид в системе животных – актуальная тема для понимания всей системы многоклеточных животных. Это требует рассмотрения широкого перечня таксонов (от плоских до кольчатых червей, моллюсков и других, менее известных групп). По каждому из них необходим анализ множества признаков – от особенностей морфологии, экологии, эмбриологии и палеонтологии до ультраструктуры и молекулярно-генетических данных. На сегодня это непосильная задача.

3. Обобщение и анализ результатов

Перечисленные проблемы отражают неудовлетворительное состояние систематики в целом. Используемые в ней подходы ориентированы на иерархическое, во многом линейное представление о филогенезе. Приходится довольствоваться неполными диагнозами и дихотомическими ключами, исключая важные признаки, что мешает полноценно сравнивать подчинённые таксоны. Параметрический подход позволяет корректно ставить вопрос о выявлении основных направлений роста разнообразия таксона на основе анализа формы его потенциального пространства. В параметрической системе подчинённые таксоны «вложены» в таксономическое пространство вмещающих групп [4, 5], поэтому возможно дальнейшее дополнение и расширение системы с включением дополнительных признаков. Это делает параметрическую систему многомерной.

Табл. 5

Соотношение родов и видов в сравнении с правилами Виллиса и Численко

Таксоны	Число (%) родов с указанным числом видов:				Число родов- гигантов (% видов)	Среднее геометриче- ское видов в родах
	один вид	два вида	три вида	большин- ство видов несколько родов		
«Идеальный» таксон	(35–40)	(13–17)	(9–12)			3.3
Ascothoracida [15]	4 (44.4)	1 (11.1)	2 (22.2)	2 (22.2)	2 (71.4)	2.48
Отряд Synagogida [15]	1 (20)	1 (20)	2 (40)	1 (20)	1 (69)	3.24
Отряд Laurodida [15]	3 (75)	–	–	1 (77)	1 (77)	1.78
Ascothoracida [19]	9 (39.1)	3 (13)	4 (17.4)	2 (8.7)	2 (41.9)	2.59
Отряд Dendrogastriida [19]	4 (50)	1 (12.5)	1 (12.5)	1 (12.5)	1 (65.3)	2.87
Отряд Laurida [19]	5 (33.3)	2 (13.3)	3 (20)	1 (6.7)	1 (21.4)	2.65
Myzostomida [34]	2 (25)	2 (25)	1 (12.5)	1 (12.5)	1 (86.7)	3.98
Myzostomida [19]	6 (40)	3 (20)	3 (20)	1 (6.7)	1 (79.1)	2.55

Из литературы [16, 29, 30] известны приёмы косвенной оценки состояния таксонов на основе ряда эмпирических обобщений: закона Виллиса, уточнения к нему Л.Л. Численко (1977), критерия Уэвелла и правила Голикова, в совокупности с трёхмерной визуализацией формы таксона, обозначенные в [5] как «таксонометрический анализ». Согласно закону Виллиса [29], в таксонах любого ранга проявляется обратная зависимость между числом и объёмом подчинённых групп. Она выражается квазигиперболической кривой: около 35–40% родов включают по одному виду, 13–17% – по два вида, 9–12% – по три. Большинство видов входит в состав нескольких родов-гигантов. Зная число видов по родам, родов по семействам и т. д. в таксоне, можно выявить степень отклонения получаемых точек от идеального распределения. Его величина может свидетельствовать о недостаточной изученности таксона или о его филогенетическом статусе. Уточнение Л.Л. Численко [16] основано на внушительной выборке по разным группам хорошо изученных групп организмов, определяя среднее геометрическое число подчинённых таксонов во вмещающих таксонах равным примерно 3.3. С возрастанием ранга рассматриваемого таксона (с увеличением выборки), как правило, заметно приближение к этой величине, а резкие отклонения от данного показателя означают неполноту имеющихся данных (слабую изученность таксона) либо несоответствие рангам у рассматриваемых подчинённых таксонов.

