РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

А.А. Котов

МОРФОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ANOMOPODA (CRUSTACEA: CLADOCERA)

Москва
2013

А.А. Котов. Морфология и филогения Anomopoda (Crustacea: Cladocera). М.: КМК, 2013. 638 с.

Ветвистоусые ракообразные отряда Anomopoda Sars, 1865 (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) — одни из наиболее массовых и крайне разнообразных по внешнему строению животных планктона, бентоса и нейстона внутренних водоемов всех типов и всех континентов. Автор имел целью инвентаризовать знания по их морфологии, эмбриологии, систематике, палеонтологии и филогении и представить своеобразную энциклопедию по их морфологической эволюции, необходимую для повышения общего уровня изученности данной группы. Крайне важной особенностью книги является то, что, в отличие от подавляющего большинства предыдущих работ, анализ тех или иных морфологических признаков проведен автором вне зависимости от их ценности для систематики. В книге устанавливается новый отряд вымерших Cladocera и новый подотряд современных Anomopoda. Книга рассчитана на гидробиологов и зоологов различных направлений и квалификации — от студентов ВУЗов до опытных исследователей.

Рецензенты:

д.б.н., профессор Н.Н. Смирнов (ИПЭЭ РАН);
д.б.н. Н.М. Коровчинский (ИПЭЭ РАН);
д.б.н. А.Г. Пономаренко (ПИН РАН).

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту No 13-04-07040

РФФИ

Издание РФФИ не подлежит продаже

ISBN 978-5-87317-923-7

© ИПЭЭ РАН, 2014.
© А.А. Котов, 2014.
© ООО “КМК”, издание, 2014.

Николаю Николаевичу Смирнову,
моему дорогому учителю,
без участия которого эта книга
не состоялась бы

Предисловие, не имеющее прямого отношения к Cladocera

Я хотел бы начать эту книгу с некоторых мыслей, не имеющих прямого отношения к ветвистоусым ракообразным, и навеянных прочтением замечательной книги одного из выдающихся идеологов современной науки, Ричарда Докинса, "Расширенный фенотип" (Докинс, 2010). Организмы, с их морфологией, рассматриваются автором исключительно как "транспортное средство генов-репликаторов". Надо сказать, что следуя подобной логике, можно прийти к заключению, что компьютеры существуют исключительно для размножения файлов на них. Однако подход Докинса имеет право на существование для объяснения некоторых генетических процессов. Естественно, при этом возможны и другие интерпретации одного и того же явления с применением других моделей, в том числе, основанные на прямо противоположных допущениях. Занятия наукой вообще малопродуктивны без принятия исследователями принципа "научного либерализма" (Мейен, 2006), уважительного отношения к чужой, иногда прямо противоположной, точке зрения.

Модель Докинса мне (кстати, как человеку принимающему участие в генетических исследованиях) представляется внутренне непротиворечивой и остроумной. Однако, к сожалению, подобные идеи могут быть использованы (и используются!) менее остроумными людьми для обоснования "неполноценности" классических зоологических дисциплин, в том числе, морфологии и морфологической систематики. Например, именно таков подход нобелевского лауреата Джеймса Уотсона (Уотсон, 2010, с .289), призывающего "никогда не предлагать постоянных ставок специалистам по умирающим дисциплинам" "в таких областях, как эмбриология или ботаника, — умирающих видах". Этот совет в его книге расположен как раз между двумя другими: "Пусть у вас будут друзья, близкие к начальству" и "Станьте председателем". Неприятие чужой точки зрения часто соседствует с рвачеством и отсутствием каких-либо представлений о нравственности.

Среди ученых-биологов, весьма распространено мнение о том, что морфология — наука "архаичная", что ценность самих по себе данных по морфологии невелика, эти данные обязательно должны быть увязаны с более "прогрессивными" и "важными" дисциплинами: филогенетикой, экологией и т.д. Мне такой подход представляется определенно высокомерным, декларирующим некое мифическое априорное преимущество вышеупомянутых дисциплин со стороны исследователей, не имеющих базового зоологического образования и не способных вследствие этого критически оценить собственные результаты, зачастую очень странные и, по крайней мере, требующие серьезной проверки.

Современное положение дел таково, что морфологией животных или растений хоть в какой-то мере занимается крайне незначительная часть

биологов. Вообще говоря, при обучении студентов-биологов американских или даже многих европейских университетов (в которых внимание к базовому биологическому образованию традиционно выше) морфологии уделяется явно недостаточное внимание, а иногда она вообще упоминается лишь вскользь. Новые программы российских вузов с биологическим образованием также явно грешат перекосом в сторону "лабораторных" дисциплин в ущерб "полевым" специальностям, в том числе и классической зоологии, которая включает в себя морфологию.

Ошибки "от недостатка осведомленности" и "связанные с избытком энтузиазма" (по словам Любищева (1969а-б)), у специалистов, не являющихся зоологами по образованию, но пытающихся делать заключения по зоологическим вопросам, очевидны. Чего стоит также остроумная, но абсолютно оторванная от реальности идея того же Докинса (Dawkins, 2004) о том, что, поскольку голые жаброноги (Anostraca) плавают брюшной стороной кверху, это означает, что в ходе эволюции они "перевернулись" морфологически, и исходно спинная сторона стала у них брюшной, и наоборот (см. комментарии Джеффри Фрайера (Fryer, 2006), выдающегося морфолога и эволюциониста, по этому поводу).

Морфологов никто не преследует, как генетиков в Советском Союзе в 40-е годы XX века, но, назвав себя морфологом, исследователь, скорее, получает одни хлопоты, но никак не преимущества. Однако, вопреки всему вышеизложенному, я однозначно отношу себя к тем, для кого зоология в целом и морфология в частности — наиболее важный объект исследования. Поэтому я вижу главную ценность своей работы не в спекуляциях на экологические, эволюционно-морфологические и филогенетические темы, а в "морфологии самой по себе", рутинных и малоинтересных с точки зрения "прогрессивной" биологии исследованиях одной из небольших групп животных, про которую и пойдет разговор далее.

Помимо морфологии, данная книга имеет целью провести некоторые филогенетические реконструкции и даже описать новые для науки макротаксоны. В западной литературе систематика практически всегда базируется на филогении и зачастую просто отождествляется с ней, а под филогенией практически всегда подразумевается исключительно кладистический анализ признаков. У многих отечественных зоологов, работающих в рамках эволюционно-морфологического направления систематики, такой подход вызывает явное отторжение. Я никак не отношу себя к тем, кто считает эволюционно-морфологическую систематику архаизмом (хотя подобная точка зрания на Западе широко распространена). Однако под названием "традиционная" или "эволюционно-морфологическая" систематика (и филогенетика) скрывается, на самом деле, большая совокупность различных методов, более (Расницын, 2002, 2005) или значительно менее (Любарский, 1996, глава 7) формализованных, и зачастую противоречащих друг другу. Я считаю себя знакомым с критикой кладистики со стороны многих известных отечественных и зарубежных ученых. Несмотря на известные объективные недостатки кладистики, она будет применена мной ниже.

Сочетание кладистического анализа морфологических признаков и молекулярно-генетических деревьев выглядит нерушимым базисом филогенетического анализа в западной литературе. Однако, это далеко не так, и серьезные противоречия между первым и вторыми, например, выявляют-

ся при принятии группы Ecdysozoa, предложенной молекулярными биологами и вызывающей стойкую отрицательную реакцию у многих традиционных морфологов, вполне солидарных с генниговским подходом построения филогении по синапоморфиям (см. Scholtz, 2002; Ferrari, 2012a). Отмечу, что современные подходы, которые почему-то называются "молекулярной кладистикой", скорее противоречат идеям "отца-основателя" этого подхода (Hennig, 1966, 1999), чем хоть в какой-то мере следуют им.

Принимая во внимание вышесказанное, я заранее отказываюсь участвовать в каких-либо дискуссиях на тему, какая парадигма филогенетических реконструкций лучше, что делать, если морфологическая филогения противоречит молекулярной, и так далее. В данной книге кладистические термины соседствуют с таковыми, взятыми из эволюционной морфологии (например, "примитивный"), в чем я ни в коем случае не вижу какой-либо своей непоследовательности. Мне пришлось даже привести глоссарий терминов, использованных в данной книге. По моему глубокому убеждению, достоверность филогенетического анализа некой группы, в первую очередь, зависит от адекватности знаний по ней у того или иного автора, а не от примененной для анализа модели. Причем если в случае сильного филогенетического сигнала разные способы анализа потенциально могут быть одинаково хороши, то в случае слабого сигнала — все они одинаково плохи.

Опять-таки, соглашусь с мнением, что "биолог, наблюдающий за животным, отчасти напоминает технического специалиста, изучающего компьютер, выполняющий утерянную программу". "Человек, наблюдающий и анализирующий поведение компьютера, работающего по программе, текст которой был утрачен, мог бы в принципе воссоздать эту программу или ее функциональный эквивалент" (Докинс, 2010, С. 207-208). Создание функциональных эквивалентов утерянных программ, то есть, все модельные построения "поверх" морфологии, неверифицируемые согласно логике гипотетико-дедуктивного подхода к науке (Поппер, 1983), для меня абсолютно вторичны, и подчинены изучению первой.

Данная книга представляет собой переработанную диссертацию доктора биологических наук, защищенную мной в 2006 году. Обычно при переработке своей диссертации в монографию авторы смешивают секции "Результаты" и "Обсуждение", характерные для квалификационной работы. Наиболее важной частью данной книги мне самому представляется глава 3 "Сравнительная морфология Anomopoda", представляющая собой переработанный раздел "Результаты" моей диссертации. Она основана преимущественно на оригинальных данных, но, конечно же, с привлечением таковых, полученных другими авторами, моими коллегами, активно изучающими Cladocera ныне. Я хотел бы обратить внимание на то, что эта книга — не только и не столько обзор ранее опубликованных данных. Многие результаты, изложенные ниже, никогда ранее не публиковались. Особенно это касается многочисленных фотографий, выполненных при помощи сканирующего электронного микроскопа. Их число может кому-то показаться избыточным, но представление своеобразного атласа (или, если хотите, энциклопедии) по морфологии Anomopoda рассматривалось мной как особая, и крайне важная, задача.

Введение

Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) - одни из наиболее массовых и крайне разнообразных по внешнему строению (Рис. 1) животных планктона, бентоса и нейстона внутренних водоемов всех типов и всех континентов (включая оазисы Антарктиды). К настоящему времени известно более 700 видов ветвистоусых ракообразных, относящихся к четырем современным отрядам (Kotov, 2013). Грубый подсчет приблизительного числа особей Cladocera на Земле (исходя из суммарной площади континентальных водоемов и водотоков как 10^6 км^2, очень приближенной и явно заниженной средней численности кладоцер 1000 экз/м^2 водной глади, без учета распределения по глубинам и разницы между полушариями вследствие сезонных различий) дает 10^{15} экземпляров (Smirnov, Kotov, 2010). Это, конечно, меньше числа атомов во вселенной, и даже на пять порядков меньше числа зерен, которые по легенде запросил создатель шахмат в качестве платы за их изобретение (Перельман, 1967), но тоже впечатляет.

Наибольшее число таксонов ветвистоусых ракообразных принадлежит к отряду Anomopoda Sars, 1865, эта группа насчитывает примерно 600 известных видов (Kotov, 2013), то есть включает в себя бульшую часть ветвистоусых ракообразных. Представители отряда обитают не только в реках, пресных озерах и лужах, но и в гиперсалинных водоемах, грунтовых водах, пещерах, воде в дуплах деревьев, пазухах листьев тропических растений и даже в пленке воды на поверхности мхов во влажных тропических и субтропических лесах. В то же время, в открытом океане эти рачки практически отсутствуют, проникая лишь в опресненные моря по краям континентов.

Ветвистоусые ракообразные (и Anomopoda в первую очередь) — важнейшее звено пресноводных экосистем, первичные консументы, которые, в свою очередь, являются пищей для некоторых беспозвоночных и рыб. Они имеют большое практическое значение в качестве искусственно разводимого корма для питания выдерживаемых в рыбоводных заводах мальков. Ветвистоусые ракообразные-фильтраторы "служат важным фактором формирования качества воды" (Коровчинский, 2004). Некоторые виды Anomopoda — стандартные тест-объекты в токсикологических исследованиях. Изучение хорошо сохраняющихся остатков Anomopoda в колонках донных отложений озер позволяет сделать выводы об истории экосистем на протяжении всего голоцена. Отметим, что и токсикологический (Naumann, 1929; Anderson, 1945) и палеолимнологический (Сукачев, 1906; Россолимо, 1927) подходы были обоснованы еще в первой половине XX века, но получили мощное развитие лишь во второй половине XX столетия.

Широкая распространенность и легкость культивирования были причинами, по которым еще с начала XX века ветвистоусые ракообразные, в первую очередь Anomopoda, "стали излюбленным объектом для всевозможных исследований по вопросам селекции, мутаций и скрещивания" (Бенинг, 1941), а впоследствии и по многим другим вопросам эволюционной биологии, физиологии и экологии, в том числе, с использованием самых современнейших методик (Lampert, 2011; Smirnov, 2013).

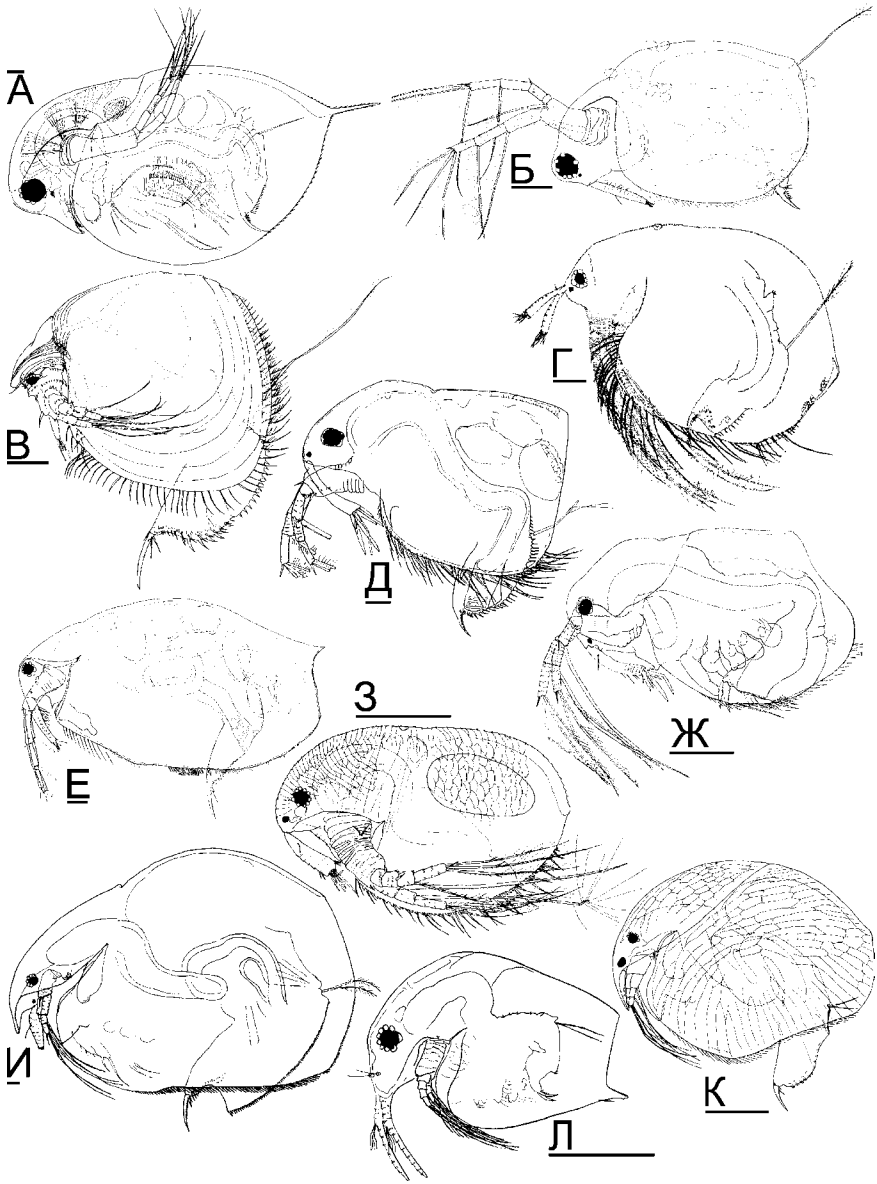


Рисунок 1. Общий вид представителей отряда Anomopoda:
А — *Daphnia curvirostris* (Daphniidae); Б — *Moina dumonti* (Moinidae); В — *Ilyocryptus brevidentatus* (Ilyocryptidae); Г — *Dumontia oregonensis* (Dumontiidae); Д — *Acantholeberis curvirostris* (Acantholeberidae); Е — *Ophryoxus gracilis* (Ophryoxidae); Ж — *Gondwanothrix halsei* (Gondwanotrichidae); З — *Macrothrix spinosa* (Macrothricidae); И — *Eurycercus lamellatus* (Eurycercidae); К — *Pleuroxus wittsteini* (Chydoridae); Л — *Bosmina longirostris* (Bosminidae). Масштаб: 0.1 мм. (Г по: Santos-Flores, Dodson, 2003; Д-Е по: Silva-Briano, 1998; Ж по: Van Damme et al., 2008a).

Ни один учебник зоологии или экологии не обходится без упоминания Anomopoda (в первую очередь, *Daphnia*), и у неспециалиста наверняка вызовет удивление заявление о слабой изученности биологии, внутреннего и даже внешнего строения Anomopoda. Однако знания по Anomopoda до последнего времени были достаточно фрагментарны. После классических работ Лейдига (Leydig, 1860), Клауса (1876, 1877), Сарса (Sars, 1874, 1885, 1888, 1901, 1916), Лилльеборга (Lilljeborg, 1901) и некоторых других авторов, в течение длительного времени изучение морфологии представителей разных семейств проводилось преимущественно в целях систематики, в рамках всего отряда морфология описывалась лишь в кратких вступительных главах к определителям.

Как было сказано выше, представители Anomopoda являются ныне объектами многочисленных научных исследований на переднем крае фундаментальной науки. Но по многим группам отсутствуют надежные ключи для определения видов, что ставит под сомнение ценность работ по ним. Путаница в систематике в значительной степени объясняется неполнотой знаний по морфологии и разрозненностью усилий исследователей разных семейств Anomopoda. Исследования по филогении некоторых семейств при помощи генетических методов, ранее проводившиеся в почти полном отрыве от морфологии, были часто весьма уязвимыми для критики. В настоящее время важность исследований морфологии стала больше осознаваться экологами, генетиками и другими специалистами, возникла необходимость во всесторонней морфолого-систематической ревизии отряда, шагом в сторону которой является данная книга, имеющая также целью выявление эволюционно-морфологических и филогенетических закономерностей развития Anomopoda.

Благодарности

Я пользуюсь случаем выразить свою признательность Н.Н. Смирнову за ценные консультации на всех этапах работы, без которых эта книга не была написана. Огромное спасибо Н.М. Коровчинскому за многочисленные критические замечания по поводу ранней версии книги, многие из которых были учтены, однако, в некоторых случаях я остался при своем мнении вследствие расхождений в наших взглядах как на эволюцию Cladocera, так и на общий подход к научному и литературному творчеству. Ряд положений книги был обсужден с О.С. Бойковой, С.М. Глаголевым, А.Ю. Синевым, Я.Р. Галимовым, Г.А. Колбасовым, В.Я. Павловым, А.Г. Пономаренко, А.П. Расницыным, Д.Е. Щербаковым (Москва), В.К. Чугуновым (Борок), М. Алонсо (M. Alonso, Barcelona, Spain), А. Дюмоном (H.J. Dumont, Guangzhou, China), М. Элиасом-Гутиеррезом (M. Elías-Gutiérrez, Chetumal, Mexico), Ф. Феррари (F.D. Ferrari, Washington D.C., USA), Дж. Фрайером (G. Fryer, Windermire, UK), Т. Хегна (T.A. Hegna, Macomb, USA), Д. Тэйлором (D.J. Taylor, Buffalo, USA), К. Ван Дамме (K. Van Damme, Birmingham, UK), которым я также весьма признателен за большую помощь в подборе необходимой литературы.

Я также благодарен многим российским и зарубежным коллегам за предоставленные пробы (не берусь их всех перечислять, чтобы не пропус-

тить и не обидеть кого-либо), И.Б. Мерцалову за помощь в подготовке препаратов, С.И. Метелеву и безвременно ушедшему из жизни В.Н. Антропову за неоценимую техническую помощь в работе на СЭМ. Ряд оригинальных фотографий представлены А.А. Жаровым (Москва), К. Ван Дамме (K. Van Damme, Birmingham, UK) и Г. Виссером (Gerard Visser, Amelo, the Netherlands). Я крайне признателен Е.Ю. Ворониной за редактирование текста книги и А.Г. Пономаренко за ряд важных замечаний по тексту.

Исследования, положенные в основу данной книги, были выполнены благодаря многочисленным грантам РФФИ (инициативные проекты 03-04-48879, 06-04-48624, 09-04-00201-а, 12-04-00207-а; сбор проб для исследований осуществлялся в рамках проектов 09-04-10083-к, 10-04-10009-к, 11-04-10038-к, 12-04-10052-к, 13-04-10108-к) и программе фундаментальных исследований Президиума РАН "Живая природа: современное состояние и проблемы развития" (в прошлом "Биоразнообразие и динамика генофондов") (2006-2013 г.).

Работа выполнена в рамках многолетней неформальной программы исследований морфологии и систематики Cladocera группой экологии пресноводных сообществ ИПЭЭ РАН под руководством Н.Н. Смирнова, реализация которой привела к практически полной монополизации написания определителей по Cladocera мировой фауны отечественными специалистами (Korovchinsky, 1992; Smirnov, 1992b, 1996a; Orlova-Bienkowskaja, 2001; Kotov, Štifter, 2006). Ныне группа включена в состав лаборатории экологии водных сообществ и инвазий ИПЭЭ РАН, и я благодарен ее заведующему академику Ю.Ю. Дгебуадзе и директору ИПЭЭ РАН академику Д.С. Павлову за создание в институте общей атмосферы, способствующей продуктивной научной деятельности.

Данная книга не состоялась бы, если бы в трудные 90-е годы XX века я не был бы поддержан, в том числе, в виде прямой финансовой помощи, моими родителями З.П. Котовой (Федосеенковой) и А.А. Котовым, а также, если бы не было понимания ее необходимости со стороны моей жены М.А. Гололобовой (которой я также крайне признателен за редактирование текста книги) и дочери М.А. Котовой (которая в период доработки рукописи вела себя скромно и кусала меня гораздо реже, чем свою маму).