Сведения по числу основных групп в рассматриваемых таксонах представлены в табл. 5. Ввиду ограниченности выборки варианты расчёта делались по числу видов в разных родах, по другим парам рангов они некорректны. У аскоторацид по закону Виллиса для обоих вариантов классификаций заметно приближение к «идеалу» с ростом ранга. Показатель Численко (последний столбец табл. 5) дал несколько иной результат: наиболее «гармонична» [5] группа мешкогрудых раков, связанная с иглокожими, причём в системе В.Л. Вагина [11] этот показатель предельно близок к идеалу – 3.24. Данные по мизостомидам для двух сравниваемых классификаций противоречивы, и хотя в целом классификация [14] ближе к состоянию «идеального таксона», эта ситуация отражает неполноту изученности этой группы. К рассмотренным выше методам близок

метод А.Н. Голикова [30]: если на оси абсцисс отложить равные отрезки, обозначающие подчинённые ранги таксона, а на оси ординат – логарифмы их числа, то эти точки (в идеале) выстраиваются в прямую линию. Для диагностики важна [5] степень отклонения отдельных точек от получаемой линии и общий угол её наклона. В первом случае допустима аналогия с флуктуирующей асимметрией, где выявляется степень отклонения от нормы указанных точек для данного таксона, отражая суммарный «стресс» в ходе его исторического развития. Предполагается также [31], что более пологая линия отражает реликтовый статус таксона с ограниченными возможностями видообразования и преобладанием монотипических групп. Согласно правилу Голикова оба варианта классификации аскоторацид более естественны в сравнении с системами мизостомид, отличающимися крайне «ломаным» характером отношений величин таксономических рангов, что соответствует результатам двух других методов. Критерий Уэвелла [16] утверждает, что упорядоченность элементов естественной системы сохраняется при смене признаков, используемых в классификации. Это объясняет существование комплекса (синдрома) коррелированных признаков (из которых в традиционной систематике используются лишь немногие, наиболее удобные) и позволяет подбирать признаки для обеспечения эффекта «вложенности» при создании многомерного пространства таксонов.

Анализ таксономических пространств изучаемых таксонов указывает на значительное число вакансий, что в сочетании с данными табл. 5 свидетельствует об их недостаточной изученности и/или незавершённости процесса формирования их биоразнообразия. Изложенные результаты имеют предварительный характер и требуют дальнейших дополнений и уточнений.

Благодарности. Автор выражает сердечную признательность Ч.М. Нигматуллину (АтлантНИРО, г. Калининград) за представленные материалы и ценные критические замечания.

Литература

1. *Зелеев Р.М., Сафин А.Р.* Параметрическая система отряда веерокрылых насекомых (Insecta: Strepsiptera) // Учён. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2013. – Т. 155, кн. 2. – С. 221–238.
2. *Зелеев Р.М.* Вариант биологической аксиоматики и его возможности в описании биоразнообразия // Учён. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2012. – Т. 154, кн. 2. – С. 8–25.
3. *Зелеев Р.М.* Параметрическая систематика: проблемы и перспективы // Современные проблемы эволюции и экологии: Сб. материалов конф. «XXVII Любимцевские чтения». – Ульяновск: УлГПУ, 2013. – С. 45–52.
4. *Зелеев Р.М.* Алгоритм создания параметрической системы биологического таксона // Современные проблемы эволюции и экологии: Сб. материалов конф. «XXVII Любимцевские чтения». – Ульяновск: УлГПУ, 2014. – С. 30–38.
5. *Зелеев Р.М.* Таксонометрический анализ и его диагностические возможности в параметрической систематике // Современные проблемы эволюции и экологии: Сб. материалов конф. «XXVII Любимцевские чтения». – Ульяновск: УлГПУ, 2016. – С. 28–35.

6. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. – М.: Сов. наука, 1952. – 698 с.
7. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. – М.: Высш. шк., 1981. – 606 с.
8. Зоология беспозвоночных. Т. 1: От простейших до моллюсков и артропод / Под ред. В. Вестхайде, Р. Ригера. – М.: КМК, 2008. – 512 с.
9. Рунперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты. Т. 3: Членистоногие. – М.: Академия, 2008. – 496 с.
10. Вагин В.Л. Мешкогрудые раки. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1976. – 141 с.
11. Вагин В.Л. Пути распространения и филогения мешкогрудых раков // Вопросы эволюционной морфологии и биоценологии: Сб. науч. тр. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1970. – С. 153–163.
12. Вагин В.Л. Очерки по филогенетической биогеографии. 1. О связи филогении и географического распространения животных // Вопросы эволюционной морфологии и биогеографии: Сб. науч. тр. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1970. – С. 3–22.
13. Колбасов Г. А. Новый вид ракообразных рода *Gorgonolaureus* (Crustacea, Thecostraca, Ascothoracida) паразитов горгонарий из района Вьетнама // Зоол. журн. – 2004. – Т. 83, № 5. – С. 536–548.
14. World Register of Marine Species (WoRMS). – URL: www.marinespecies.org/aphia.php/. свободный.
15. Исаева В.В. Фрактальные и хаотические паттерны в морфологии животных // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 2009. – Прил. № 1– С. 199–218.
16. Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, № 4. – С. 495–508.
17. Буруковский Р.Н. Зоология беспозвоночных. Ч. 3: Черви. – Калининград: КГТУ, 2003. – 345 с.
18. Рунперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты. Т. 2: Низшие целомические животные. – М.: Академия, 2008. – 448 с.
19. Вагин В.Л. Об аннелидной теории происхождения мизостомид, их положении в системе Trochozoa и выделение нового типа Myzostomida // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2007. – Т. 149, кн. 3. – С. 31–41.
20. Нигматуллин Ч.М. Комментарии к статье В.Л. Вагина «Об аннелидной теории происхождения мизостомид, их положении в системе Trochozoa и выделение нового типа Myzostomida» // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2007. – Т. 149, кн. 3. – С. 42–45.
21. Bleidorn C., Eeckhaut I., Podsiadlowski L., Schult N., McHugh D., Halanych K.M., Milinkovitch M.C., Tiedemann R. Mitochondrial genome and nuclear sequence data support Myzostomida as part of the annelid radiation // Mol. Biol. Evol. – 2007. – V. 24, No 8. – P. 1690–1701. – doi: 10.1093/molbev/msm086.
22. Eeckhaut I., McHugh D., Mardulyn P., Tiedemann R., Monteyne D, Jangoux M., Milinkovitch M.C. Myzostomida: a link between trochozoans and flatworms? // Proc. Biol. Sci. – 2000. – V. 267. – P. 1383–1392. – doi: 10.1098/rspb.2000.1154.
23. Zrzavy J., Hysa V., Tietz D. Myzostomida are not annelids: molecular and morphological support for a clade of animals with anterior sperm flagella // Cladistics. – 2001. – V. 17, No 2. – P. 170–198. – doi: 10.1111/j.1096-0031.2001.tb00116.x.
24. Eeckhaut I., Lanterbecq D. Myzostomida: A review of the phylogeny and ultrastructure // Hydrobiologia. – 2005. – V. 535/536. – P. 253–275. – doi: 10.1007/s10750-004-5636-y.