Глава 1. Очерк истории исследований морфологии, систематики, эмбриологии и филогении Anomopoda

1.1. Морфология и систематика

Ранние этапы изучения Anomopoda. Впервые представители Anomopoda были весьма реалистично изображены Иоганном Сваммердамом (Swammerdam, 1669), его иллюстрация воспроизведена на моем Рис. 2-А. Можно однозначно заключить, что изображенные животные относились к роду *Daphnia*. Сваммердам в редакции книги 1685 года назвал изображенное животное "*Pulex aquaticus arborescen*s", видимо от последнего и происходят оба современных названия ветвистоусых ракообразных – "водяные блохи" (= *Pulex aquaticus*) и "Cladocera" (синоним *arborescens*, т.е. имеющие конечности, подобные ветвям дерева).

Первый вид Cladocera, рассматриваемый ныне как валидный, *Polyphemus pediculus* (отряд Onychopoda), был установлен Карлом Линнеем (Linnaeus, 1761) в составе рода *Monoculu*s. Отметим, что первое упоминание об этом таксоне относится к первому изданию *Fauna Suecica* (Linnaeus, 1746), однако, зоологическая номенклатура начинается с 1758 года, и лишь издания после этого года могут рассматриваться как первоописания видов (ICZN, 2000). Вскоре датский зоолог Отто Фридерик Мюллер (Müller, 1776, 1785) дал краткие описания и привел относительно реалистичные рисунки нескольких видов ветвистоусых ракообразных, среди которых были несколько представителей Anomopoda, помещенных автором в роды *Lynceus* и *Daphnia* (Рис. 2-Б). Усилиями ряда последующих исследователей (Strauss, 1819, 1820; Jurine, 1820; Schoedler, 1846, 1858, 1863, 1866; Sars, 1862a-b, 1890; P.E. Müller, 1867; Kurz, 1875, 1878) число известных для Европы видов Anomopoda сильно увеличилось. Изучение проб с других континентов привело к лавинообразному нарастанию числа описанных таксонов (King, 1853a-b; Schoedler, 1877; Sars, 1885, 1888, 1896, 1899a-b, 1901, 1903, 1916; Herrick, 1879, 1882a, b, 1884; Richard, 1882, 1894, 1897 и др.). Особенно полезной для нужд систематики и фаунистики стала разработанная Сарсом (Sars, 1885, 1888) методика выведения ветвистоусых ракообразных из высушенного ила, собранного в различных районах мира. На рубеже XIX-XX веков было известно уже около 150 видов Cladocera, преимущественно представителей Anomopoda (Korovchinsky, 1997).

Отметим, что авторами классических работ (Leydig, 1860; P.E. Müller, 1867; Claus, 1876; Sars, 1885, 1916; Weismann, 1876-79 и др.) обычно изображался живой рачок, причем были прорисованы и некоторые детали анатомии, которые авторы пытались применить для нужд систематики (Рис. 2-В). Впоследствии эта традиция была несправедливо забыта, предпринимались лишь единичные попытки использовать признаки внутреннего строения в систематике (Смирнов, 1971a). Ныне существенное систематическое значение придается лишь наличию петель кишечника у Macrothricidae и Chydoridae. Многие из описаний Anomopoda тех времен были неадекватными и сопровождались наивными рисунками. Однако в целом к концу

XIX — началу XX века лучшие авторы того времени (Sars, 1896, 1903, 1916; Lilljeborg, 1901; Behning, 1912; Stingelin, 1913) достигли очевидного прогресса в изучении морфологии многих родов Anomopoda и вывели систематику многих таксонов отряда на качественно новый уровень.

Однако уже в начале XX века интерес к морфолого-систематическим исследованиям кладоцер, как и многих других групп водных животных,

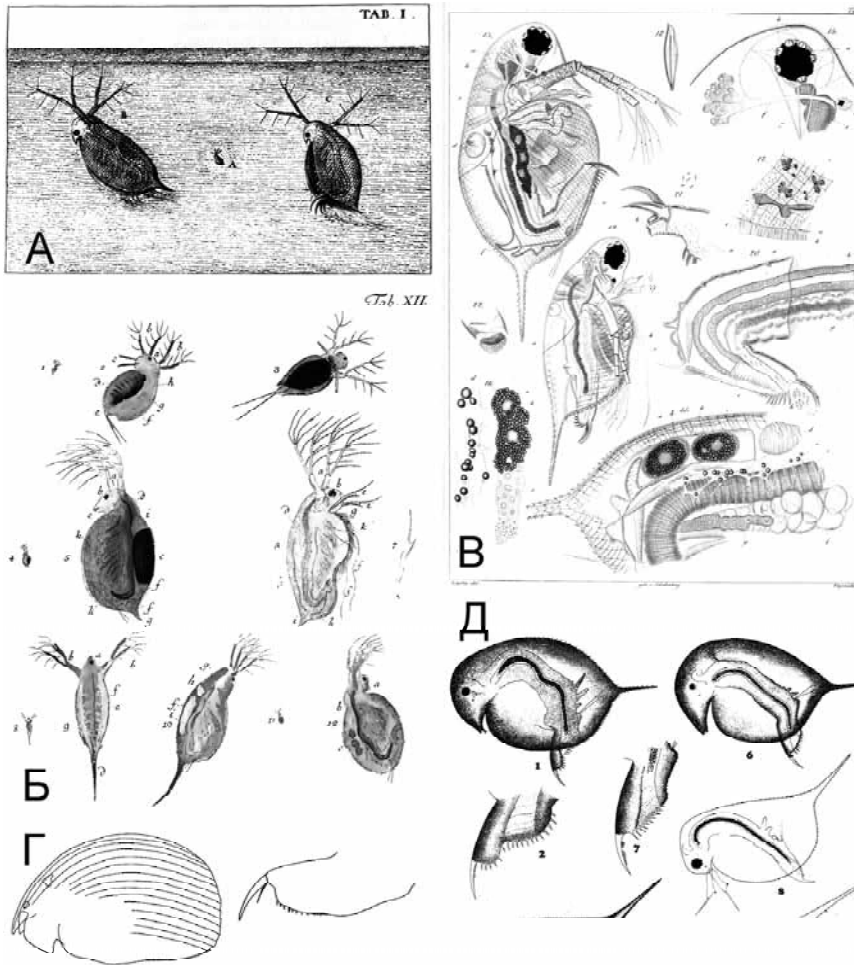


Рисунок 2. Изображения Anomopoda, выполненные различными исследователями в XVII-XX вв.: А — *Daphnia* sp. по: Swammerdam, 1669; Б — *Lathonura rectirostris* (1-3), *Daphnia pennata* (4-7), *D. longispina* (8-10), *Simocephalus vetulus* (11-12) по: O.F. Müller, 1785; В — *Daphnia longispina* (13-20) и *D. magna* (21) по: Leydig, 1860; Г — *Alona cannellata* по: Brehm, 1934; Д — самка *Daphnia magna* (1-2), *D. psittacea* (6-7) и самец *D. obtusa* (8) по: Kiser, 1850. Названия большинства таксонов приводятся в их современном понимании (если возможно понять, к какому из современных таксонов животное относилось).

был в большинстве случаев утерян. Комплексное изучение экосистем водоемов, подсчет первичной и вторичной продукции и прочие направления исследований экологического характера казались многим ученым гораздо более важными, чем рутинное изучение видового состава и учета деталей строения щетинок на торакальных конечностях микроскопических животных. К тому же, в середине-конце XX века гидробиология многими авторами рассматривалась как преимущественно прикладная наука (Винберг, 1975), главной задачей которой является проблема определения качества воды и биологической продуктивности водоемов. Правда, гидробиологи при этом продолжали оперировать видами водных животных, в том числе и Cladocera, не умея их достоверно определить (см. обзор: Korovchinsky, 1997). Но эта "частная" проблема их не интересовала, систематика представлялась скучной и устаревшей дисциплиной. При этом было забыто, что выяснение видового состава является самой начальной стадией большинства гидробиологических исследований, а правильность его результатов — одной из главных предпосылок дальнейшего успешного проведения (Киселев, 1969; Коровчинский, 1992).

В начале-середине XX века одним из немногих успешных направлений морфологических исследований было изучение сезонной изменчивости представителей родов *Bosmina* и *Daphnia* — так называемых цикломорфозов (Wesenberg-Lund, 1900; Woltereck, 1913, 1920; Бенинг, 1941; Brooks, 1947; Jacobs, 1961). Для объяснения этих изменений предлагались теории "парения" (Wesenberg-Lund, 1900), "плавания" или "руления" (Woltereck, 1913) и "жизненности" (Wagler, 1923a-b) в различных их модификациях и сочетаниях. Обзоры многочисленных работ по этой проблеме приведены Хатчинсоном (Hutchinson, 1967) и Киселевым (1969).

До конца 50-х—начала 70-х годов XX века почти не появлялось хороших описаний новых видов, специальных ревизий каких-либо таксонов практически не делалось, пожалуй, за исключением рода *Daphnia*, по которому были получены важные результаты (Scourfield, 1947; Johnson, 1952). Накопление знаний по морфологии велось в виде коротких, поверхностных описаний новых видов, преимущественно из тропических и субтропических районов (Brehm, 1925, 1928, 1934, 1938). Уровень детальности описаний и качества иллюстраций катастрофически упал, сравните иллюстрации Лейдига (Leydig, 1860) с таковыми Брема (Brehm, 1934) и Кайзера (Kiser, 1950), воспроизведенными здесь на Рис. 2-Г-Д. Пожалуй, даже рисунки Сваммердама, выполненные в 1669 году и Мюллера в 1785 году, были гораздо более реалистичны, чем таковые большинства авторов середины XX века.

В результате во многих группах никакой новой информации по морфологии прибавлено не было, и не только не были разрешены проблемы их систематики, но и появилось множество новых проблем. При этом число известных видов Cladocera к 1950 году возросло примерно до 400 (Korovchinsky, 1997). Появилось несколько книг по ветвистоусым ракообразным отдельных регионов (Uéno, 1937; Margalef, 1953; Olivier, 1962; Røen, 1962; Мануйлова, 1964; Brooks, 1959; Scourfield, Harding, 1966; Hrbáček et al., 1967; Flössner, 1972; Chiang, Du, 1979), но они были лишь компиляциями без каких-либо попыток ревизии таксонов и прояснения ситуации с систематикой трудных групп. Предшествующие ключам и описаниям главы по общей морфологии были кратки и поверхностны, они, несомненно, уступали таковым Геррика (Herrick, 1884) и Лилльеборга (Lilljeborg, 1901).

Парадоксальной явилась ситуация, что правила зоологической номенклатуры, которые были впервые опубликованы еще в 1905 году и заменены первой редакцией "Международного кодекса зоологической номенклатуры" 1961 года (см. ICZN, 2000), полностью игнорировались исследователями Cladocera. По-видимому, большая часть авторов вообще не слышала о каких-либо правилах номенклатуры. Даже Дэвид Фрай — один из наиболее ярких систематиков XX века — далеко не сразу пришел к пониманию важности соблюдения правил зоологической номенклатуры.

Никому из авторов начала-середины XX века не пришла в голову идея типифицировать роды Anomopoda (не только таковые из экзотических стран, но и самые обычные европейские!). По-видимому, первой публикацией, где для европейских родов, не являвшихся монотипическими (то есть, содержащими единственный вид) на момент их установления, были указаны типовые виды, стала книга Шрамека-Гушека с соавторами (Šrámek-Hušek et al., 1962). Эти же исследователи (Šrámek-Hušek et al., 1962) предложили единую систему промеров для всех кладоцер и даже дали название каждого промера на латыни, однако, особой пользы для изучения морфологии и систематики из этого не последовало.

За некоторыми исключениями (вышеупомянутые работы по цикломорфозам, функционально-морфологические исследования (см. ниже), ряд публикаций Н.Н. Смирнова (Смирнов, 1967; Smirnov, 1967)), описание морфологии Anomopoda в XX веке совершалось почти исключительно в интересах систематики. Специальные обзоры морфологии Anomopoda, а также отдельных семейств и родов, публиковались исключительно в качестве глав, предваряющих определители и систематические ревизии (Смирнов, 1971a, 1976; Dumont, Pensaert, 1983; Глаголев, 1986). Поэтому многие группы отряда оказались изученными весьма неравномерно: немногие систематические признаки обычно подробно освещались, а прочие упоминались лишь вскользь. Ныне в разных семействах используется разный набор систематических признаков, и, в итоге, у Chydoridae, *Bosmina* и *Ceriodaphnia* дорсальные поры (важнейший признак для систематики) изучены достаточно полно, а у прочих Anomopoda — слабо. Например, о порах Moinidae (около 20 видов) вообще ничего не было известно до последнего времени (Alonso, 1996).

Усиление внимания к систематике во многом было связано с необходимостью точного знания видового состава в связи с возрастанием интереса исследователей к биологическим взаимодействиям в сообществах на популяционном уровне, проблемам конкуренции, хищничества, регуляции численности и др. (Коровчинский, 1992, 2004).

Функционально-морфологическое направление исследований. Хотя "только в отдельных случаях представляется возможным найти ясную связь между формой и окружающей средой" (Smirnov, 1999b, P. 36), исследование функционирования отдельных морфологических структур является зачастую ключом к реконструкции их эволюционных преобразований и пониманию их значимости для систематики. Первые попытки понять механизм функционирования конечностей кладоцер при их питании были предприняты на рубеже XIX и XX веков (Hartog, 1902), а с 20-30-х годов XX века эти исследования выделились как особое перспективное направление (Storch, 1922, 1924, 1924-25; Franke, 1925; Graf, 1930; Cannon, 1933; Eriksson, 1934; Lowndes, 1937). В дальнейшем такой подход был развит Смир-

новым (1969а-б, 1970а, 1971а-в, 1977; Smirnov, 1969, 1971, 1999a-b, 2001a), Сергеевым (1970, 1971, 1972) и Фрайером (Fryer, 1962, 1963, 1968, 1974, 1991b). Последним автором были сделаны выводы об эволюции не только отдельных структур (конечностей, раковинки, головы), но всего их комплекса во взаимосвязи с эволюцией типов питания и адаптаций к различным условиям жизни в пределах отдельных семейств (Fryer, 1968, 1974, 1991b) и всего отряда (Fryer, 1995).

Обширная литература была посвящена различным аспектам питания *Daphnia* — модельного объекта для экологов (см. обзоры Гилярова (1987), Крючковой (1989), Ламперта (Lampert, 1987)). Появился целый ряд публикаций, в которых авторы рассматривали особенности строения конечностей *Daphnia* в связи с питанием (Crittenden, 1981; Watts, Petri, 1981; Gophen, Geller, 1984; Ganf, Shiel, 1985; Brendelberger et al., 1986; Lampert, 1987; Johnsen, Borsheim, 1988; Bern, 1990; Hartmann, Kunkel, 1991; Pop, 1991; Plath, 1996). Однако во многих из них содержались ошибки, связанные с незнанием морфологии и биологии *Daphnia*, что было подчеркнуто Фрайером (Fryer, 1987c, 1991b).

В литературе по питанию *Bosmina* также постоянно встречались ошибки, вызванные плохим знанием биологии рачков. Неоднократно в качестве "фильтрующих щетинок" у *Bosmina* указывались структуры, не имеющие прямого отношения к фильтрации, например, веера гнатобаз (Geller, Muller, 1981) и даже щетинки экзоподита (Hessen, 1985; Porter et al., 1983). Кстати, само название "фильтрующая пластинка" гнатобазы применяется к торакальным конечностям Chydoridae, Macrothricidae и Bosminidae лишь по традиции, в действительности, эта структура служит для передвижения пищи по пищевому желобку вперед ко рту (Graf, 1930; Fryer, 1995). Плавание и передвижение по субстрату Anomopoda из различных семейств также неоднократно становилось темой специальных исследований (Fryer, 1968, 1991b; Смирнов, 1971а; Чиркова, 1984; Zaret, Kerfoot, 1980; Young, Taylor, 1990; Smirnov, 1999a).

Павлов (1992) указал на явные недостатки "традиционного" объяснения функционирования пищедобывательного аппарата Branchiopoda, в том числе и Anomopoda, однако, его результаты не получили должной оценки со стороны специалистов в области трофологии. В настоящее время изученность многих аспектов функциональной морфологии Anomopoda остается недостаточной, что в значительной степени сводит на нет усилия экологов, использующих *Daphnia* и *Bosmina* в качестве модельных объектов.

Современный этап изучения морфологии и систематики Anomopoda. Лишь в 60-70-х годах XX века начался качественно новый этап в изучении Anomopoda, продолжающийся и по сей день. По Коровчинскому (Korovchinsky, 1997) современный период изучения кладоцер начался примерно с начала 1970-х годов, в частности, с публикации статьи Фрая (Frey, 1973) по роду *Eurycercus*, в которой автор выявивил бóльшее число видов, чем это рассматривалось ранее, и наметил новый подход к изучению кладоцер. Важнейшей особенностью нового этапа явилось то, что единицей изучения при таксономическом исследовании была признана популяция, а не отдельная особь (Коровчинский, 1992). При этом идеальной является ситуация, когда исследуются пробы из одного водоема, собранные в разное время года, и содержащие как взрослых партеногенетических, так и ювенильных самок, взрослых гамогенетических самок и самцов.

Примерно в те же годы началось применение биохимических методов для нужд систематики Cladocera, базировавшихся на анализе подвижности изоферментов (см. обзоры: Hebert, 1987a-c). При заметном прогрессе в эволюционной биологии, достигнутом благодаря этим работам, успехи в области применения генетических методов в систематике Cladocera были до конца XX века гораздо более скромными. Игнорирование предыдущих результатов "морфологических" систематиков часто означало и игнорирование Международного кодекса зоологической номенклатуры, что в случае с Cladocera обесценило многие заключения. В итоге, 70-80-е годы XX века были временем глубокого разочарования "традиционных" систематиков в генетических методах. Однако новым поколением генетиков была проведена существенная работа над ошибками. Изменение отношения к морфологии и классической систематике специалистов в области биохимических и молекулярно-генетических методов, произошедшее в последнее время, является важной современной тенденцией в области изучения ветвистоусых ракообразных. В лице молекулярной генетики систематика получила хороший независимый метод проверки группировки таксонов. Я и сам вовлечен в данные исследования, но освещаю лишь те результаты, которые имеют какое-либо отношение к теме данной книги.

Дюмон и Негря (Dumont, Negrea, 2002) относят начало нового периода в изучении Cladocera к несколько более раннему моменту, 1959 году, за который были опубликованы сводка Брукса (Brooks, 1959) по кладоцерам Северной Америки и статья Фрая (Frey, 1959) по головным порам Chydoridae, оказавшая решающее влияние на последующее изучение этого семейства. Появление школы морфологов-систематиков ветвистоусых ракообразных в Советском Союзе в это же время связано с активностью Ф.Д. Мордухай-Болтовского, при этом сам он, по большей части, был сконцентрирован на Onychopoda (Mordukhai-Boltovskoi, 1968; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987).

Успехи в изучении морфологии и систематики Anomopoda на данном этапе связаны, в первую очередь, с именами Д. Фрая (Frey, 1959, 1967, 1971, 1973, 1975 и др.), Дж. Фрайера (Fryer, 1963, 1968 и др.) и Н.Н. Смирнова (Smirnov, 1966, 1967, 1969, 1971a, 1974, 1992b, 1996a и др.), и достигнуты преимущественно в изучении представителей наиболее обширного среди Anomopoda (и всех Cladocera) семейства Chydoridae. Предшествующая путаница в их систематике (например, когда до 70-х годов XX века не представлялось возможным определить обычных представителей рода *Alona* в Европейской России (Н.Н. Смирнов, личное сообщение)) была, в первую очередь, следствием недостаточной изученности их морфологии. Большинством авторов до того времени применялись признаки, предложенные еще Сарсом и Лилльеборгом (Sars, 1861; Lilljeborg, 1901). Применение новых признаков — наличия и расположения головных пор, особенностей строения хватательного придатка самца (Frey, 1959, 1962, 1982a, b), вооружения торакальных конечностей и края створки (Смирнов, 1971a) коренным образом изменило систематику хидорид.

Важнейшим вкладом в понимание функциональной морфологии и адаптивной радиации в пределах Chydoridae явились фундаментальные работы Фрайера (Fryer, 1963, 1968). Именно на примере рачков этого семейства выработаны современные стандарты систематического описания Anomopoda и выполнены наиболее детальные описания видов Фраем (Frey, 1982b, d-f,

1987b, 1988a-b и др.). Особенно важны были работы, продемонстрировавшие (уже на новом уровне детальности морфологического описания) важность признаков торакальных конечностей Chydoridae (Smirnov, 1966). В обобщающей монографии по Chydoridae мира Смирнов (1971a) рассмотрел ряды изменчивости большинства признаков хидорид, как широко, так и слабо используемых в систематике.

Подсемейство Chydorinae семейства Chydoridae в конце XX века было группой Anomopoda, наиболее активно изучаемой систематиками-морфологами (Смирнов, 1971a; Frey, 1980a-b, 1982a-b, d-f, 1988a-b; Alonso, 1987, 1988, 1990, 1996). Это во многом связано с ценностью остатков Chydorinae в донных отложениях озер для палеолимнологических реконструкций (Frey, 1959, 1960, 1962a-b, 1964, 1986; Смирнов, 2010; Smirnov, 2011; Smirnov, Elías-Gutiérrez, 2011). К сожалению, после смерти Дэвида Фрая в 1993 году ревизия различных таксонов подсемейства была в значительной степени свернута. Современные исследователи, за исключением крайне ограниченного круга авторов (Smirnov, 1996a-b; Chiambeng, Dumont, 2004; Smirnov et al., 2006; Smirnov, 2007; Van Damme, Dumont, 2007; Kotov, 2008a; Kotov, Sheveleva, 2008; Kotov, Ferrari, 2010; Kotov et al., 2010; Van Damme, Dumont, 2010; Котов, Синев, 2011; Котов и др., 2011), не касаются этого большого подсемейства с крупными родами *Chydorus* Leach, 1816 и *Pleuroxus* Baird, 1843, систематика которых остается запутанной. Отметим, что некоторые данные Фрая (Frey, 1993, 1995, 1998) были опубликованы после его смерти, и работа по публикации его наследия еще не закончена. В частности, в его архиве (The Smithsonian Institute, Washington D.C., USA) хранится практически полностью подготовленная рукопись, посвященная ревизии австралийского рода *Rak* и первой находке его представителей в Южной Африке (R. Shiel, личное сообщение).