25. *Lanterbecq D., Rouse G., Milinkovitch M.C., Eeckhaut I.* Molecular phylogenetic analyses indicate multiple independent emergences of parasitism in Myzostomida (Protostomia) // *Syst. Biol.* – 2006. – V. 55, No 2. – P. 208–227. – doi: 10.1080/10635150500481317.
26. *Нугматуллин Ч.М.* *Protomyzostomum cystobium* n. sp. из цист на руках и диске *Gorgonocephalus caryi* Lyman. // Вопросы эволюционной морфологии и биогеографии: Сб. науч. тр. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1970. – С. 50–66.
27. *Вагин В.Л., Нугматуллин Ч.М.* Морфология, экология, систематика и филогения семейства Protomyzostomidae (Myzostomida): обзор // Учён. зап. Казан. ун-та. Сер. Естествов. науки. – 2007. – Т. 149, кн. 3. – С. 49–59.
28. *Lanterbecq D., Eeckhaut I.* Myzostomida from Madagascar, with the description of two new species // *Hydrobiologia.* – 2003. – V. 496. – P. 115–123. – doi: 10.1023/A:1026180428299.
29. *Поздняков А.А.* Значение правила Виллиса для таксономии // Журн. общ. биол. – 2005. – Т. 66, № 4. – С. 326–335.
30. *Старобогатов Я.И.* Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 1989. – Т. 206. – С. 191–221.
31. *Перельман А.И.* Геохимия ландшафта. – М.: Высш. шк., 1966. – 392 с.

Поступила в редакцию
10.07.17

Зелеев Равиль Муфазалович, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: zeleewy@rambler.ru; zeleewy@yandex.ru

ISSN 2542-064X (Print)
ISSN 2500-218X (Online)

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2017, vol. 159, no. 3, pp. 395–408

**Building Parametric Systems for Ascotoracida and Myzostomida Taxa:
Current Problems and Ways to Solve Them**

R.M. Zeleev

Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia
E-mail: zeleewy@rambler.ru

Received July 10, 2017

Abstract

Based on the detailed studying of the available literature on two *incertae sedis* marine taxa, namely Ascotoracida crustaceans and Myzostomida worms, differences in the structures of the commonly known systems for these taxa have been analyzed. As a result of the analysis, we have identified characteristics and features that can be used to build their parametric systems. Using the parametric approach in systematics makes it possible to predict characteristics and features at the generic and species levels that have not been yet described, outline the existing tendencies and ways of further evolution of such taxa, review ranks and degrees of relationship between certain subordinate groups, and add such groups to the hierarchal system of taxa with a different set of characteristics of the taxonomic space. The minimum prerequisite

is complete diagnosis of all used taxa covering the entire spectrum of necessary diagnostic characteristics. The existing tradition of using incomplete diagnoses poses challenges for achieving the set objective. To analyze the taxonomic systems of Ascothoracida and Myzostomida, we have used the method of *taxonomic analysis* based on J.C. Willis's principle with L.L. Chislenko's corrections, A.N. Golikov's law, and Whewell's law along with parametric visualization of the taxon system's form. The application of the above tools to the given data has made it possible to demonstrate that these taxa are insufficiently studied and that they are not developed as complete biological systems.

Keywords: parametric system, *incertae sedis*, Ascothoracida, Myzostomida, taxonomic space, taxonomic prediction, taxonomic analysis

Acknowledgments. We are grateful to Ch.M. Nigmatullin (Atlantic Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography, Kaliningrad) for providing the material and valuable remarks.

Figure Captions

Fig. 1. Preliminary (two-dimensional) variant of the parametric system of Ascothoracida.

Fig. 2. Preliminary variant of the parametric system of Myzostomida.

References

1. Zeleev R.M., Safin A.R. Parametric system of the insect order Strepsiptera. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2013, vol. 155, no. 2, pp. 221–238. (In Russian)
2. Zeleev R.M. A version of biological axiomatic and its potential for biodiversity description. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2012, vol. 154, no. 2, pp. 8–25. (In Russian)
3. Zeleev R.M. Parametric systematics: Problems and prospects. *Sovremennye problemy evolyutsii i ekologii. Sb. materialov konf. "XXVII Luibishchevskie chteniya"* [Modern Problems of Evolution and Ecology: Proc. Conf. "17th Readings in Memory of A.A. Lyibishchev"]. Ulyanovsk, Ul'yanovsk. Gos. Pedagog. Univ., 2013. pp. 45–52. (In Russian)
4. Zeleev R.M. An algorithm for creation of biological taxon parametric system. *Sovremennye problemy evolyutsii i ekologii. Sbornik materialov konferentsii "XXVIII Luibishchevskie chteniya"* [Modern Problems of Evolution and Ecology: Proc. Conf. "18th Readings in Memory of A.A. Lyibishchev"]. Ulyanovsk: Ul'yanovsk. Gos. Pedagog. Univ., 2014, pp. 30–38. (In Russian)
5. Zeleev R.M. The taxonomical analysis and its diagnostic abilities in parametric systematics. *Sovremennye problemy evolyutsii i ekologii. Sbornik materialov konferentsii "XXX Luibishchevskie chteniya"* [Modern Problems of Evolution and Ecology: Proc. Conf. "18th Readings in Memory of A.A. Lyibishchev"]. Ulyanovsk: Ul'yanovsk. Gos. Pedagog. Univ., 2016. pp. 28–35. (In Russian)
6. Beklemishev V.N. Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates. Moscow, Sov. Nauka, 1952. 698p. (In Russian)
7. Dogiel V.A. Invertebrate Zoology. Moscow, Vyssh. Shk., 1981. 606 p. (In Russian)
8. Invertebrate Zoology. Vol. 1. From Protozoans to Mollusks and Arthropods. Westhiede W., Rieger R. (Eds.). Moscow, KMK, 2008. 512 p. (In Russian)
9. Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D. Invertebrate Zoology: Functional and Evolutionary Approach. Vol. 3. Arthropods. Moscow, Akademiya, 2008. 496p. (In Russian)
10. Wagin V.L. Ascothoracids. Kazan, Izd. Kazan. Gos. Univ., 1976. 141pp. (In Russian)
11. Wagin V.L. Problems of Evolutional Morphology and Biocenology. *Puti rasprostraneniya i filogeniya meshkogrudnykh rakov* [Ways of Distribution and Phylogeny of Ascothoracids]. Kazan, Izd. Kazan. Gos. Univ., 1970, pp. 153–163. (In Russian)
12. Wagin V.L. Problems of Evolutionary Morphology and Biogeography. *Ocherki po filogeneticheskoi biogeografii. 1. O svyazi filogenii i geograficheskogo rasprostraneniya zhivotnykh* [Essays on Phylogenetic Biogeography. 1. On the Relation of Phylogeny and Geographical Distribution of Animals]. Kazan, Izd. Kazan. Gos. Univ., 1970, pp. 3–22. (In Russian)
13. Kolbasov G.A. New species of crustaceans from the genus *Gorgonolaureus* (Crustacea, Thecostraca, Ascothoracida) parasitizing of gorgonaries from the region of Vietnam. *Zool. Zh.*, 2004, vol. 83, no. 5, pp. 536–548. (In Russian)
14. World Register of Marine Species (WoRMS). Available at: www.marinespecies.org/aphia.php.