Гудец (Hudec, 2010) в ходе ревизии кладоцер Словакии предложил новый род *Mixopleuroxus* для единственного вида *M. striatoides*. Однако этот шаг представляется довольно сомнительным, поскольку данный вид, скорее всего, относится к роду *Disparalona* группы *hamata*, чем и объясняются его отличия от видов *Pleuroxus* s. str. Также Гудец (Hudec, 2010), ревизуя исключительно европейских представителей рода *Alonella*, предложил выделение подрода *Nanoalonella*, включающего к настоящему времени единственный вид *Alonella* (*N.*) *nana*. Правомочность этого шага требует специальной проверки, особенно если учесть, что неевропейские виды рода не были учтены в отношении распределения по подродам.

Ныне особенно интенсивно исследуется другое подсемейство хидорид, Aloninae, причем бóльшая часть публикаций исходит от представителей двух научных школ, Н.Н. Смирнова (ИПЭЭ РАН), к которой принадлежу и я, и А. Дюмона (Гент, Бельгия). В составе Aloninae было ревизовано в объеме мировой фауны несколько родов: *Camptocercus* (Smirnov, 1998; Sinev, 2011), *Kurzia* (Hudec, 2000; Kotov, 2004), *Kozhowia* (Kotov, 2000a), *Leydigiopsis* (Sinev, 2004d), *Leberis* (Sinev et al., 2005), *Leydigia* (Kotov, 2008; Kotov, Alonso, 2010), *Nicsmirnovius* (Chiambeng, Dumont, 1999; Van Damme et al., 2003), *Alonopsis* (Sinev, Atroshenko, 2011). Показаны различия между двумя широко распространенными видами рода *Acroperus* Палеарктики (Sinev, 2009b) и описан новый вид из Южной Америки (Sinev, Elmoor-Loureiro, 2010).

Продолжаются усилия по ревизии обширного рода *Alona*, для которого число переописываемых и новых видов стремительно нарастает преимуще-

ственно благодаря активной деятельности А.Ю. Синева (Sinev, 1997, 1999, 2004c; Sinev, Kotov, 2000, 2002; Синев, 2002; Sinev et al., 2005a-b, Sinev, 2006; Sinev, Coronel, 2006; Sinev, Sanoamuang, 2007; Sinev, 2008, 2009a, c, 2012; Sinev et al., 2009; Sinev, Elmoor-Loureiro, 2010; Sinev, Kotov, 2012; Sinev et al., 2012) и К. Ван Дамме (Van Damme, Dumont, 2008d; Van Damme, 2010; Van Damme et al., 2011). Однако впереди еще много работы по переописанию формальных таксонов, что подтверждает недавно составленный проверочный список таксонов *Alona* s.lat. (Van Damme et al., 2010).

В составе Aloninae за последние 15 лет установлено 19 новых родов: *Nicsmirnovius*, *Karualona*, *Parakozhowia*, *Unapertura*, *Australospilus*, *Pseudomonospilus*, *Armatalona*, *Miralona*, *Parvalona*, *Maraura*, *Ovalona*, *Geoffreya*, *Matralona*, *Phreatalona*, *Anthalona*, *Brancelia*, *Nedorchynchotalona*, *Acanthalona*, *Extremalona* (Chiambeng, Dumont, 1999; Dumont, Silva-Briano, 2000; Kotov, 2000; Smirnov, 2001b; Sinev et al., 2007; Van Damme et al., 2008c; Van Damme et Dumont, 2009; Van Damme et al., 2009, 2011; Kotov et al., 2010, 2011; Van Damme, Sinev, 2011; Sinev, Kobayashi, 2012; Sinev, Shiel, 2012; полные названия таксонов см. в алфавитном указателе).

Также переописаны несколько маргинальных видов *Alona* s.lat., претендующих на выделение в отдельные роды (Sinev et al., 2004). В ближайшее время из рода *Alona* предполагается выделить еще несколько новых родов (А.Ю. Синев, К. Ван Дамме, личные сообщения). В течение конца XIX — большей части XX века в этот род помещали все виды, которые не подходили под диагнозы других родов алонин. В конце XX—начале XXI века систематика еще более усложнилась вследствие явного преобладания «дробительских» тенденций. Ряд недавно установленных таксонов ранга рода был «выщипнут» из группы *Alona* s.lat. на основании аутапоморфий, являющихся бесполезными для понимания положения таксона на филогенетическом дереве группы. Никакой филогенетической реконструкции для Aloninae не было выполнено. В итоге, в настоящее время крайне трудно (или просто невозможно) сформулировать диагноз *Alona* s.str.

В самое последнее время подвергнут полной ревизии в объеме мировой фауны род *Eurycercus*, установлен ряд новых видов, а несколько таксонов еще ожидают своего описания (Беккер, 2011, 2012; Bekker et al., 2010, 2012).

Новый этап начался в 70-80-х годах XX века и в изучении семейства Macrothricidae (Сергеев, 1970, 1971, 1972; Fryer, 1974; Смирнов, 1976; Smirnov, Timms, 1983). Важнейшим шагом в сторону понимания морфологической организации и систематики этой группы стала монография Смирнова (Smirnov, 1992b), ознаменовавшая начало нового этапа в ревизии семейства. В этой книге проведено описание нескольких видов из малых родов *Ophryoxus* и *Streblocerus*, значительной ревизии подвергся род *Macrothrix*. Однако автором было признано, что среди представителей последнего рода остается немало сомнительных, слабо изученных форм с широкими ареалами.

После выхода упомянутой выше монографии (Smirnov, 1992b), была опубликована серия статей с детальными описаниями новых видов и переописанием "традиционных" и забытых форм. Особенностью нового этапа явилась концентрация исследователей преимущественно на тропических и субтропических формах, а также на видах из горных водоемов различных континентов (Ciros-Pérez et al., 1996; Ciros-Pérez, Elías-Gutiérrez, 1997; Kotov, 1999b; Silva-Briano et al., 1999; Elías-Gutiérrez, Smirnov, 2000; Dumont et al.,

2002; Kotov et al., 2005a-b; Kotov, 2008b). Лишь одна работа автора данной книги охватывает все субантарктические острова и южные оконечности континентов (Kotov, 2007b). Существенным вкладом в изучение морфологии макротрицидоподобных Anomopoda, а также их систематики и филогении, стала диссертация М. Сильва-Бриано (Silva-Briano, 1998). К сожалению, только отдельные положения этой большой рукописи опубликованы.

Ранее систематика рода *Macrothrix*, включающего в себя более половины видов семейства, была названа "безнадежной" (Löffler, 1968, P. 148), но в настоящее время она уже далека от этого состояния. Напротив, данный род можно отнести к сравнительно хорошо изученным, хотя его ревизия еще далека от завершения. Например, в настоящее время я располагаю пробами с как минимум двумя новыми видами рода *Macrothrix*, ждущими своего описания. Радикальной ревизии, несомненно, требуют многочисленные австралийские представители рода.

Серьезной ревизии подверглось семейство Ilyocryptidae с единственным родом *Ilyocryptus*. В течение большей части XX века авторы оперировали только пятью видами, пока Смирнов (1976) не продемонстрировал, что их разнообразие было явно недооценено. С тех пор было найдено несколько новых (Štifter, 1988; Paggi, 1989, 1992; Cervantes-Martínez et al., 2000; Kotov, Timms, 1988; Kotov, Tanaka, 2004) и переописано несколько несправедливо забытых (Štifter, 1988; Kotov, 2000c; Kotov, Williams, 2000; Kotov, Štifter, 2006) таксонов. В последней ревизии было указано 28 видов, из них три — с региональными подвидами (Kotov, Štifter, 2006). Однако за последующие семь лет описано уже несколько новых таксонов (Kotov, Elmoor-Loureiro, 2008; Jeong et al., 2012) и найдены популяции, потенциально представляющие собой новые виды (Van Damme et al., 2011). В моем распоряжении имеется дополнительный материал по нескольким новым, еще неописанным, видам рода *Ilyocryptus*.

Успехи последних лет в изучении семейства Daphniidae в целом гораздо скромнее. Полной ревизии в объеме мировой фауны подвергся род *Simocephalus* (Orlova-Bienkowskaja, 1995, 1998, 2001). Отдельные усилия по изучению *Ceriodaphnia* (Berner, 1985, 1986, 1987) пока не вылились в ревизию систематики рода, которая представляется необходимой (Смирнов и др., 1995; Коровчинский, 1992). В области изучения систематики родов *Scapholeberis*, *Megafenestra* и *Ceriodaphnia*, весь современный прогресс сводится к достаточно подробным описаниям центральноевропейских (Hudec, 2010) и среднеазиатских (Rakhmatullaeva, Mirabdullaev, 1998; Berner, Rakhmatullaeva, 2001) популяций, которые могут быть использованы для сравнения с таковыми из других районов Евразии.

В последнее время переописан ряд видов Moinidae и установлено несколько новых таксонов (Мирабдуллаев, 1992; Mirabdullaev, 1993, 1998; Alonso, 1996; Martínez-Jerónimo et al., 2004; Kotov et al., 2005a; Van Damme et al., 2008a), к сожалению, эти усилия не сопровождались глобальной ревизией групп видов и родов. Вкладом последних лет в систематику семейства стала монография Гудеца (Hudec, 2010), в которой он подразделил европейских представителей рода *Moina* на два подрода: *M.* (*Moina*) и *M.* (*Exomoina*). Второй подрод характеризуется лабрумом с развитым, выступающим передне-брюшным углом, наличием двух покоящихся яйц в эфиппиуме и наличием развитого экзоподита на первом торакоподе самца. Дюмон и др. (Dumont et al., 2013) признали подроды по Гудецу самостоятельными

родами, и добавили к ним еще один род, *Micromoina*. Однако данная классификационная схема представляется мне излишне дробной, к тому же, ее правомочность не проверена на многочисленных неевропейских видах.

Прогресс, достигнутый в самое последнее время в изучении Anomopoda, закреплен в ряде монографий по фаунам обширных регионов, в т.ч. России и сопредельных стран (Смирнов и др., 1995), Испании (Alonso, 1996), Центральной Европы (Flössner, 2000). Гудец (Hudec, 2010) опубликовал книгу о ветвистоусых ракообразных Словакии. Общая часть этой монографии весьма кратка, однако, в книге приводятся хорошие описания и многочисленные реалистичные и подробные рисунки всех кладоцер страны. Как и в книге Алонсо (Alonso, 1996), высокий уровень описаний Гудеца позволяет установить факты неправильного определения им некоторых видов. Например, "*Leydigia acanthocercoides*" (Hudec, 2010, p. 344-346, Fig. 85) несомненно, таковой не является, а, по-видимому, принадлежит к описанному из Испании таксону *L. iberica* (Kotov, Alonso, 2010). Возможность подобной переоценки статуса того или иного таксона из того или иного региона по его описаниям и рисункам из некой публикации (в данном случае, книги Гудеца) свидетельствует о высоком качестве последней. Следует сказать, что именно книга Гудеца должна рассматриваться как последнее, наиболее важное обобщение по кладоцерам Центральной Европы. Однако ее вряд ли стоит использовать как единственное пособие для определения кладоцер Европейской России.

Отметим, что на современном уровне изучен фаунистический состав Южной Мексики, Белиза и Гватемалы (Elías-Gutiérrez et al., 1999, 2006), Бразильского Пантаналя (Hollwedel et al., 2003), Камеруна (Chiambeng, Dumont, 2005), Таиланда (Maiphae et al., 2005), Северо-Западной Монголии (Flössner et al., 2005). В последнее время значительный прогресс достигнут в изучении Дальнего Востока России (Котов, Синев, 2011; Котов и др., 2011). Важной частью инвентаризации фаун является составление проверочных списков видов для ряда территорий (Smirnov, 1995, 2008; Chatterjee et al., 2012).

Неравномерность изученности разных семейств Anomopoda. Главной особенностью изучения Anomopoda и всех Cladocera конца XX—начала XXI века является значительная неравномерность, когда подавляющее большинство исследователей различных направлений занималось (и занимается) изучением лишь одного рода *Daphnia* (Peters, De Bernardi, 1987). Именно представители рода *Daphnia* в данный момент стали модельным объектом экологических (Гиляров, 1987, 1990; Edmondson, 1987; Larsson, Dodson, 1993; Lampert, 2011), физиологических (Pirow et al., 1999a-b; Smirnov, 2013), токсикологических (Braudo, 1987; Sobral et al., 2001), генетических (Hebert, 1987a-c; Colbourne et al., 1997; Hebert, Taylor, 1997; Vergilino et al., 2009; Ebert, 2011; Colbourne et al., 2011) и многих других исследований. *Daphnia* — одно из главных действующих лиц "экологической эры" (по терминологии Эдмондсона (Edmondson, 1987)) в современной науке. Однако систематикой (хотя бы в какой-то мере) интересуются лишь немногие исследователи кладоцер, в то время как бóльшая их часть имеет смутное представление о морфологии и таксономии представителей рода.

Морфология и систематика *Daphnia* изучается преимущественно в связи с их значимостью как модельных объектов. Эти исследования зачастую проводятся специалистами, изначально весьма далекими от систематики

(например, генетиками). Так, большой цикл исследований *Daphnia* при помощи биохимических методов проведен П. Эбером, его учениками и коллегами (Hebert, 1987a-c; Hebert, Finston, 1993, 1996, 1997; Hebert et al., 1993, 1999; Colbourne et al., 2006). К сожалению, описания новых видов, выделяемых преимущественно на основе их генетических отличий, не сопровождались адекватными описаниями морфологии, а в некоторых случаях не типифицировались. В результате деятельность данных специалистов не прояснила, а, наоборот, запутала систематику некоторых групп видов рода *Daphnia*. Установление видовой принадлежности *Daphnia* с помощью генетических методов для повседневного определения видов в настоящий момент реально только для специалистов западных стран, имеющих должным образом оснащенные лаборатории и достаточное финансирование для такого рода работ. Несмотря на то, что генетические методики становятся все более дешевыми, генетическая систематика во многом остается доступной лишь избранным исследователям, а не рутинным общепринятым методом.

Морфологическая систематика рода *Daphnia* так и остается во многом неразработанной и запутанной, хотя в изучении ряда групп видов в конце XX—начале XXI веков был достигнут явный прогресс. После работ Д. Брукса (Brooks, 1953a, b), вылившихся в полезную ревизию рода *Daphnia* Северной Америки (Brooks, 1957), усилия по изучению морфологии и систематики рода на этом континенте были во многом свернуты до 90-х годов XX века. В то же время, некоторые виды с других континентов были изучены относительно подробно. В Европе род *Daphnia* ревизовался, в первую очередь, благодаря усилиям Д. Флёсснера (Floessner, 1972, 2000), в Южной Америке — Х. Пагги (Paggi, 1977, 1996, 1999), в Австралии — Дж. Бензи (Benzie, 1986a-b, 1987, 1988a-c). Испанские *Daphnia* подробно изучены Алонсо (Alonso, 1996). Гудец (Hudec, 2010) привел хорошие описания представителей рода из Словакии и заключил, что для Центральной Европы необходимо рассматривать в качестве валидных больше видов из группы *D. pulex* в широком понимании, чем это делают генетики, в частности, валидными являются *D. brevispina* и *D. tatrensis* (Hudec, 2010).

Существенным этапом для понимания морфологии и системы рода *Daphnia* (и всех Daphniidae) стала диссертация С.М. Глаголева (1986), имевшая целью ревизию палеарктических представителей рода. Эта работа сопровождалась детальным переописанием морфологии отдельных видов, оценкой места рода *Daphnia* в системе Daphniidae, реконструкцией облика предка *Daphnia*, сравнительным анализом разнообразия строения основных морфологических структур в пределах рода, семейства Daphniidae и всего отряда Anomopoda. К сожалению, лишь немногие положения этой диссертации опубликованы (Глаголев, 1983а-б, 1984). Краткий ключ для палеарктических видов рода появился в последнем определителе кладоцер России (Смирнов и др., 1995).

В последнее время большинство авторов признает необоснованность выделения рода *Daphniopsis*. На самом деле виды этого "рода" — это крупные представители *Daphnia* со слабо выраженным рострумом и без хвостовой иглы, относящиеся к подроду *Ctenodaphnia* (Глаголев, 1986; Fryer, 1991b; Benzie, 2005; Adamowicz et al., 2009).

Недавняя книга Бензи (Benzie, 2005), посвященная мировой фауне *Daphnia*, является лишь компиляцией и содержит ряд неточностей (Floessner,

2005; Taylor, личное сообщение). Необходимость полной морфологической и таксономической ревизии рода (включающего по моим подсчетам более 300 формальных таксонов видовой группы) стала очевидной ныне для широкого круга исследователей.

Недостаточность изученности морфологии Anomopoda. Именно недостаточная изученность морфологии многих представителей отряда является до сих пор главным препятствием для широких сравнений и обобщений. Уровень исследованности морфологии многих представителей Anomopoda (в том числе, многих видов активно изучаемого рода *Daphnia*) все еще мало отличается от уровня работ конца XIX—начала XX столетия (Sars, 1885, 1896; Lilleborg, 1901; Behning, 1912). Даже многие европейские виды описаны недостаточно детально, и часто не удается на основании описаний и рисунков установить наличие (или отсутствие) некой структуры у конкретного животного. Во многом плохой изученности ветвистоусых ракообразных способствовала также обычная практика изображения животного только с боковой стороны (на что ранее справедливо указал Коровчинский (1992)). Например, при таком подходе авторы пропускают наличие роговидных боковых выростов на створках (иногда очень мощных!), характерных для ряда видов из разных семейств (см. далее). Особенно плохо исследованы самцы и эфиппиальные самки, обычно лишь периодически появляющиеся в популяциях.

К настоящему времени стало очевидным, что ранее в качестве самостоятельных видов было описано множество региональных, экологических, сезонных и других морф Anomopoda, в первую очередь в планктонных родах *Daphnia* и *Bosmina*. На основании единичных признаков, различий в длине антенн I и мукро, только в Палеарктике были установлены десятки таксонов видового и подвидового рангов *Bosmina* (*Eubosmina*) (Rühe, 1912; Lieder, 1957, 1996). На самом деле, морфология как мукро, так и антенн I, настолько вариабельна, что вообще не может быть использована в систематике (Taylor et al., 2002). Мало того, на территории Европы генетическими методами определен лишь единственный вид из этого подрода, *B. coregoni* Baird, 1857, все остальные "виды" — это, скорее всего, лишь морфы последнего (Haney, Taylor, 2003), хотя данный вопрос и требует дальнейшего изучения.

Положение дел в систематике многих групп Anomopoda осложнила популярная теория их космополитического распространения, но 70-е годы XX столетия были отмечены ее решительным пересмотром (Frey, 1982c, 1987a, c). В результате, многие формы, распространение которых ранее считалось всесветным, были признаны группами близких видов, а иногда даже родов (см. обзоры Коровчинского (Коровчинский, 1992; Korovchinsky, 1996)). Поэтому многие виды, для которых предполагается космополитическое распространение, ныне воспринимаются исследователями как объекты будущих ревизий. Отметим, что наравне с локально распространенными видами существуют и виды с очень широкими ареалами, например, *Ilyocryptus spinifer* (Kotov, Dumont, 2000) или ряд видов рода *Simocephalus* (Orlova-Bienkowskaja, 2001).

По подсчетам Коровчинского (Korovchinsky, 1996) из 568 видов ветвистоусых ракообразных, рассматриваемых в качестве валидных к 1996 году, лишь 129 видов (17%) были описаны полно и адекватно, и 146 — относительно хорошо, в то время как описания более половины видов были не-

адекватны и не соответствовали современному уровню изученности. Причем среди Daphniidae и Chydoridae таковых была лишь половина от общего числа, среди Bosminidae, Moinidae и Ilyocryptidae — еще меньше, а среди Macrothricidae не было ни одного (!) вполне "надежного" вида (Korovchinsky, 1996). За последние десять лет ситуация изменилась в лучшую сторону, хотя у систематиков еще много работы.

К сожалению, в настоящее время лишь немногие исследователи участвуют в изучении морфологии Anomopoda разных семейств и предоставляют достаточно детальные описания новых таксонов (Paggi, 1992, 1996, 1999; Silva-Briano, 1998; Dumont, Silva-Briano, 2000; Smirnov, 1992b, 1996a-b, 2001b, 2007; Sinev, 2004a-d, 2009a-c, 2011, 2012; Van Damme, Dumont, 2008a-d, 2010; Van Damme et al., 2003, 2005, 2007a-b, 2011). Но поскольку Anomopoda относительно немногочисленны (540 видов и подвидов по подсчетам Форро с соавторами (Forró et al., 2008), к 2013 году эта цифра увеличена до примерно 600, см. Kotov, 2013), уровень изученности их морфологии за последнее десятилетие заметно вырос. Положительным следствием этого явилось прояснение систематики некоторых крупных родов Anomopoda, у которых она ранее признавалась запутанной, таких как *Alona*, *Macrothrix*, *Ilyocryptus*, *Simocephalus* (см. выше).

Однако немало проблем, связанных с неполнотой описаний видов предыдущими авторами, все еще сохраняется, особенно в области изучения самцов.

1.2. Макросистема и филогения Anomopoda

Название Anomopoda для данной группы ветвистоусых ракообразных было предложено великим норвежским карцинологом Г.О. Сарсом (Sars, 1865), рассматривавшим Anomopoda как одну из двух триб дивизиона Calyptomera (включавшего также трибу Ctenopoda), противопоставленного дивизиону Gymnomera (с трибами Haplopoda и Onychopoda). Ныне Anomopoda, Ctenopoda, Haplopoda и Onychopoda рассматриваются в ранге отрядов (Fryer, 1987a-b). Дюмон и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998, P. 119) назвали Anomopoda "истинными водяными блохами", акцентируя внимание на том, что наши представления о ветвистоусых ракообразных (водяных блохах) связаны именно с этой группой.

По-видимому, первое филогенетическое дерево Anomopoda было изображено Герриком (Herrick, 1884), оно воспроизведено здесь на Рис. 3-А. Некоторые принципы построения эволюционных деревьев конца XIX века ныне представляются наивными. Например, Геррик рассматривал один современный род (*Moina*) в качестве предка всех Anomopoda (за исключением *Bosmina*), что по современным представлениям предполагает глубокую парафилию первого, и т.д. Отметим, что в те времена Moinidae не рассматривались в ранге отдельного семейства, так что предком всех Anomopoda рассматривался один из родов Daphniidae! Мало того, по мнению Геррика, Ctenopoda также произошли от *Moina*, то есть от Anomopoda. Однако ему удалось предвосхитить некоторые выводы последующих авторов.

Авторы начала—середины XX века (Sars, 1916; Wagler, 1927; Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964) были единодушны в том, что в состав отряда

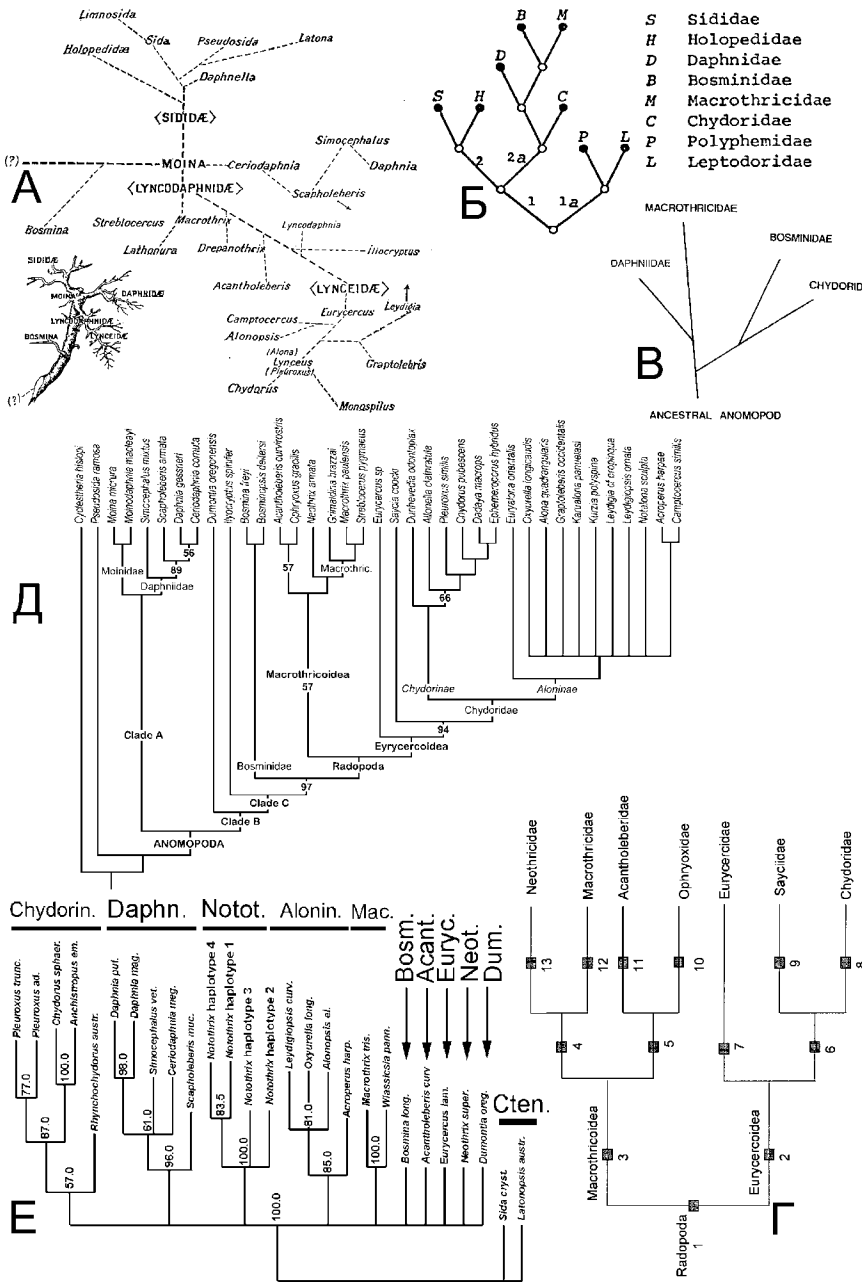


Рисунок 3. Некоторые предыдущие филогенетические реконструкции:
А — Herrick, 1884; Б — Cotterman, 1982; В — Fryer, 1995; Г — Dumont, Silva-Briano, 1998; Д — Elmoor-Loureiro, 2004b; Е — Van Damme et al., 2007a.

Anomopoda входит только четыре больших семейства: 1) Daphniidae; 2) Bosminidae; 3) Macrothricidae; 4) Chydoridae.

В начале XX века Мейснер (1903) на основании сравнительного анализа морфологии конечностей двух родов Bosminidae, *Bosminopsis* и *Bosmina*, предложил выделить первый род в специальное семейство Bosminopsidae, но это мнение не нашло поддержки у Бенинга (Behning, 1912). В дальнейшем вопрос о сборности Bosminidae не обсуждался в западной литературе вследствие незнания работы Мейснера, вышедшей в малоизвестном издании, но в отечественной — неоднократно признавался открытым для обсуждения (Рылов, 1950; Мануйлова, 1964; Коровчинский, 1992).

Дальнейших попыток установления каких-либо новых таксонов ранга семейства в пределах Anomopoda не было сделано до конца 60-х годов XX века, когда Гоулден (Goulden, 1968) ревизовал роды *Moina* и *Moinidaphnia* и предложил вывести их из состава Daphniidae в особое семейство Moinidae. Однако выделение последних в отдельное семейство нашло среди последующих авторов как сторонников (Flössner, 1972; Смирнов, 1976, Margaritora, 1985; Смирнов и др., 1995; Alonso, 1996; Dumont et al., 2013), так и противников (Fryer, 1991b, 1995). В последней сводке по ветвистоусым ракообразным Moininae рассматриваются в ранге подсемейства семейства Daphniidae (Dumont, Negrea, 2002).

Дюмон и Пэнсер (Dumont, Pensaert, 1983) предложили выделить внутри семейства Daphniidae подсемейство Scapholeberinae для двух родов, *Scapholeberis* и *Megafenestra*. При этом объем подсемейства Daphniinae s.str. не был обрисован до самого последнего времени (Dumont, Negrea, 2002).

Фрай (Frey, 1967) разделил семейство Chydoridae на четыре подсемейства: Chydorinae, Aloninae, Eurycercinae и Sayciinae. Ни у кого из последующих авторов (Смирнов, 1971a; Smirnov, 1996a; Dumont, Silva-Briano, 1998) не возникло никаких сомнений в целесообразности этого шага. На кладограмме Ульсена (Olesen, 1998) представители Aloninae оказались парафилетической группой, но последнее молекулярно-генетическое исследование филогении Chydoridae подтвердило монофилию всех подсемейств (Sacherová, Hebert, 2003). Недавно подсемейство Aloninae было подразделено на две трибы, Alonini и Indialonini (Kotov, 2000d).

Еще Курц (Kurz, 1875) предложил выделение единственного рода *Eurycercus* в отдельное подсемейство Chydoridae, что было поддержано Фраем (Frey, 1967) и Смирновым (1971). Дюмон и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998) предложили повысить ранг таксона до самостоятельного семейства, и такое понимание Eurycercidae в настоящее время практически общепринято.

Вольтерек (Woltereck, 1920) предположил, что род *Bosmina* произошел от *Chydorus*-подобного предка, однако, каких-либо строгих доказательств этому приведено не было. По Коттерман (Cotterman, 1982), ближайшими родственниками Bosminidae являются Macrothricidae (Рис. 3-Б).

В течение XX века постепенно сформировалось мнение о Macrothricidae как наиболее примитивной группе Anomopoda. Особенно горячим сторонником этой идеи стал Фрайер (Fryer, 1974, 1991b, 1995). Именно под влиянием этих представлений, реконструированный автором (Fryer, 1995) предок Anomopoda имеет явный макротрицидоподобный облик. При этом автор заключил, что Bosminidae — родственники Chydoridae, а Macrothricidae — Daphniidae (Рис. 3-В). Но уже в конце XX века примитивность

Macrothricidae была поставлена под сомнение (Dumont, Silva-Briano, 1998; Olesen, 1998; Elmoor-Loureiro, 2004b, 2005).

Рядом исследователей (Wingstrand, 1978; Макрушин, 1985б; Dumont, Silva-Briano, 1998; Olesen, 1998; Elmoor-Loureiro, 2004b) высказывалась мысль о парафилии и даже полифилии Macrothricidae. Вингстранд (Wingstrand, 1978) проанализировал строение спермиев и тип сперматогенеза у разных Anomopoda и пришел к выводу, что у *Ophryoxus* они мало чем отличаются от таковых других Anomopoda (Daphniidae, Chydoridae), в то время как у *Ilyocryptus* и *Streblocerus* — весьма специфичны. Автором в некоторых случаях были найдены существенные отличия и в строении спермия у разных видов одного рода, например, *Moina*. Однако вариабельность признаков спермия внутри таксонов Cladocera различного ранга представляется мне слишком сильной, что делает их малопригодными для каких-либо филогенетических заключений.

Макрушин (1985б) показал, что по способу образования эфиппиума и по особенностям его строения, среди Macrothricidae выделяется пять групп родов. В целом, имеются роды более близкие к Daphniidae или Chydoridae, степень различия эфиппиумов разных Macrothricidae примерно соответствует или даже превышает таковую внутри отдельных семейств (Chydoridae и Bosminidae).

Смирнов (1976) справедливо отметил разнородность Macrothricidae и, хотя не нашел причин для рассмотрения данного семейства в качестве сборной группы, подразделил его на подсемейства: Macrothricinae (для 9 родов), Ilyocryptinae (для единственного рода *Ilyocryptus*), Acantholeberinae (для единственного рода *Acantholeberis*) и Ophryoxinae (для родов *Ophryoxus* и *Parophryoxus*). Им же впоследствии статус Ilyocryptidae был повышен до отдельного семейства (Smirnov, 1992b). Этот шаг вызвал полное понимание во всех последующих публикациях, мало того, был найден ряд серьезных аргументов, что Ilyocryptidae — группа филогенетически удаленная от истинных Macrothricidae (Dumont, Silva-Briano, 1998; Dumont, Negrea, 2002; Kotov, Štifter, 2006).

Ульсен (Olesen, 1998), на основании кладистического анализа ряда родов, признал Macrothricidae-подобных Anomopoda (*Macrothrix*, *Streblocerus*, *Drepanothrix*, *Lathonura*) ближайшими родственниками Daphniidae-Moinidae. По его мнению, эта группировка поддержана двумя синапоморфиями: изогнутым протоподитом антенны II и числом торакальных конечностей, сокращенным до пяти. Если первый признак выглядит субъективным, то применение второго вызывает полное недоумение, поскольку пять пар торакоподов имеют подавляющее большинство Anomopoda.

Попытка более глубокого глобального пересмотра системы Anomopoda была выполнена Дюмоном и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998) на основании анализа строения торакальных конечностей. Эти авторы предложили объединить всех Anomopoda с восемью скребущими щетинками на торакоподе II (в качестве основного признака), а также хорошо выраженными внешней и внутренней долями торакопода I и гнатобазой торакоподов III-IV слитой с "эндитом" (= внутренне-дистальной частью торакальной конечности) в подотряд Radopoda. При этом альтернативных подотрядов создано не было, и прочие таксоны Anomopoda классифицированы не были.

Согласно взглядам Дюмона и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998), две группы Chydoridae, рассмотренные Фраем (Frey, 1967) в ранге подсе-

мейств, получили ранг отдельных семейств (Sayciidae и Eurycercidae), хотя и было подтверждено, что Chydoridae, Sayciidae и Eurycercidae — ближайшие родственники. Бывшее семейство Macrothricidae оказалось разбитым на четыре независимых семейства. Авторы не только поддержали выделение Ilyocryptidae в отдельное семейство, но и предложили повысить ранг других подсемейств, установленных Смирновым (1976) до независимых семейств (Acantholeberidae и Ophryoxidae). Мало того, в отдельное семейство Neothricidae был выведен род *Neothrix*, признаки которого (а именно, отсутствие коготков на постабдомене и выталкивающих крюков на торакоподе I) уникальны для Anomopoda.

Также Дюмоном и Сильва-Бриано продемонстрировано, что Macrothricidae в их новом понимании все еще гетерогенны, поэтому вполне возможно их дальнейшее дробление на Macrothricinae s.str. и "non-Macrothricinae". При этом авторы сочли, что Moinidae не могут претендовать на статус самостоятельного семейства, а должны рассматриваться в пределах Daphniidae. Помимо этого было сделано предположение, что семейство Bosminidae состоит в отдаленном родстве с Ilyocryptidae (Dumont, Silva-Briano, 1998, P. 119). Также все хидоридоподобные и все макротрицидоподобные животные (Ilyocryptidae не входят в состав последних) были признаны родственниками (Dumont, Silva-Briano, 1998). При этом Дюмон и Сильва-Бриано объединили первых в надсемейство Eurycercoidea, а вторых — в надсемейство Macrothricoidea (название последнего приводится в оригинальной орфографии). Отображение филогенетического дерева Anomopoda по Дюмону и Сильво-Бриано приведено здесь на Рис. 3-Г.

К сходным выводам пришла и Элмур-Лоурейро (Elmoor-Loureiro, 2004b). Однако ее работа значительно уступает таковой Дюмона и Сильва-Бриано, поскольку была выполнена с использованием множества сомнительных признаков (зачастую сильно варьирующих в пределах анализируемых родов и семейств), почерпнутых из литературных источников и малообоснованных идей о гомологии частей торакальных конечностей. К тому же, каждое семейство было представлено произвольным набором видов, в то время как другие виды (и роды) были исключены из филогенетического анализа. А если бы они были включены, то их признаки явно конфликтовали бы с таковыми, признававшимися Элмур-Лоурейро синапоморфиями многих клад. При этом индекс консистентности дерева и статистическая поддержка ветвей в рамках бутстреп-теста понизились бы катастрофически. Никакие полученные таким образом группы ни в коем случае нельзя назвать кладами (монофилетическими группами), они глубоко парафилетичны по определению, поскольку не включают в себя бóльшую часть таксонов (см. отображение обсуждаемого дерева на Рис. 3-Д, однако, следует принять во внимание, что только группировка всех Chydoridae и клады Radopoda + Bosminide была хорошо поддержана статистически, все остальные ветви имели недопустимо низкую поддержку в бутстреп-тесте).

Все сделанные к настоящему времени попытки молекулярно-генетических реконструкций филогении Anomopoda следует признать сугубо предварительными. И даже совсем не из-за неправдоподобности выводов (чем часто грешат молекулярные биологи, не имеющие базового зоологического образования). К настоящему моменту не подобрано праймеров для анализа последовательностей генов, которые обеспечат на дереве статистически достоверные поддержки группировки родов и семейств. А об-

суждать клады на ранее построенных деревьях, не имеющие надежной статистической поддержки (De Waard et al., 2006; Stenderup et al., 2006; Richter et al., 2007), не имеет смысла. Отметим лишь 100% поддержку группировки всех Anomopoda, и 100% поддержку группировки всех родов Daphniidae (De Waard et al., 2006; Stenderup et al., 2006).

В работе Ван Дамме и др. (Van Damme et al., 2007a) на "филогенетическом газоне" (Рис. 3-E) (поскольку группировки семейств друг с другом поддержаны не были) четко обозначились монофилетические Daphniidae, монофилетические Chydoridae (без Eurycercidae) с хорошо поддержанными подсемействами. Macrothricidae (без Neothricidae, Acantholeberidae и Gondwanotrichidae) также оказались монофилетичны, но, к сожалению, только два рода, *Macrothrix* и *Wlassicsia*, были включена в анализ. Еще раз отметим, что никаких родственных связей между семействами установлено не было.

В последней сводке по Branchiopoda (Dumont, Negrea, 2002) приведена классификация Anomopoda, являющаяся несколько усовершенствованным вариантом системы Дюмона и Сильва-Бриано, согласно которой в составе Anomopoda выделяется 10 семейств:

1. Семейство Daphniidae Straus, 1820 (emend. Schoedler, 1858):
   A. Подсемейство Daphniinae Straus, 1820;
   B. Подсемейство Scapholeberinae Dumont et Pensaert, 1983;
   C. Подсемейство Moininae Goulden, 1968;
2. Семейство Bosminidae Baird, 1845 (emend. Sars, 1865);
3. Семейство Ilyocryptidae Smirnov, 1976;
4. Семейство Eurycercidae Kurz, 1875;
5. Семейство Sayciidae Frey, 1967;
6. Семейство Chydoridae Dybowski et Grochowski, 1894 (emend. Stebbing, 1902):
   A. Подсемейство Chydorinae Dybowski et Grochowski, 1894;
   B. Подсемейство Aloninae Frey, 1967;
7. Семейство Ophryoxidae Smirnov, 1976;
8. Семейство Acantholeberidae Smirnov, 1976;
9. Семейство Macrothricidae Norman et Brady, 1867:
   A. Подсемейство Macrothricinae;
   B. Подсемейство "non-Macrothricinae";
10. Семейство Neothricidae Dumont et Silva-Briano, 1998.

Однако у исследователей в области морфологии и систематики Anomopoda еще много работы, что подтверждает недавняя находка *Dumontia oregonensis*, обитателя временных водоемов из пустынь Орегона, заполняемых водой лишь раз в несколько лет, правомерно отнесенной авторами к отдельному семейству Dumontiidae (Santos-Flores, Dodson, 2003). К сожалению, описание данного животного не соответствовало современным стандартам, и недавно к нему были добавлены некоторые важные детали, например, показано, что так называемый «шестой торакопод» в первоописании является, на самом деле, лишь частью пятой торакальной конечности (Van Damme et al., 2008b).

Напротив, описание типового вида другого нового семейства, Gondwanotrichidae, было выполнено тщательно и адекватно (Van Damme et al., 2007a-b). Изначально был установлен род *Notothrix* Damme, Shiel et Dumont, 2007, но он оказался младшим омонимом другого таксона — тур-

беллярии *Notothrix* Hicman, 1955, и название было заменено на *Gondwanothrix*. Этот обитатель юго-западной Австралии имеет в целом макротрицидоподобный облик, но выделяется рядом весьма архаичных черт строения. Отметим, что авторы настаивают на окончании "trichidae", а не "thricidae" в названии семейства, в отличие от остальных семейств, названия которых ошибочны с точки зрения грамматики латинского языка. Но, исключая Gondwanotrichidae, названия всех остальных семейств приводятся мной в традиционном написании, во избежание немыслимой путаницы в случае изменения названий всех остальных семейств на "грамматически корректные".

1.3. Изучение эмбрионального развития Anomopoda и других Cladocera

Имеется множество свидетельств того, что наблюдения за развитием морфологических структур в эмбриогенезе различных животных могут быть полезным для их гомологизации, а выявление различий в позднем эмбриогенезе различных групп может дать существенный вклад в прояснение степени их родства (Беклемишев, 1994). Хотя Биогенетический Закон Геккеля-Мюллера "в исходном виде не признается современной биологической наукой" (http://ru.wikipedia.org), на смену ему приходят другие не менее умозрительные конструкции (например "модель песочных часов", см. Kalinka et al., 2010; Kalinka, Tomancak, 2012), также предполагающие консервативность эмбрионов и оправдывающие попытки найти гомологии между различными структурами разных животных, анализируя их эмбриогенез. Собственно, на этом основано все большое направление исследований экспрессии гомеобоскных генов у различных членистоногих.

К сожалению, эмбриологические данные редко используются для обсуждения морфологии кладоцер (Dejdar, 1930; Глаголев, 1983а). Лишь немногие из исследователей ветвистоусых ракообразных касались позднего эмбриогенеза (Grobben, 1879; Baldass, 1941). В понимании Ивановой-Казас (1979), ранний эмбриогенез у членистоногих заканчивается формированием зародышевой полоски. Этот период — лишь малый отрезок в развитии зародыша. Эмбриологов обычно интересовали самые ранние этапы эмбриогенеза, которые у Cladocera и прочих ракообразных сходны, поскольку в большей степени зависят от объема желтка в яйце, чем от систематического положения объекта (Anderson, 1973; Иванова-Казас, 1979). Более поздние стадии (поздний эмбриогенез) описывались в основном с целью периодизации онтогенеза для экологических или физиологических целей (Fox, 1948; Hoshi, 1950, 1951; Green, 1956a, 1965; Esslová, 1959; Berril, Henderson, 1972; Shuba, Costa, 1972; Kankaala, Wulf, 1980; Naraki et al., 2013). Иногда прослеживалась судьба в эмбриогенезе глазка, глаз (Löpmann, 1937), нервной системы и некоторых других органов (Иванова-Казас, 1979). При этом исследование эмбриогенеза ветвистоусых ракообразных и других Branchiopoda традиционно велось в двух направлениях, развивавшихся до последнего времени в отрыве одно от другого.

Исследование отдельных стадий. Гистологическое исследование эмбриогенеза Anomopoda путем приготовления срезов отдельных стадий и последующей реконструкции по ним прошедших между стадиями измене-

ний впервые выполнено Гроббеном (Grobben, 1879). После серии классических эмбриологических работ, не утративших своего значения в настоящее время (Grobben, 1879; Samassa, 1893a-c; Lebedinsky, 1891; Cannon, 1921; Wotzel, 1937; Baldass, 1941; Kaudewitz, 1950), интерес к подобным исследованиям был утрачен. Однако впоследствии Глаголев (1986) впервые применил сканирующий электронный микроскоп (СЭМ) для исследования отдельных стадий эмбриогенеза *Daphnia* (Anomopoda), чем открыл новый этап в данном направлении.

В последнее время СЭМ особо широко используется для изучения эмбрионов Gymnomera (Onychopoda + Haplopoda) (Olesen, 1998, 2003; Olesen et al., 2003). Особо важным является тот факт, что членистые торакоподы у рачков этих двух отрядов закладываются совершенно аналогично таковым у Anomopoda и Ctenopoda с листовидными, нечленистыми конечностями (Olesen et al., 2001). Членистая торакальная конечность хищных Gymnomera несомненно произошла из филлоподии. Ранее Старобогатов (1986) на основании различий в строении торакоподов гимномер и прочих Branchiopoda заключил, что Haplopoda и Onychopoda ближе к Cephalocarida и Remipedia, чем к Branchiopoda. Ныне ясно, что это мнение было ошибочным.

Отметим, что одновременно с изучением эмбриогенеза кладоцер, с конца 90-х годов XX века Ульсеном (с соавторами) начата программа изучения личиночного и эмбрионального развития различных Branchiopoda (Müller et al., 2003, 2004; Olesen, 2005, 2007, 2009; Olesen, Grygier, 2003, 2004), базирующаяся на изучении отдельных стадий онтогенеза под сканирующим электронным микроскопом.

В самое последнее время эмбриогенез Anomopoda стал объектом исследований с применением новейших имунно-цитохимических методик (Shiga et al., 2002; Olesen et al., 2001, 2003; Sagawa et al., 2005; Eriksson et al., 2013). Также предпринимаются первые попытки применения для изучения отдельных стадий эмбриогенеза кладоцер лазерного конфокального микроскопа (Kirsch, Richter, 2007). Отметим, у некоторых других групп ракообразных при помощи этого метода изучено развитие целого ряда анатомических и морфологических структур (Wolff, 2010), что еще предстоит сделать исследователям кладоцер.