15. Isaeva V.V. Fractal and chaotic patterns in animals morphology. *Tr. Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk*, 2009, pp. 199–218. (In Russian)
16. Meyen S.V. Main aspects of organism typology. *Zh. Obshch. Biol.*, 1978, vol. 39, no 4, pp. 495–508. (In Russian)
17. Burukovsky R.N. Invertebrate Zoology. Part 3. Worms. Kaliningrad, KGTU, 2003. 345 p. (In Russian)
18. Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D. Invertebrate Zoology: Functional and Evolutionary Approach. Vol. 2. Lower Coelomic Organisms. Moscow, Academiya, 2008. 448p. (In Russian)
19. Wagin V.L. On the annelid theory about the origin of myzostomids, their position in the system of Trochozoa, and indentification of the new phylum Myzostomida. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2007, vol. 149, no. 3. pp. 31–41. (In Russian)
20. Nigmatullin Ch.M. Commentaries to V.L. Wagin’s article “On the annelid theory about the origin of myzostomids, their position in the system of Trochozoa, and indentification of the new phylum Myzostomida”. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2007, vol. 149, no. 3. pp. 42–45. (In Russian)
21. Bleidorn C., Eeckhaut I., Podsiadlowski L., Schult N., McHugh D., Halanych K.M., Milinkovitch M.C., Tiedemann R. Mitochondrial genome and nuclear sequence data support Myzostomida as a part of the annelid radiation. *Mol. Biol. Evol.*, 2007, vol. 24, no. 8, pp. 1690–1701. doi: 10.1093/molbev/msm086.
22. Eeckhaut I., McHugh D., Mardulyn P., Tiedemann R., Monteyne D, Jangoux M., Milinkovitch M.C. Myzostomida: A link between trochozoans and flatworms?. *Proc. Biol. Sci.*, 2000, vol. 267, pp. 1383–1392. doi: 10.1098/rspb.2000.1154.
23. Zrzavy J., Hypsa V., Tietz D. Myzostomida are not annelids: Molecular and morphological support for a clade of animals with anterior sperm flagella. *Cladistics*, 2001, vol. 17, no. 2, pp. 170–198. doi: 10.1111/j.1096-0031.2001.tb00116.x.
24. Eeckhaut I., Lanterbecq D. Myzostomida: A review of the phylogeny and ultrastructure. *Hydrobiologia*, 2005, vol. 535/536, pp. 253–275. doi: 10.1007/s10750-004-5636-y.
25. Lanterbecq D., Rouse G., Milinkovitch M.C., Eeckhaut I. Molecular phylogenetic analyses indicate multiple independent emergences of parasitism in Myzostomida (Protostomia). *Syst. Biol.*, 2006, vol. 55, no. 2. pp. 208–227. doi: 10.1080/10635150500481317.
26. Nigmatullin Ch.M. Problems of Evolutional Morphology and Biogeography. *Protomyzostomum cystobium n. sp. iz tsist na rukakh i diske Gorgonocephalus caryi Lyman*. [Protomyzostomum cystobium n. sp. from Cysts on Hands and Disc of *Gorgonocephalus caryi* Lyman.]. Kazan, Izd. Kazan. Univ., 1970. pp. 50–66. (In Russian)
27. Wagin V.L., Nigmatullin Ch.M. Morphology, Ecology, Systematics, and Phylogeny of the Family Protomyzostomidae (Myzostomida): Review. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2007, vol. 149, no. 3. pp. 49–59. (In Russian)
28. Lanterbecq D., Eeckhaut I. Myzostomida from Madagascar, with the description of two new species. *Hydrobiologia*, 2003, vol. 496. pp. 115–123. doi: 10.1023/A:1026180428299.
29. Pozdnyakov A.A. Importance of Willis principle for taxonomy. *Zh. Obshch. Biol.*, 2005, vol. 66, no 4, pp. 326–335. (In Russian)
30. Starobogatov Ya.I. Natural system, artificial systems, and some principles of phylogenetic research. *Tr. Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk*, 1989, vol. 206. pp. 191–221. (In Russian)
31. Perel’man A.I. Landscape Geochemistry. Moscow, Vyssh. Shk., 1966. 392 p. (In Russian)

Для цитирования: Зелеев Р.М. Создание параметрических систем таксонов Ascotoracida и Myzostomida: существующие проблемы и пути их решения // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2017. – Т. 159, кн. 3. – С. 395–408.

For citation: Zeleev R.M. Building parametric systems for Ascotoracida and Myzostomida taxa: Current problems and ways to solve them. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2017, vol. 159, no. 3, pp. 395–408. (In Russian)