Наблюдения *in vitro*. Второе направление исследований базируется на том факте, что эмбриогенез большинства Cladocera (и большинства Anomopoda) проходит в выводковой сумке матери, где эмбрион не получает никакого питания (Smirnov, 2013). Извлеченный из сумки эмбрион успешно развивается вне её. Базируясь на этой особенности онтогенеза кладоцер, Рамуль (Ramul, 1926) предложил методику выращивания зародыша *in vitro*. Впоследствии она была усовершенствованна Обрешкове и Фрэзером (Obreshkove, Fraser, 1940) и неоднократно применялась в работе с Anomopoda для наблюдения за общей сменой стадий в их онтогенезе (Fox, 1948; Hoshi, 1950, 1951; Green, 1956a, 1965; Esslová, 1959; Berril, Henderson, 1972; Shuba, Costa, 1972). При таком подходе непрерывности наблюдения за развитием зародыша "приносится в жертву" детальность описания отдельных стадий.

Подробные наблюдения за развитием эмбрионов *in vitro* были возобновлены в конце XX века при непосредственном участии автора (Котов, 1995a, 2001; Kotov, 1996a, 1997a; Kotov, Boikova, 1998, 2001). В ходе изучения Anomopoda и Ctenopoda нескольких видов было показано, что немедленно

по выходе из выводковой сумки эмбрион линяет (Kotov, 1997a). При этом выход из выводковой сумки не означает завершения развития и не сопровождается какими-либо изменениями морфологии, новорожденное животное — не более чем эмбрион последнего возраста. Именно в ходе линьки происходит трансформация эмбриона в молодую особь первого ювенильного возраста. Животное до линьки можно называть "новорожденным", а к первому постэмбриональному возрасту этот термин уже неприменим. Ранее нерешенность вопроса о наличии или отсутствии указанной линьки привела к противоречиям в периодизации индивидуального развития в разных семействах Anomopoda, а также терминологической путанице (Kotov, 1997a).

В настоящее время также изучается влияние на эмбриональное развитие гормонов и их аналогов, например, антиэсдизостероида фенаримола, вызывающего тератологические изменения морфологии эмбрионов (Mu, Leblanc, 2002).

Необходимость сочетания двух методов. Каждый из двух описанных выше подходов имеет недостатки. Так, подробное исследование отдельных стадий не гарантирует аккуратности реконструкции событий между ними. Именно поэтому до конца XX века не были исследованы эмбриональные линьки, и не был решен важный для периодизации онтогенеза вопрос о наличии последней линьки. В то же время, наблюдения за зародышем *in vitro* не могут обеспечить такой степени подробности, как СЭМ или гистологические методы. Для успешного изучения развития конечностей Cladocera высокая разрешающая способность СЭМ (дающая возможность изучения каждой отдельной щетинки) может быть признана важнейшим фактором.

Как представляется, для полноценного анализа эмбриогенеза Anomopoda (и других групп Cladocera) требуется сочетание наблюдений за развитием зародышей *in vitro* и изучения отдельных стадий при помощи СЭМ.

1.4. Выведение Cladocera из покоящихся яиц

По-видимому, методика выведения кладоцер из покоящихся яиц была впервые предложена работавшим в России К. Сент-Илером (1860) (см. Коровчинский, 2012), однако, наибольшую известность метод получил благодаря активным усилиям Сарса (Sars, 1885, 1888, 1896, 1901 и др.). Для последнего выведение рачков из высушенного ила и последующее культивирование в лаборатории стало основным источником получения информации о морфологии, жизненном цикле и фаунистическом составе кладоцер неевропейских местообитаний. Именно в результате изучения животных, выведенных из покоящихся яиц, Сарсом были описаны многочисленные новые таксоны из Африки, Австралии, Южной Америки.

К сожалению, данный метод редко применялся последующими авторами, на что справедливо указали Ван Дамме и Дюмон (Van Damme, Dumont, 2010). Но именно выведение из покоящихся яиц дает наиболее полную оценку биологического разнообразия ветвистоусых ракообразных и некоторых других планктонных и бентосных животных того или иного водоема (Vanderkerkhove, 2004), поскольку в разовых пробах за тот или иной сезон и/или год представлена лишь часть (иногда незначительная!) видов, встречающихся в водоеме. Причем разговор идет не только о водоемах экзотических стран, но, в первую очередь, о "хорошо изученной" Европе.

Также, к сожалению, культивирование ветвистоусых ракообразных проводится практически исключительно для задач экспериментальных наук, хотя его применение представляет большой интерес и для "классической" зоологии.

1.5. Заключение главы

Таким образом, за последнее время (и особенно за последнее десятилетие) появились новые результаты по морфологии, систематике, индивидуальному развитию и филогении Anomopoda, нуждающиеся в систематизации и обобщении. При этом важно, что такое обобщение должно проводиться без учета значения (или отсутствия значения) того или иного признака для систематики. Цель моей работы состояла в выявлении эволюционно-морфологических и филогенетических закономерностей развития ветвистоусых ракообразных отряда Anomopoda и проведении ревизии их макросистемы.

Задачами работы было:

1. Провести оригинальное сравнительное исследование основных морфологических структур Anomopoda разных семейств и их развития в онтогенезе.
2. Провести гомологизацию основных элементов морфологии представителей разных семейств и родов на основе данных по сравнительной морфологии и эмбриональному развитию.
3. Исследовать ископаемых Anomopoda и других ветвистоусых ракообразных.
4. Реконструировать филогению отряда Anomopoda на уровне семейств с использованием эволюционно-систематического и кладистического подходов.
5. Определить филогенетическое положение Anomopoda среди Cladocera.
6. Провести ревизию макросистемы отряда Anomopoda.

Глава 2. Материал и методика

Практическая часть данной работы складывалась из двух основных частей: изучения фиксированного материала (или отпечатков в случае с ископаемыми) и лабораторных наблюдений за онтогенезом рачков.

2.1. Изучение фиксированного материала

Материалом для первой части работы послужили около 5 тысяч планктонных, прибрежных и бентосных проб с различными видами Anomopoda из водоемов всех континентов, хранящихся в коллекции автора, а также полученных из различных музеев мира (Рис. 4). Около 2.5 тысяч проб было собрано автором в ходе различных экспедиций, в том числе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке России, в США, Мексике, Белизе, Гватемале, Таиланде, Китае, Южной Корее, Монголии и Эфиопии. Дополнительные пробы получены от многочисленных российских и зарубежных коллег. Пробы собирали при помощи планктонных сетей и сачков разнообразных конструкций и фиксировали в 4% формалине с добавлением сахарозы или в 96% спирте.

Считается, что для исследования под сканирующим электронным микроскопом пробы, изначально залитые спиртом, плохо подходят из-за значительной обезвоженности при фиксации и, вследствие этого, непрочности покровов рачков. Видимо, оптимальной для морфологического анализа следует признать методику, когда изначально проба фиксируется в формалине, а через некоторое время (не менее недели) переносится в спирт. Таким образом, удается избежать и последующего общения с канцерогенным формалином.

Пробы разбирали под бинокулярным микроскопом при малом увеличении, каждого представителя отряда Anomopoda в пробе определяли как минимум до рода, определение заносили в базу данных. Представителей интересующих родов и видов выбирали поштучно из проб пипеткой и помещали в капли глицерина для изучения под оптическим микроскопом при разных увеличениях. Рисунки выполняли при помощи рисовальных аппаратов различных типов.

Конечности вычленяли под бинокулярным микроскопом и переносили со стекла на стекло при помощи вольфрамовых игл, заточенных электрогальваническим способом (Dumont, Negrea, 2002), которые впервые были введены в обиход исследователей Cladocera Д. Фраем. При этом сначала каждую отпрепарированную конечность перемещали иглой на отдельное предметное стекло в каплю глицерина, накрывали покровным стеклом с очень маленькими пластилиновыми "ножками" и прорисовывали общую форму, расположение щетинок и т.д. Впоследствии объект сдавливали (путем расплющивания "ножек") и исследовали вооружение каждой щетинки, которое на несдавленном объекте обычно недостаточно хорошо различимо.

Часть материала подготавливали для просмотра и съемки на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) методом лиофильной сушки (с предыдущей многократной отмывкой от фиксатора в дистилляте) или "критической точки" (Балашов, Леонович, 1984; Миронов и др., 1994).

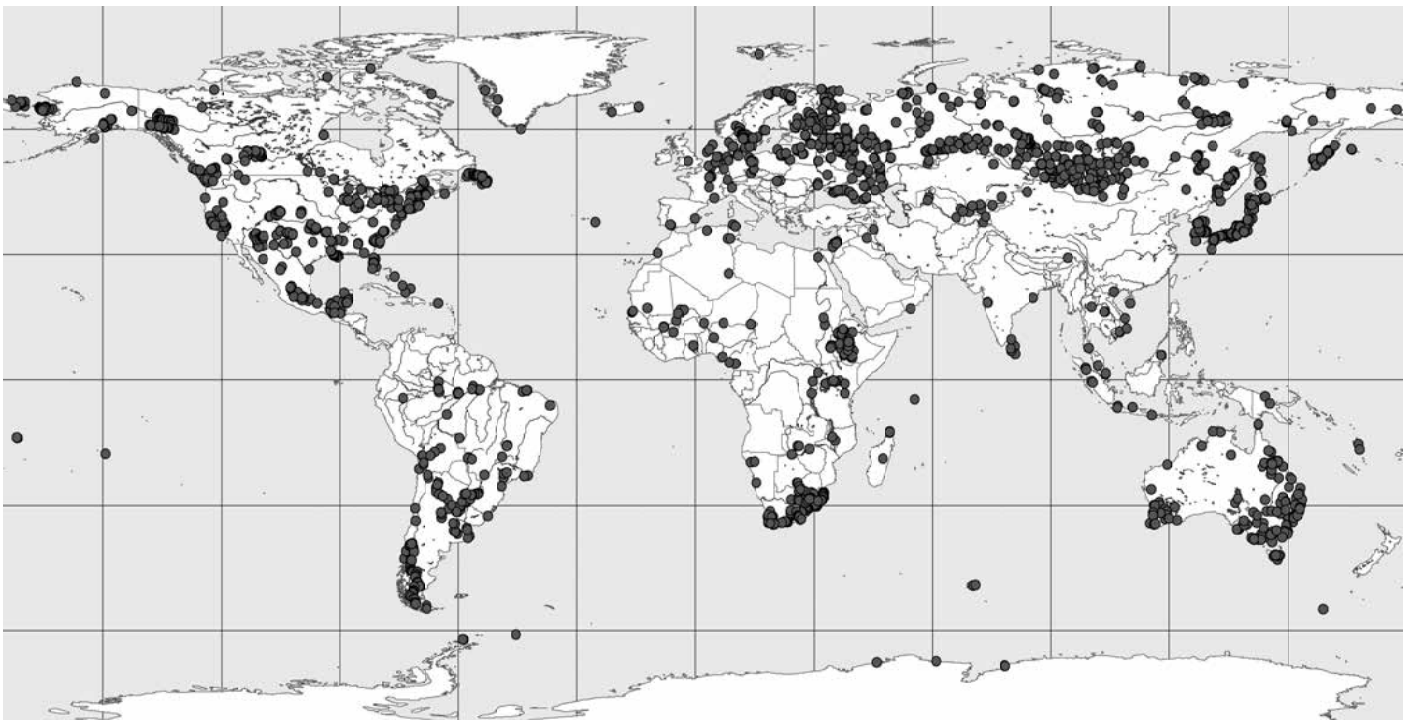


Рисунок 4. Местонахождения, пробы из которых находились в распоряжении автора.

Сушка из гекса-метилдисилазана (HMDS) — распространенный современный метод (Braet et al., 1997; Oshel, 1997), впервые примененный к кладоцерам Лафоршем и Толлрианом (Laforsch, Tollrian, 2000). По мнению последних, фиксация рачков путем помещения их на 4 сек. в микроволновую печь (что может быть сделано только в лаборатории) и последующего немедленного перенесения в 70% спирт дает меньше артефактов, чем формалиновая фиксация). В последующем материал переносится из 70% спирта в 70% ацетон (водяной раствор, ацетон в такой концентрации смешивается с водой), затем проводится в ацетоновой серии с возрастающей концентрацией до 100% ацетона, который замещается на HMDS, после чего рачки высушиваются их жидкого состояния в эксикаторе с хлористым кальцием или другим гигроскопичным реагентом (этот вариант является разновидностью "сушки на воздухе"). Сравнение разных методов сушки привело к закономерному выводу о том, что появление артефактов более зависит от качества фиксации и от несоблюдения методики, а не от метода сушки. В случае адекватно зафиксированного формалином материала, сушка из HMDS не имеет никаких преимуществ перед лиофилизацией (что и было ожидаемо, поскольку последний метод не дает артефактов в случае высушивания объектов с очень мягкими покровами, например, икры рыб и т.д. (Миронова и др., 1994)). Поскольку в моем распоряжении имелись преимущественно формалиновые пробы, то лиофильная сушка была более удобной, т.к. она не предусматривает каких-либо проводок, также являющихся потенциальными источниками артефактов.

Высушенных животных приклеивали на алюминиевые столики (их размер и форма несколько отличается у микроскопов разных марок, например, бывают столики с ножкой и без ножки) при помощи электропроводного клея (очень хорошим аналогом последнего является лак для ногтей, но обязательно дорогих марок!) или двустороннего скотча, напыляли золотом и рассматривали под сканирующим микроскопом JEOL-840A или CAMSCAN MB 2300 ИПЭЭ РАН.

Обычно на столик в разном положении приклеивали не менее 20 высушенных различными способами нерасчлененных особей каждого вида. После тотального изучения рачков, их расчленяли под бинокулярным микроскопом при освещении сверху на малом увеличении (используя преимущества фиксированного положения объекта, приклеенного к столику), а отдельные отпрепарированные части переклеивали на новый столик, еще раз напыляли золотом и повторно изучали под СЭМ. При этом у крупных животных (например, *Eurycercus lamellatus*) удавалось вычленить и изучить каждую пару головных и торакальных конечностей.

В ряде случаев готовили полупостоянные препараты, окантовывая покровное стекло, накрывающее каплю глицерина с частью тела животного, быстро застывающим реактивом Gyrex, полностью изолирующим каплю от окружающей среды. Такие препараты сохраняются в течение десятков лет.

При исследовании отпечатков ископаемых кладоцер (полученных из Палеонтологического института РАН), фрагменты породы с ними сначала просматривали под бинокулярным микроскопом для предварительной идентификации, обрезали кусачками под размер столика, приклеивали к последнему при помощи электропроводного клея и напыляли золотом. После изучения под СЭМ напыленные фрагменты отделяли от столиков и возвращали в музей, депонируя их под новыми номерами.

Более 200 видов современных Anomopoda всех семейств (за исключением Dumontiidae) и подсемейств исследовано с разной степенью детальности под СЭМ (имеется более 15 тысяч фотоснимков). Получено также не менее 500 фотографий ископаемых кладоцер. Еще около 1 тысячи фотоснимков современных и ископаемых Cladocera сделаны под оптическим микроскопом при помощи цифровой камеры Olympus CAMEDIA 4000, установленной на микроскопе Olympus CX41.

2.2. Изучение эмбрионов при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ)

Фиксированных эмбрионов представителей разных семейств на различных стадиях развития изучали при помощи СЭМ. Поздних эмбрионов подготавливали для СЭМ методом лиофилизации. Однако ранние эмбрионы окружены двумя яйцевыми мембранами и попытки подготовить их для сканирования методом лиофильной сушки (как и другого стандартного метода, "критической точки") не дают должного результата: при такой подготовке возможно наблюдение лишь отслоившейся внешней оболочки, а не поверхности самого зародыша. Хорошие результаты дало применение простейшей методики высушивания из жидкого состояния (по терминологии Миронова и др. (1994)). Объекты подвергали отмывке от фиксатора в дистиллированной воде, переносили в капле воды на покровные стекла, после чего сушили под настольной лампой. Поскольку сушка идет с поверхности, то в первую очередь испаряется влага из пространства между поверхностью тела эмбриона и отслоившейся внешней мембраной, вследствие чего последняя приклеивается к поверхности эмбриона и полностью его обволакивает. Все детали строения зародыша проступают через тонкую внешнюю мембрану, видны даже мелкие зачатки щетинок конечностей. Сами же покровы округлого раннего эмбриона достаточно упруги и прочны, чтобы противостоять деформирующему влиянию возникающих при сушке сил поверхностного натяжения. Дальнейшие операции с эмбрионами аналогичны таковым со взрослыми рачками (см. выше). Я не нашел серьезных артефактов метода для ранних эмбрионов. В то же время, для поздних эмбрионов этот метод не подходит, поскольку последние сильно деформируются.

2.3. Изучение эмбрионального развития *in vitro*

Наблюдения за онтогенезом рачков разных видов проводили преимущественно на биологической станции "Глубокое озеро" ИПЭЭ РАН (Kotov, Boikova, 1998, 2001). Пробы отбирали в пелагиали или прибрежье водоема при помощи планктонной сетки и переносили в лабораторию. Зрелых партеногенетических самок интересующих видов с эмбрионами в выводковой сумке и со вздутыми яичниками (что свидетельствовало о приближении момента закладки новой порции яиц) отсаживали поштучно при помощи пипетки в маленькие сосуды. После отрождения самкой молоди и закладки партеногенетических яиц новой генерации, ее пересаживали в маленькую чашку Петри и извлекали эмбрионов из ее выводковой сумки. Самку

удаляли из чашки, а эмбрионы оставались в последней до окончания эмбрионального развития. Общую последовательность событий в эмбриогенезе, а также закладку и развитие основных морфологических структур наблюдали *in vitro*.

Для увеличения детальности исследования применяли водоиммерсионный объектив, который опускали непосредственно в экспериментальный сосуд без покровного стекла, что давало увеличение в 600 раз и позволяло различать отдельные клетки (и даже ядра) эктодермы зародышей. Наблюдения проводили через час или два, а в период интенсивного морфогенеза - непрерывно. Зарисовывали каждую стадию при помощи рисовального аппарата, впоследствии эти рисунки использовали для приблизительного определения возраста эмбриона, исследуемого при помощи СЭМ. Таким способом исследовано эмбриональное развитие *Sida crystallina* и *Diaphanosoma brachyurum* (Ctenopoda), *Daphnia hyalina*, *D. galeata*, *Bosmina longirostris* и *B. coregoni kessleri* и *Eurycercus lamellatus* (Anomopoda).

Постадийное развитие групп щетинок на каждой торакальной конечности прослежено в ходе эмбриогенеза крупного рачка *Eurycercus lamellatus.* При этом на ранних стадиях (до закладки глаз) зародышей рассматривали только тотально. У более поздних зародышей вычленяли отдельные конечности. На отделенных торакоподах можно было проследить судьбу каждой щетинки, за исключением очень мелких и многочисленных щетинок фильтрующей пластинки гнатобазы.

2.4. Индуцирование появления самцов ювенильным гормоном

Эксперименты по индуцированию появления самцов нескольких видов кладоцер ювенильным гормоном метил-фарнезоатом (МФ) проводили в лабораторном блоке Университета штата Нью-Йорк в Баффало (SUNY at Buffalo) совместно с американскими коллегами (Kim et al., 2006). Зрелых самок с яйцами разных видов, собранных в природе, отсаживали поштучно в небольшие сосуды. После выхода потомства его удаляли из сосуда, а в сосуд добавляли разные концентрации МФ. Рачков с эмбрионами культивировали при постоянном освещении, температуре 20°С; культура водоросли *Selenastrum capricornutum* была использована в качестве пищи. Новорожденных рачков немедленно переносили в сосуды с водой без МФ. Пол каждого рачка в потомстве определяли под бинокулярным микроскопом уже по достижении им зрелости.

2.5. Кладистика

В случае применения формальной кладистики для филогенетических реконструкций использован пакет PAUP 4.0b10 для 32-битной программы Microsoft Windows (Swofford, 2000). Все трансформационные серии кодированы как ненаправленные (unordered). Филогенетические деревья строили методом максимальной экономии (maximum parsimony), используя алгоритм branch-and-bond, укоренение филогенетических деревьев проводили по внешней группе. Достоверность группирования клад проверяли ис-

пользуя бутстреп-тест (bootstrap test), 100 повторностей. Кладистическая терминология на русском языке в основном приводится по Павлинову (2005).

2.6. База данных по Cladocera

Успеху работы также способствовала база данных по систематике Anomopoda и других Cladocera, их фаунистике, библиографии, коллекциям и т.д. База данных (в формате Microsoft Access 2003) включает в настоящее время более 50 основных таблиц, содержащих более 47 Mb информации.

2.7. Буквенные обозначения на иллюстрациях

aI — антенна I;
aII — антенна II;
acs — внешняя щетинка на торакоподе I (остаток экзоподита);
aes — эстетаски антенны I;
aml — дополнительная щетинка на антенне I самца;
anm — анальный край постабдомена;
ans — анальное отверстие;
apr — абдоминальный вырост;
asp — апикальный шип экзоподита или эндоподита антенны II;
ass — чувствительная щетинка антенны I;
asw — апикальные ("плавательные") щетинки антенны II;
avm — передний край створки;
bas — базальный шип (шипы) на постабдоминальном коготке;
ben — базальный эндит торакопода (разросшийся эндит 2);
brp — выводковая сумка;
bpc — пьедестал постабдоминальных коготков;
bsa — базальный членик антенны II;
cas — хвостовая игла;
cox — коксальная часть антенны II;
cp — карапакс;
crs — поперечные ряды сетул;
dag — дистальное вооружение гнатобазы (то есть щетинки переднего ряда на ней);
dda — дистальный угол постабдомена;
dbs — дистальный шип на базальном членике антенны II;
den — вторичный дистальный эндит торакопода (образованный сросшимися эндитами 3—5);
dhp — дорсальная головная пора (поры);
dlp — дистальный лабральный придаток;
do — дорсальный орган эмбриона;
dss — дистальная чувствительная щетинка на базальном членике антенны II;
dvm — спинной край створок;
e1-5 — эндиты 1—5 на внутреннем крае торакопода;
ejh — выталкивающие крюки торакопода I;

end — эндоподит антенны II;
epp — эпиподит торакопода;
eye — сложный глаз;
exp — экзоподит антенны II;
ext — экзоподит торакопода;
fhp — фронтальная головная пора;
fpl — “фильтруюшая пластинка" гнатобазы, то есть задние щетинки на ней;
gn — гнатобаза (эндит 1) торакопода;
gnp — гонопор на постабдомене самца;
hsm — край головного щита;
hsh — головной щит;
IDL — внутренняя дистальная доля (=эндит 5) торакопода I;
lac — лабральный киль;
lbr — лабрум;
lhp — латеральная головная пора;
lhn — латеральные выросты на лабруме;
lin — латеральные полости на лабруме,
lss — латеральные (“плавательные") щетинки антенны aII;
mI-IV — эмбриональные мембраны I-V;
maj (mar) — мандибулярный сустав;
mhp — главная головная пора (поры);
mnd — мандибула;
mxI — максилла I;
mxII — максилла II;
mz — максиллярная зона эмбриона;
ocl — глазок;
ODL — внешняя дистальная доля торакопода I, остаток экзоподита;
paa — преанальный край постабдомена;
pad — маргинальные зубчики на постанальном крае постабдомена;
pcl — постабдоминальные коготки;
pdm — дистальный край постабдомена;
phv — точка сочленения головного щита и створки;
pep — преэпиподит торакопода;
pgn — парагната;
pod — постабдомен;
pom — постанальный край постабдомена;
pra — преанальный угол постабдомена;
prm — преанальный край постабдомена;
pse — постабдоминальная щетинка;
pvm — задний край створки;
ros — рострум;
saI — сегмент антенн I у эмбриона;
saII — сегмент антенн II у эмбриона;
sls — вторичные шипы на члениках антенны II;
smd — сегмент мандибул у эмбриона;
smxI-II — сегмент максилл I-II у эмбриона;
srs — субмаргинальный ряд сетул на внутренней стороне заднего края створки;
ssc — чувствительные щетинки на коксальной части антенны II;

tlI-VI — торакоподы I-IV;
tsI-VI — торакальные сегменты I-VI;
tz — торако-абдоминальная зона эмбриона;
vmp — брюшной край постабдомена;
vvm — брюшной край створки;
yb — желточные блоки у эмбриона.

Глава 3. Сравнительная морфология Anomopoda

3.1. Детальность описаний как основа сравнительной морфологии

Даже описания, выполненные наиболее известными авторами XIX-XX веков (Sars, 1865, 1901, 1916; Lilljeborg, 1901; Behning, 1912) были далеко не всегда адекватны, а их иллюстрации часто бывали неточными, что, например, было найдено при анализе конечностей рода *Bosmina* (Kotov, 1995, 1997b). Но подобные данные использовались для построения филогении и макросистемы отряда. Например, Мейснер (1903) изучил торакальные конечности *Bosminopsis* и предложил выделить этот род в отдельное семейство, в то время как Бенинг (Behning, 1912) критиковал это мнение, однако, оба автора имели неадекватные представления о строении торакоподов Bosminidae, что *априори* ставит под сомнение объективность их выводов.

Введение новых признаков, про которые предшествующие авторы не знали или которым не придавали должного значения, неоднократно становилось основой для решительного пересмотра систематики ряда групп Anomopoda. Особено нагляден пример введения в систематику Chydoridae признаков головных пор, типа причленения мандибул к головному щиту и особенностей строения экзоподита торакопода IV (Frey, 1959, 1962b, 1967; Smirnov, 1966; Смирнов, 1971a). В настоящее время именно эти признаки признаются наиболее важными для макросистемы группы, а 50 лет назад про них почти ничего не было известно.

Предыдущие попытки использования морфологических признаков ветвистоусых ракообразных для выявления генеалогических связей между таксонами (например, Olesen, 1998, 2000; Elmoor-Loureiro, 2004b, 2005), были уязвимыми для критики (Fryer, 1999, 2001, 2002), в первую очередь, именно в связи с плохой изученностью морфологии многих групп.

Главным источником получения новой информации по морфологии Anomopoda являлось их детальное переисследование, выполненное автором. Основу данной главы составляют оригинальные данные по морфологии, полученные в ходе описаний видов разных семейств, ревизий определенных групп видов, иногда приводившим к описаниям новых таксонов. Для многих представителей Anomopoda мной впервые найдены новые и переописаны плохо изученные ранее важные детали внешнего строения: головные поры, головные и торакальные конечности, постабдомен, специфические структуры самцов, эфиппиумы и др. Глава дополнена данными других исследователей Anomopoda, но я старался "принимать на веру" только заведомо проверенные сведения.

Таким образом, мной проведена ревизия знаний по морфологии Anomopoda, выявлены многочисленные неточности в их предыдущих описаниях, в том числе, сделанные в относительно недавнее время. Подтверждено, что именно строение конечностей наиболее информативно при определении родственных связей отдельных групп Anomopoda и Cladocera в целом (см. признаки, используемые при реконструкции филогении в главе

8 и 9) и совершенствовании классификации таксонов различного ранга, от семейств до групп близких видов.

3. 2. Общее строение тела партеногенетических самок

В данном разделе и ниже (до раздела 3.10) морфология Anomopoda описывается на примере партеногенетических самок. Однако для многих структур не выявлено никакого полового диморфизма, поэтому, если это специально не оговорено в разделах 3.11 и 3.12, данная информация в полной мере касается и гамогенетических самок и самцов.

Размер тела. Anomopoda — это микроскопические ракообразные, длина взрослых особей которых колеблется от 0.22 мм (*Alonella pulchella, A. nana*) до 6 мм (*Eurycercus glacialis*, *E. nigracanthus*) (Рис. 5) и даже больше, как в случае некоторых *Daphnia* из подрода *D.* (*Ctenodaphnia*), если включать в суммарную длину тела длину их хвостовой иглы. Однако в большинстве своем Anomopoda — относительно мелкие животные (менее 1 мм длиной).

Среди представителей обширного (не менее 70 видов (Benzie, 2005), и это число очень сильно занижено!) рода *Daphnia* есть как очень крупные (по меркам Cladocera) виды, как *D. magna* (до 5 мм без учета длины хвостовой иглы) и *D. middendorffiana* (до 4 мм) (Heberrt, 1995; Wilhelm et al., 1998), так и относительно мелкие, как *D. ambigua* (не более 1.3 мм) (Hebert, 1995; Scourfield, 1947).

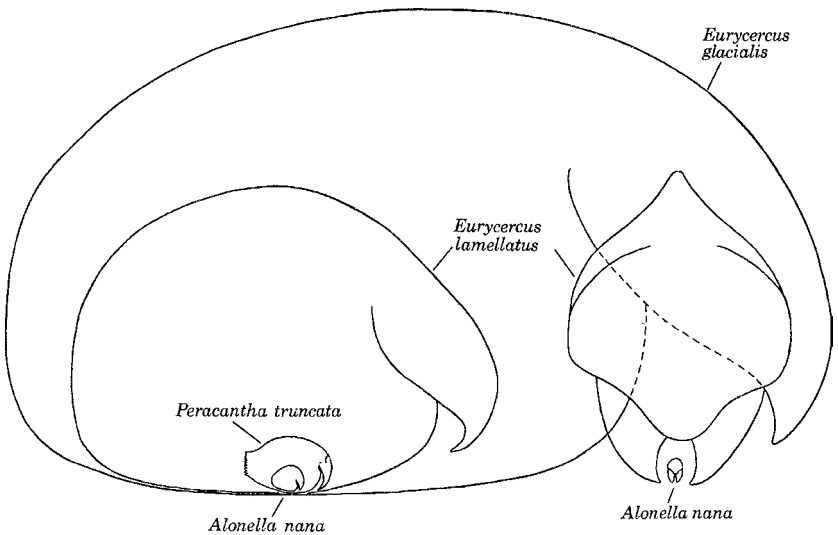


Рисунок 5. Сравнение размера тела четырех представителей Anomopoda, в том числе, наиболее мелкого (*Alonella nana*) и наиболее крупного (*Eurycercus glacialis*) (по: Fryer, 1968).

Сильно колеблется и размер Chydoridae, и это положение осталось в силе даже после выведения из их состава Eurycercidae (Dumont, Silva-Briano, 1998), наиболее крупных Anomopoda. Самые крупные Chydoridae s.str. — это австралийские эндемики *Planicirclus* с максимальной длиной тела до 1.75 мм, что превышает таковую у более примитивно устроенной *Saycia* с размером до 1 мм (Smirnov, 1996a). Однако для большей части Chydoridae характерен размер менее 1 мм. Именно среди представителей этого семейства имеются наиболее мелкие виды Anomopoda (и Cladocera в целом), *Alonella nana* с размером около 0.26 мм и *A. pulchella* — 0.22-0.27 мм (Fryer, 1968; Smirnov, 1996a).

Среди Ilyocryptidae, правомерно рассматриваемых в качестве одной из базальных групп Anomopoda (Fryer, 1974; Смирнов, 1976), размер партеногенетической самки у большей части видов превышает 1 мм, но при этом в группе видов *I. sarsi* максимальная длина тела не более 0.6 мм (Kotov et al., 2002a; Kotov, Štifter, 2006).

Отделы тела. Тело Anomopoda (Рис. 6-17) традиционно принято подразделять на четыре тагмы:

1) Голову с глазком (Рис. 6-17: ocl), сложным глазом (eye), верхней губой (лабрумом) (lbr), несущую парные придатки: антенны I (aI), антенны II (aII), мандибулы (mnd), максиллы I; у немногочисленных представителей во взрослом состоянии имеются и максиллы II; створки карапакса, являющиеся, несомненно, выростом задней части головы (т.е. относящимися к той же тагме), формируют выводковую сумку на спинной стороне (brp);

2) Торакс, несущий 5-6 пар торакальных конечностей (tlI-VI);

3) Абдомен;

4) Постабдомен (pod) с проксимальными постабдоминальными щетинками (pse) и терминальными постабдоминальными коготками (pcl).

Форма тела. Обычно у животного, рассматриваемого сбоку, выделяют спинной край (Рис. 6-17: dvm), задний край (pvm) и брюшной край (vvm) (отметим, что под последним подразумевается обычно брюшной край створки). У некоторых Anomopoda (*Chydorus*, *Daphnia*) задний край не выражен, брюшной край плавно переходит в спинной.

Пропорции тела Anomopoda варьируют в разных семействах (Рис. 18-55), причем, только в некоторых из них можно говорить о характерной для семейства форме тела. У Ilyocryptidae (Рис. 8; Рис. 25-26) тело очень высокое, треугольное, более или менее сжатое с боков, однако, имеется единственное исключение — *I. elegans* с "макротрицидным", относительно вытянутым телом (Paggi, 1992). У Acantholeberidae и Ophryoxidae (Рис. 10-11; Рис. 27) тело, напротив, длинное, низкое.

В пределах наиболее многочисленных семейств, Daphniidae (Рис. 6, 18-22), Macrothricidae (Рис. 13-14; Рис. 27-34) и Chydoridae (Рис. 17, 39-54), имеются виды и роды с весьма разнообразной формой тела, от сильно сжатого с боков, например, *Daphnia* (Рис. 18-19), *Moinodaphnia* (Рис. 23), *Bunops* (Рис. 29), *Acroperus*, *Camptocercus* (Рис. 51), *Celsinotum* (см. Sinev, Elmoor-Loureiro, 2010), до очень широкого, например, у *Onchobunops* (Рис. 29), и практически шарообразного, например, у *Chydorus* (Рис. 39-44) и некоторых *Ceriodaphnia* (Рис. 22). У большинства Bosminidae тело относительно высокое и слабо сжатое с боков (Рис. 35; Рис. 37), но имеется единственное исключение, *Bosminopsis negrensis*, скорее напоминающий по форме тело *Daphnia*. У некоторых *Bosmina* спинная часть тела несет боль-

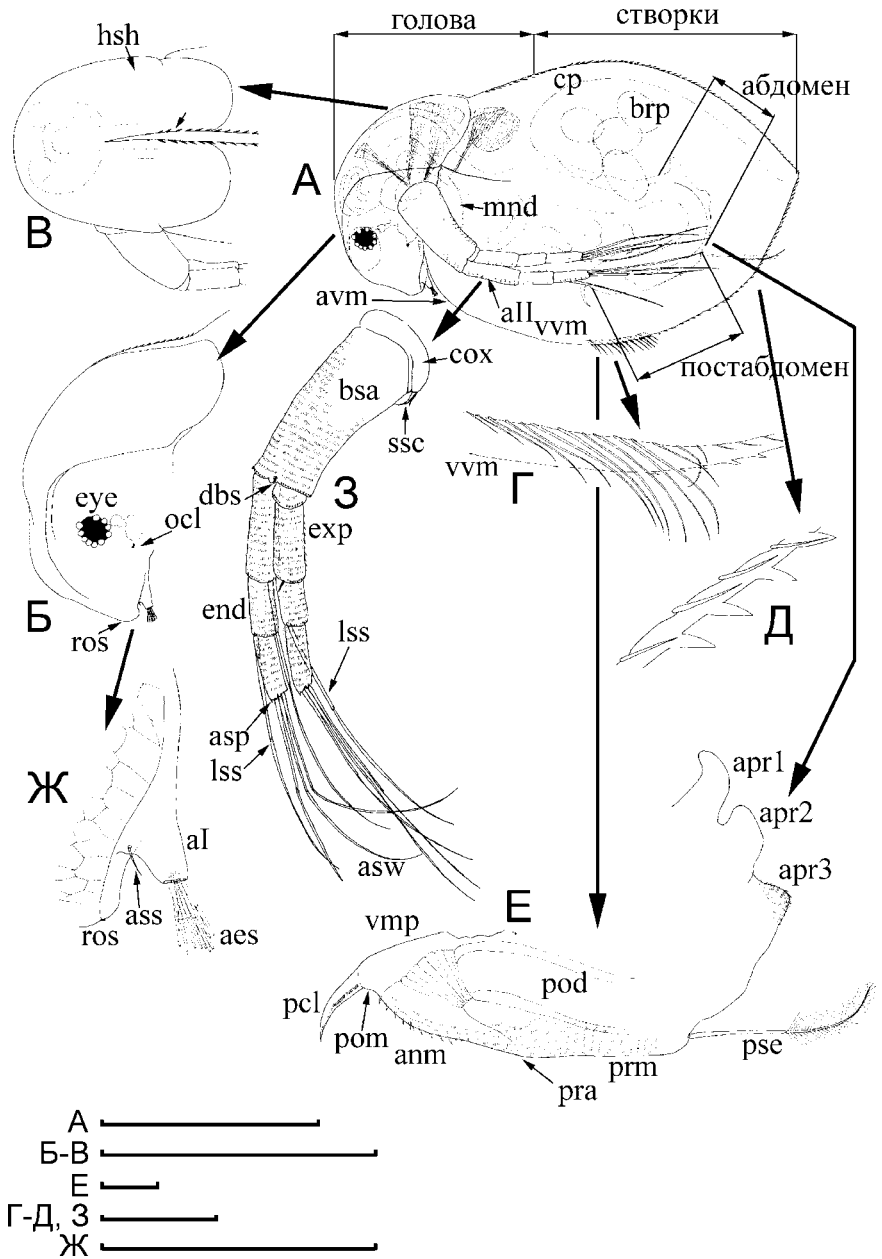


Рисунок 6. Партеногенетическая самка *Daphnia paggii* (Daphniidae):
А — общий вид; Б-В — голова, вид сбоку и сверху; Г-Д — вооружение брюшного и задне-брюшного края створки; Е — постабдомен; Ж — антенна I; З — антенна II. Масштаб: А-В — 1 мм; Г-З — 0.1 мм. (по: Kotov et al., 2010, иллюстрация значительно переработана).

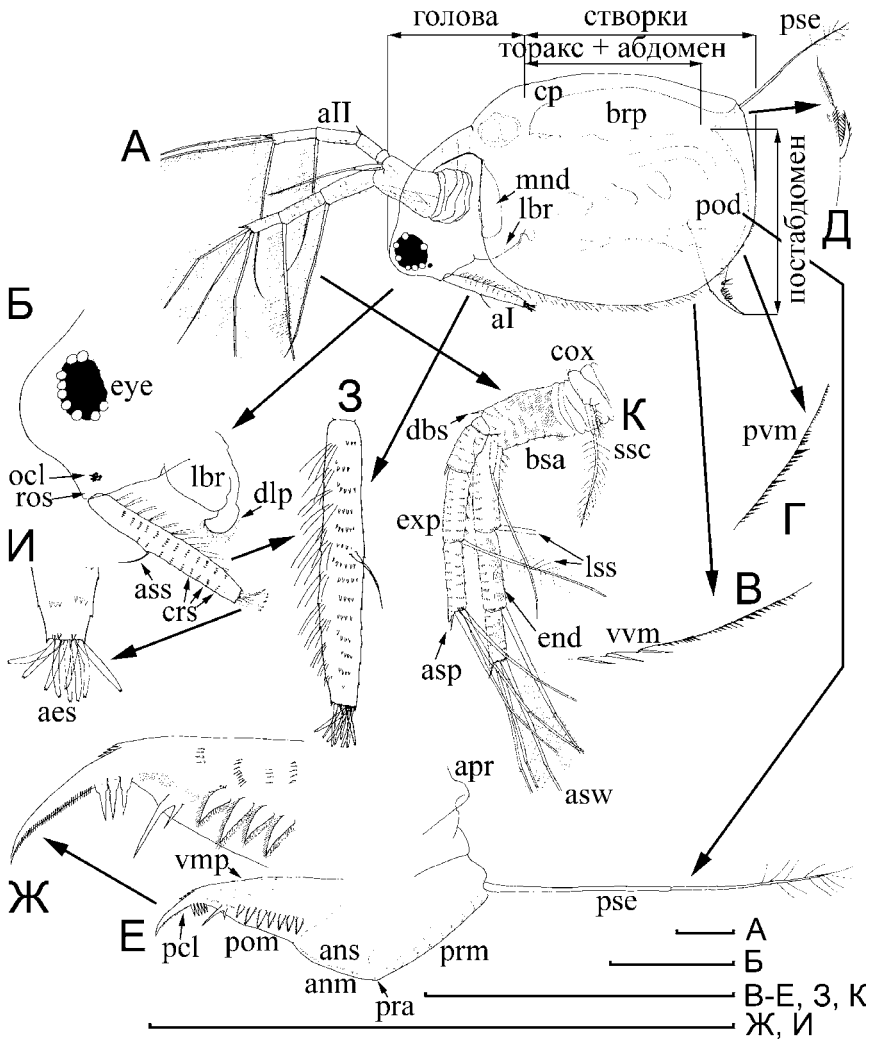


Рисунок 7. Партеногенетическая самка *Moina dumonti* (Moinidae):
А — общий вид; Б — голова, вид сбоку; В-Д — вооружение задне-брюшного, заднего края створки и задне-спинного угла створки; Е-Ж — постабдомен и постабдоминальный коготок; З-И — антенна I и ее дистальная часть; К — антенна II. Масштаб: 0.1 мм. (По: Kotov et al., 2005, иллюстрация значительно переработана).

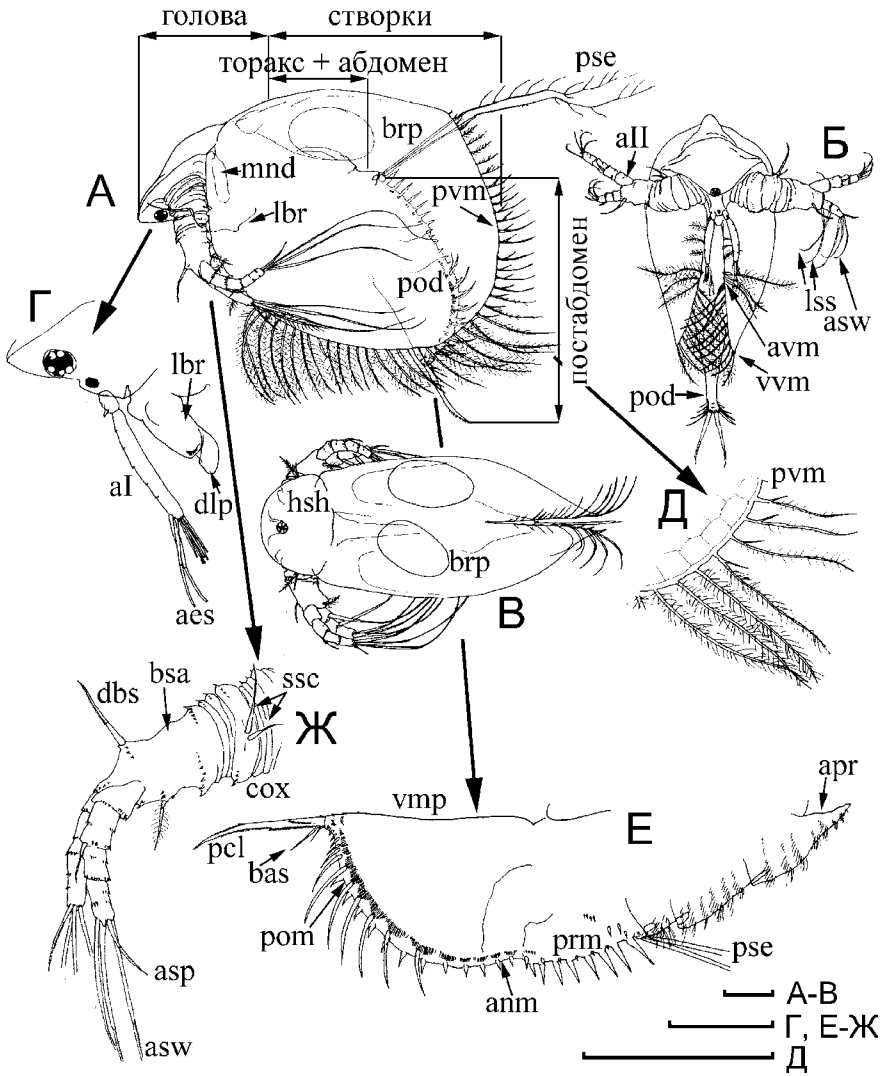


Рисунок 8. Партеногенетическая самка *Ilyocryptus agilis* (Ilyocryptidae):
А — общее строение, вид сбоку, спереди и сверху; Г — голова; Д — вооружение задне-брюшной части створки; Е — постабдомен; Ж — антенна II. Масштаб: 0.1 мм. (По: Kotov, 1999, иллюстрация значительно переработана).

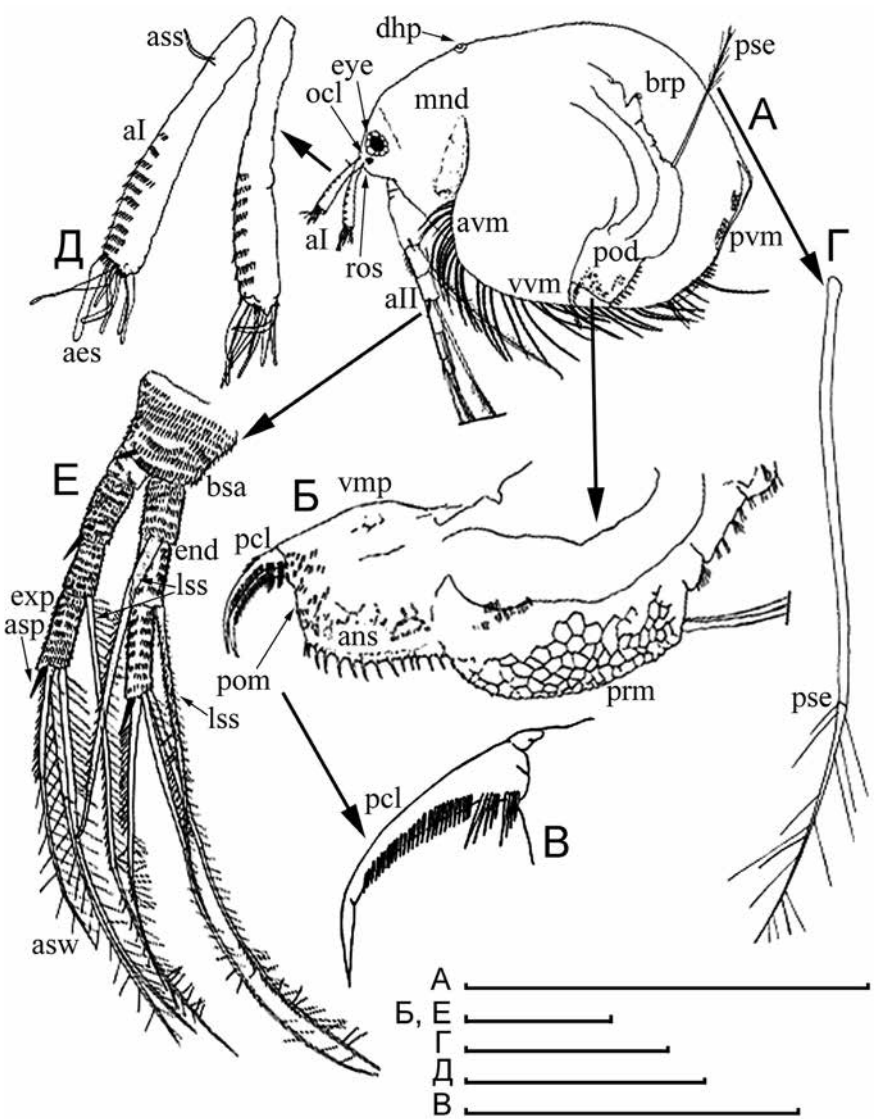


Рисунок 9. Партеногенетическая самка *Dumontia oregonensis* (Dumontiidae): А — общее строение, вид сбоку; Б-Г — постабдомен, постабдоминальный коготок и постабдоминальная щетинка; Д — антенна I; Е — антенна II. Масштаб: А — 1 мм; Б-Е — 0.1 мм. (По: Santos-Flores, Dodson, 2003 с моими обозначениями).

шой горб (Рис. 35-36). Для ряда видов планктонных родов *Daphnia* и *Bosmina* отмечена значительная внутривидовая, меж- и внутрипопуляционная одномоментная и сезонная изменчивость формы тела (Lieder, 1996; Benzie, 2005), см. главу 6. Отдельные морфы отличаются настолько сильно, что были описаны как виды или подвиды. В значительно менее выраженной форме подобная изменчивость отмечена и у некоторых литоральных животных, например, у *Acroperus* (Sinev, 2009b).

У Moinidae форма тела зависит от числа и размера эмбрионов в выводковой сумке, поскольку в случае их большого числа и размера последняя сильно раздувается (Рис. 24-В-Г). Для многих представителей Anomopoda характерна значительная возрастная (Рис. 32; Рис. 55) изменчивость формы тела, см. далее.

Выросты тела. У представителей разных семейств на спинной стороне тела имеется медиальный киль, иногда мощно развитый (Kotov, 2008a). У разных Chydoridae он присутствует как на голове, так и на створках (*Acroperus*, *Camptocercus*) (Рис. 51-Д-Ж), у других — только на створках, например, у *Graptoleberis* (Рис. 53-Д-Е). Среди Macrothricidae киль по всей

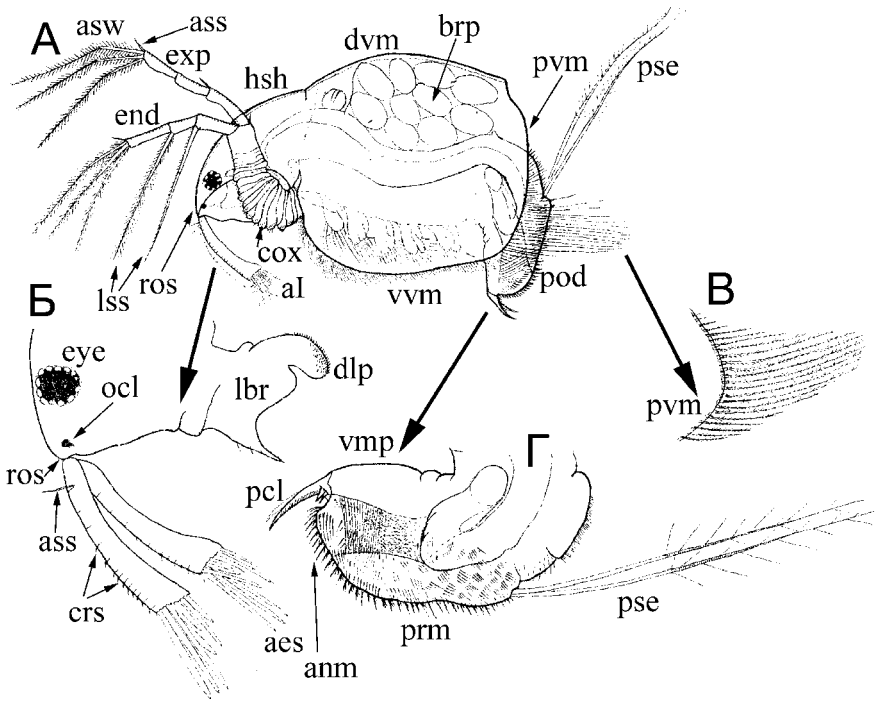


Рисунок 10. Партеногенетическая самка *Acantholeberis curvirostris* (Acantholeberidae): А — общее строение, вид сбоку; Б — голова; В — вооружение задне-брюшной части створки; Г — постабдомен. (По: Lilljeborg, 1901. Автор не привел масштабных линеек).

спинной стороне тела особо развит у сильно сжатого с боков *Bunops* (Рис. 29-Д-З). У других родов, таких как *Lathonura* (Рис. 27-З), *Onchobunops* (Рис. 29-В-Г) и многих представителей *Macrothrix* (Рис. 31—32) (самого обширного в семействе Macrothricidae), киль имеется только на спинной стороне раковинки, причем, для части видов последнего рода характерна его зубчатость (Рис. 31-Е-З; Рис. 32).

У других рачков имеются разнообразные выросты на голове и створках (Рис. 18-20; Рис. 26; Рис. 33-34), которые будут рассмотрены в соответствующих последующих разделах. При этом следует принимать во внимание, что у многих (преимущественно обитающих в пелагиали) видов Daphniidae и Bosminidae форма тела и степень развития на нем различных выростов крайне вариабельны в пределах одного вида (Рис. 18; Рис. 35-36), и даже внутри одной популяции, а также подвержены возрастным (Рис. 55) и цикломорфным изменениям (см. далее). Обширная предыдущая литература посвящена обсуждению этой изменчивости в связи с планктонным образом жизни (см. обзор Киселева (1969)).

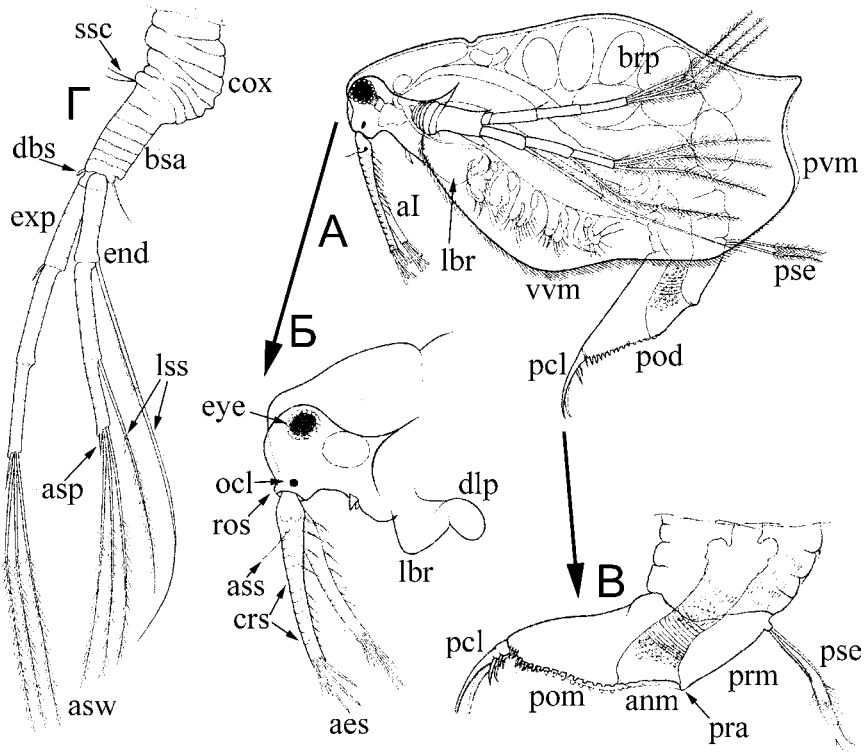


Рисунок 11. Партеногенетическая самка *Ophryoxus gracilis* (Ophryoxidae): А общее строение, вид сбоку; Б — голова; В — постабдомен; Г — антенна II. (По: Lilljeborg, 1901. Автор не привел масштабных линеек).

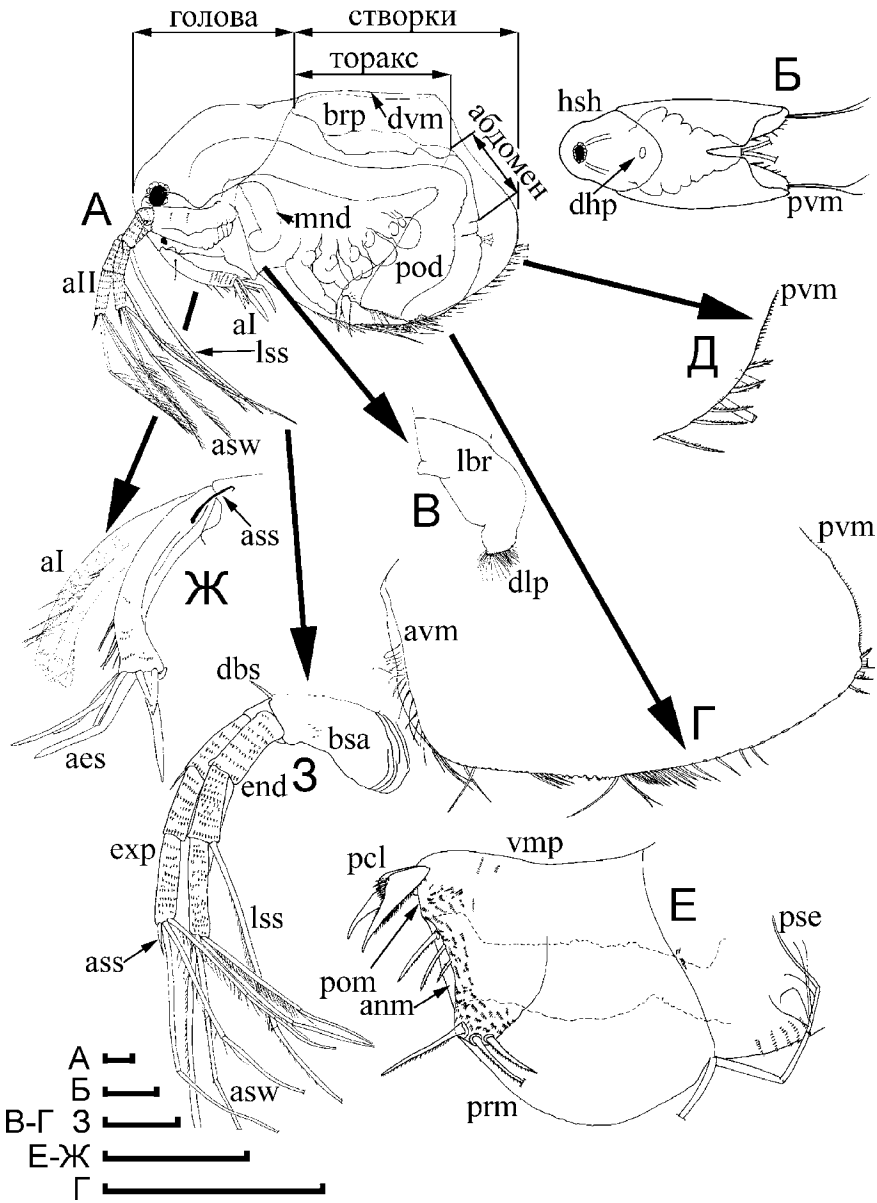


Рисунок 12. Партеногенетическая самка *Gondwanothrix halsei* (Gondwanotrichidae): А-Б — общее строение, вид сбоку и сверху; В — лабрум; Г-Д — створка и ее заднебрюшная часть: Е — постабдомен; Ж — антенна I; З — антенна II. Масштаб: 0.1 мм. (По: Van Damme et al., 2007 с моими обозначениями).

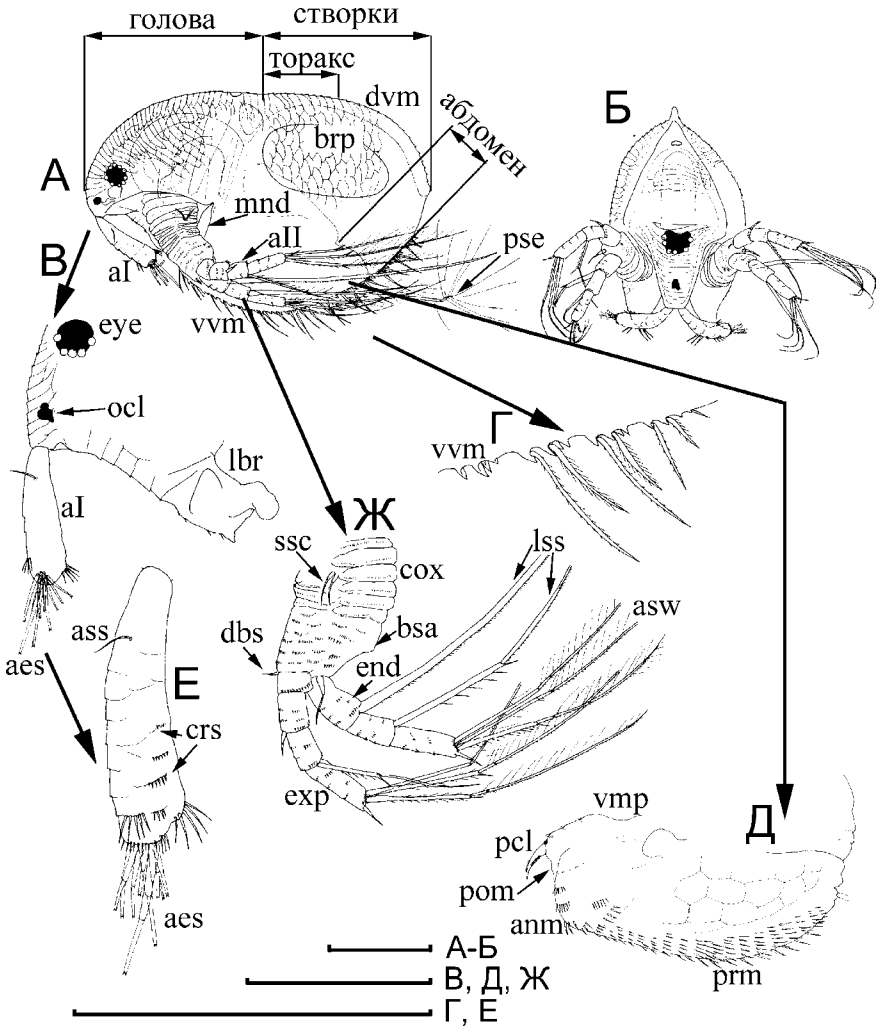


Рисунок 13. Партеногенетическая самка *Macrothrix spinosa* (Macrothricidae): А-Б — общее строение, вид сбоку и спереди; В — голова; Г — вооружение заднебрюшной части створки; Д — постабдомен; Е — антенна I; Ж — антенна II. Масштаб: 0.1 мм. (По: Hollwedel et al., 2003, иллюстрация значительно переработана).

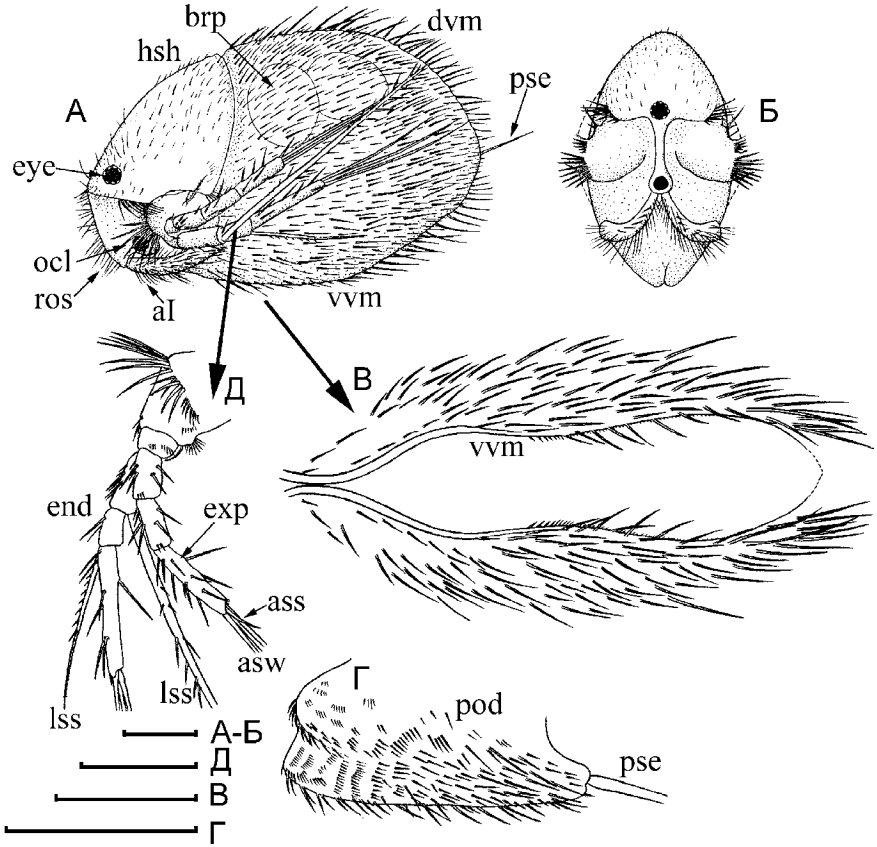


Рисунок 14. Партеногенетическая самка *Neothrix armata* (Macrothricidae): А-Б — общее строение, вид сбоку и спереди; В — створки, вид снизу; Г — постабдомен; Д — антенна II. Масштаб: 0.1 мм. (По: Fryer, 1974 с моими обозначениями).

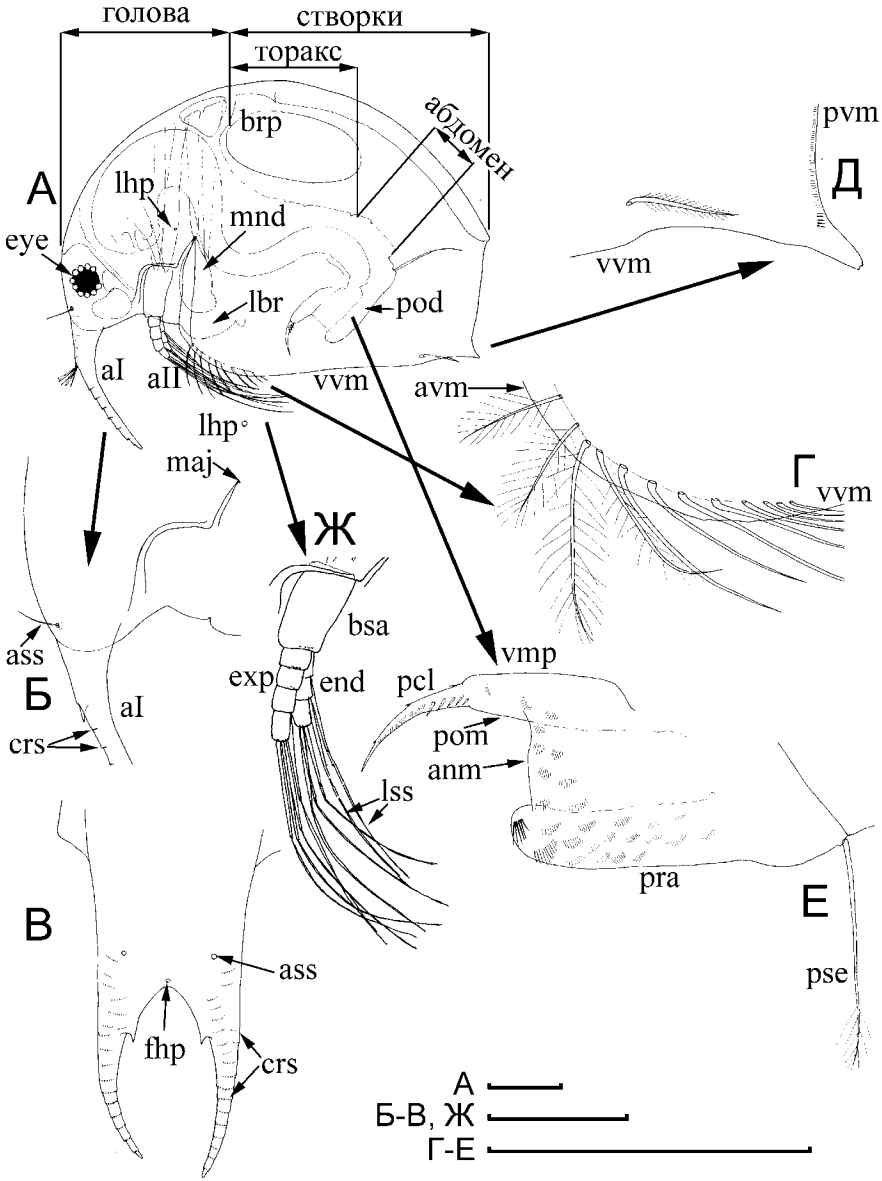


Рисунок 15. Партеногенетическая самка *Bosmina tanakai* (Bosminidae):
А — общее строение, вид сбоку; Б-В — голова сбоку и спереди; Г-Д — передне-брюшная и задне-брюшная часть створки; Е — постабдомен; Ж — антенна II. Масштаб: 0.1 мм. (По: Kotov et al., 2009, иллюстрация значительно переработана).

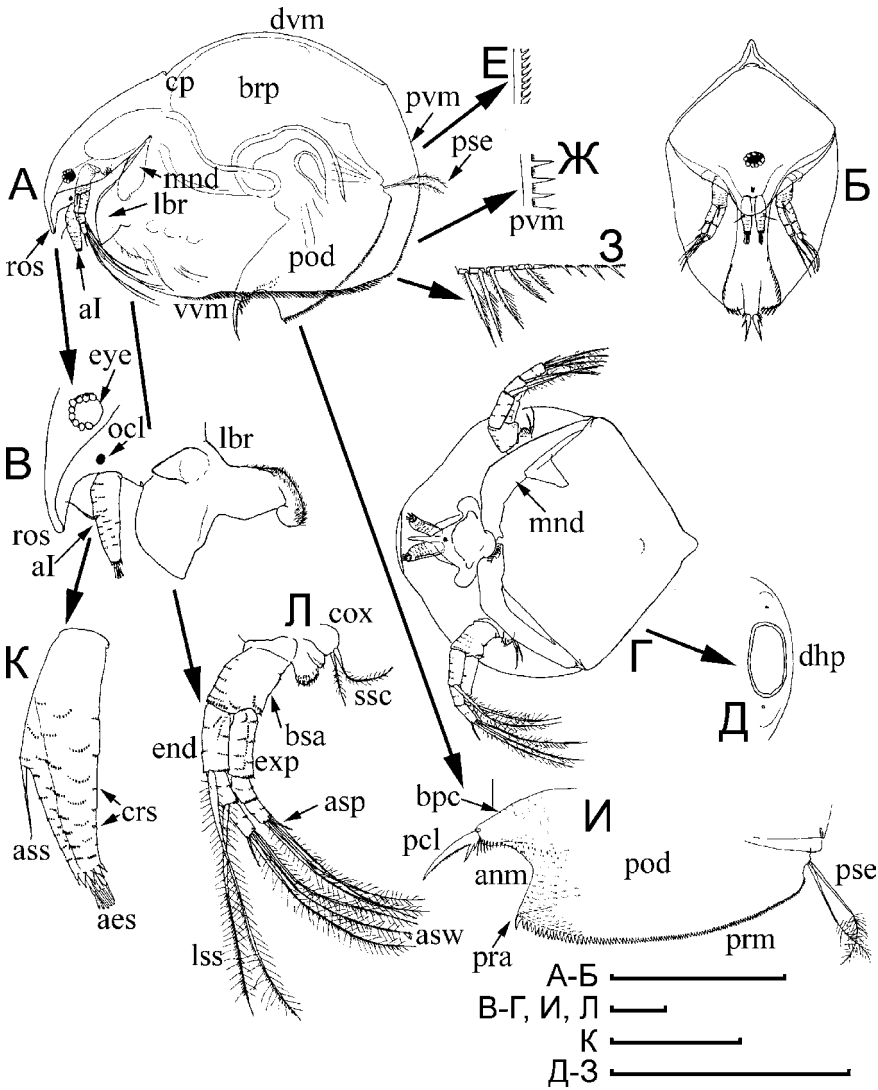


Рисунок 16. Самка *Eurycercus lamellatus* (Eurycercidae):
А — общее строение партеногенетической самки, вид сбоку; Б — эфиппиальная самка, вид спереди; В — голова; Г-Д — головной щит и головные поры; Е-З — вооружение задне-брюшной, задней и задне-спинной части створки; И — постабдомен; К — антенна I; Л — антенна II. Масштаб: 0.1 мм. (По: Kotov, 2000).

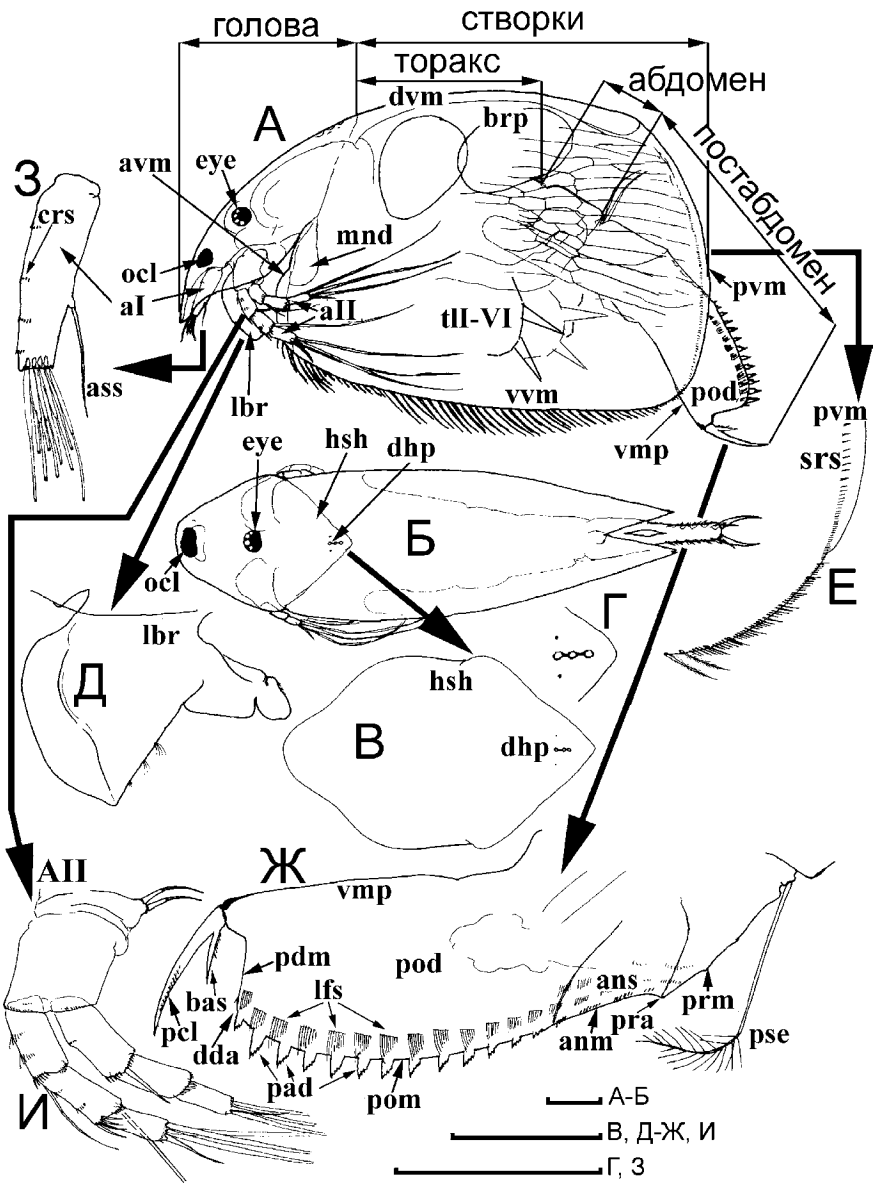


Рисунок 17. Партеногенетическая самка *Alona quadrangularis* (Chydoridae): А-Б — общее строение, вид сбоку и со спинной стороны; В — головной щит; Г — головные поры; Д — лабрум, вид сбоку; Е — задний край створки, вид изнутри; Ж — постабдомен, вид сбоку; З — антенна I; И — антенна II. Масштаб: 0.1 мм.

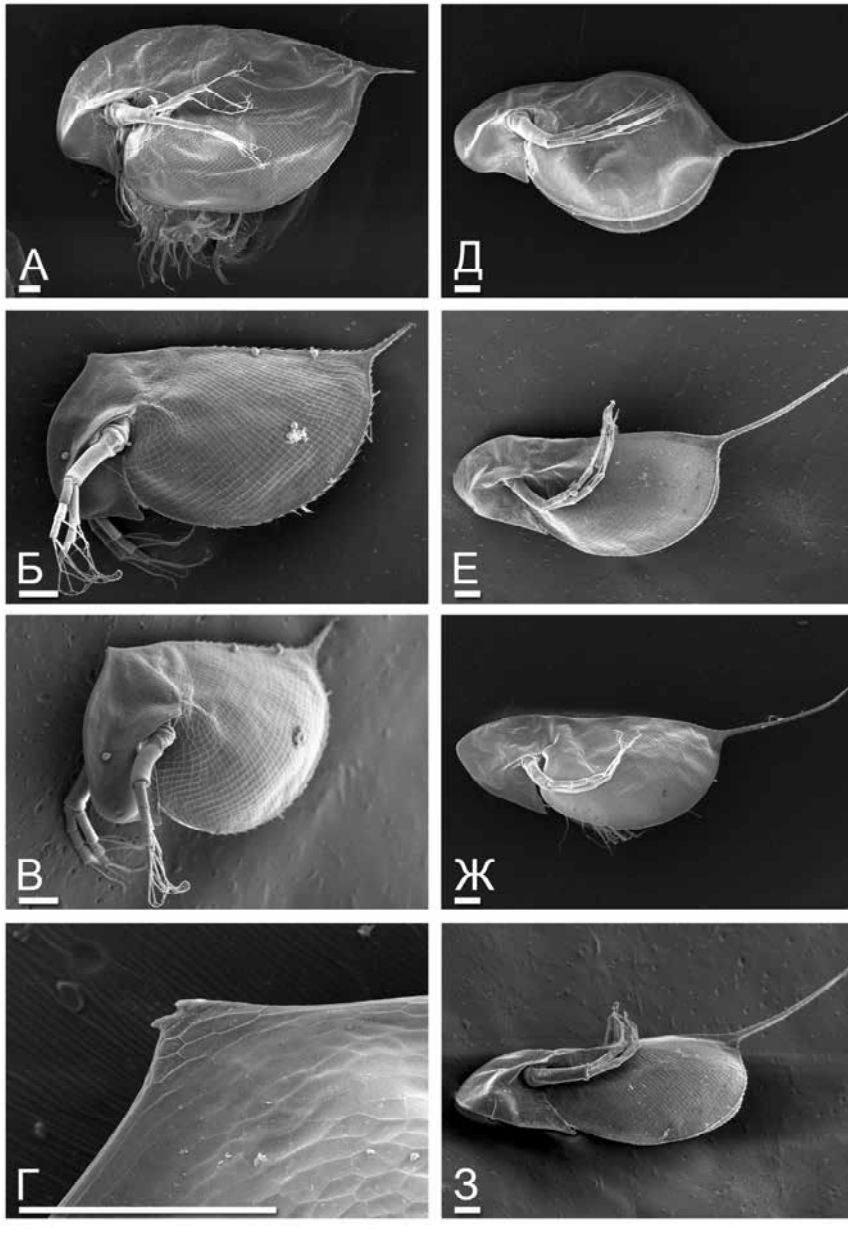


Рисунок 18. Партеногенетическая самка *Daphnia* s.str. (Daphniidae):
А — *Daphnia pulex*, вид сбоку; Б-Г — *D. minehaha*, вид сбоку, передне-латеральный вид и шейные зубчики; Д — *D. galeata*, вид сбоку; Е-З — *D. laevis*, два разных морфотипа, вид сбоку и с брюшной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

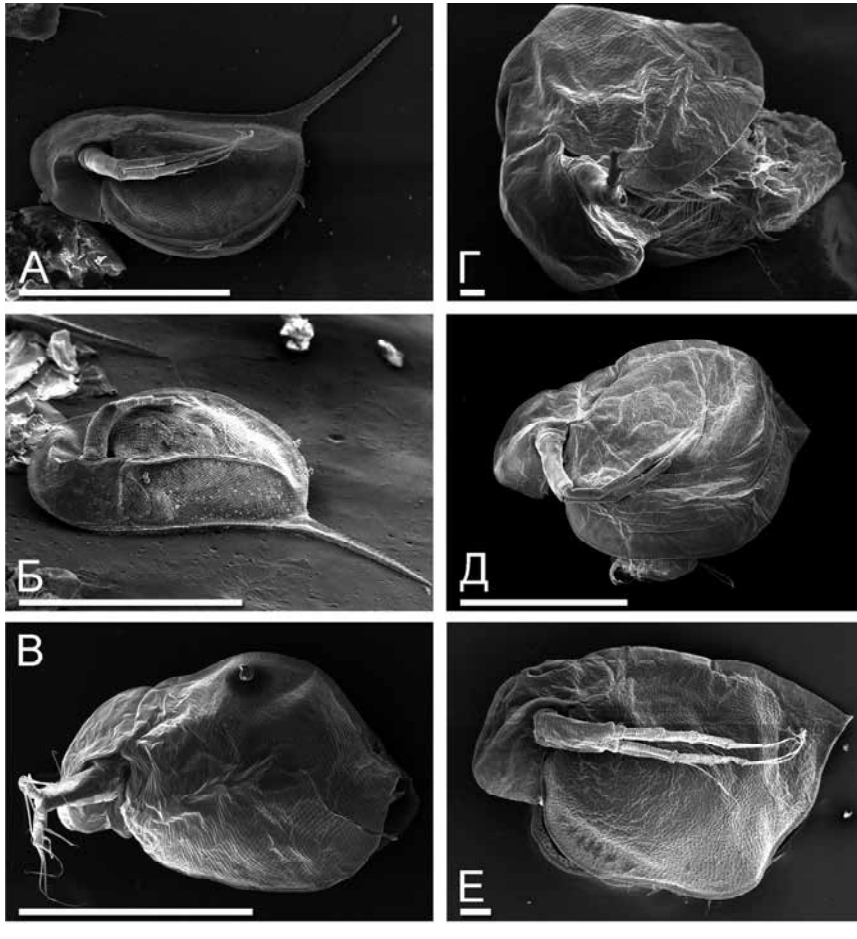


Рисунок 19. Общий вид партеногенетических самок *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) (Daphniidae): А-Б — *Daphnia exilis*, вид сбоку и со спинной стороны; В-Г — *D. pusilla,* вид сбоку и спереди; Д-Е — *D. ephemeralis*, вид сбоку крупной и мелкой половозрелой самки. Масштаб: А-В, Д — 1 мм; Г, Е — 0.1 мм.

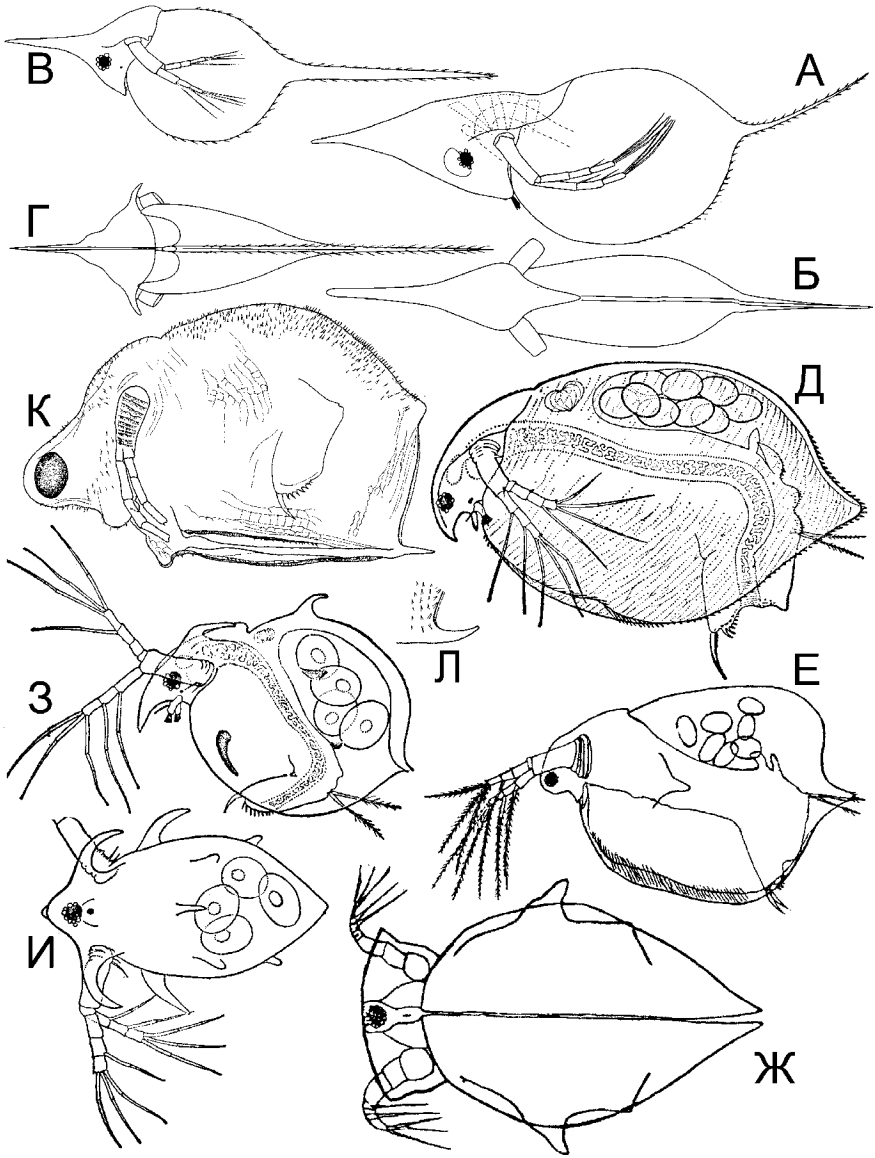


Рисунок 20. Общий вид некоторых Daphniidae:
А-Б — *Daphnia* (*Daphnia*) *cucullata*, вид сбоку и сверху; В-Г — *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *lumholtzi*, вид сбоку и сверху; Д — *Simocephalus acutirostratus*, вид сбоку; Е-Ж — *Simocephalus lusaticus*, вид сбоку и снизу; З-И — *Ceriodaphnia cornigera*, вид сбоку и сверху; К-Л — *Scapholeberis echinulata*, общий вид и скульптура задней части створки. Без масштаба. (А-Г по: Benzie, 2005; Д, З-И по: Chiang, Du, 1979; Е-Ж по: Behning, 1925; К-Л по: Dumont, Pensaert, 1983).

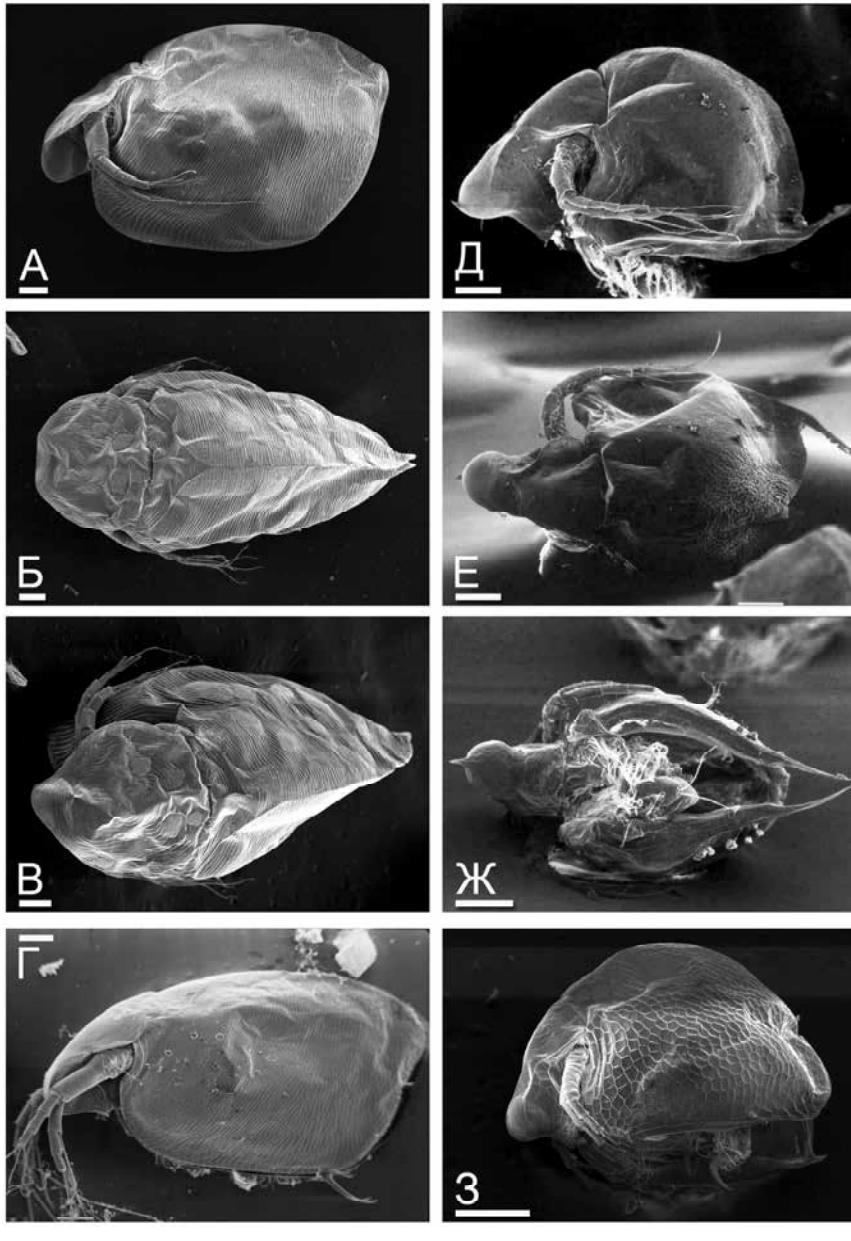


Рисунок 21. Партеногенетическая самка Daphniidae:
А-В — *Simocephalus exspinosus*, вид сбоку, со спинной стороны и спереди; Г — *Simocephalus vetulus*, вид сбоку; Д-Ж — *Scapholeberis mucronata*, вид сбоку, со спинной и брюшной стороны; З — *Scapholeberis microcephala*, вид сбоку. Масштаб: 0.1 мм.

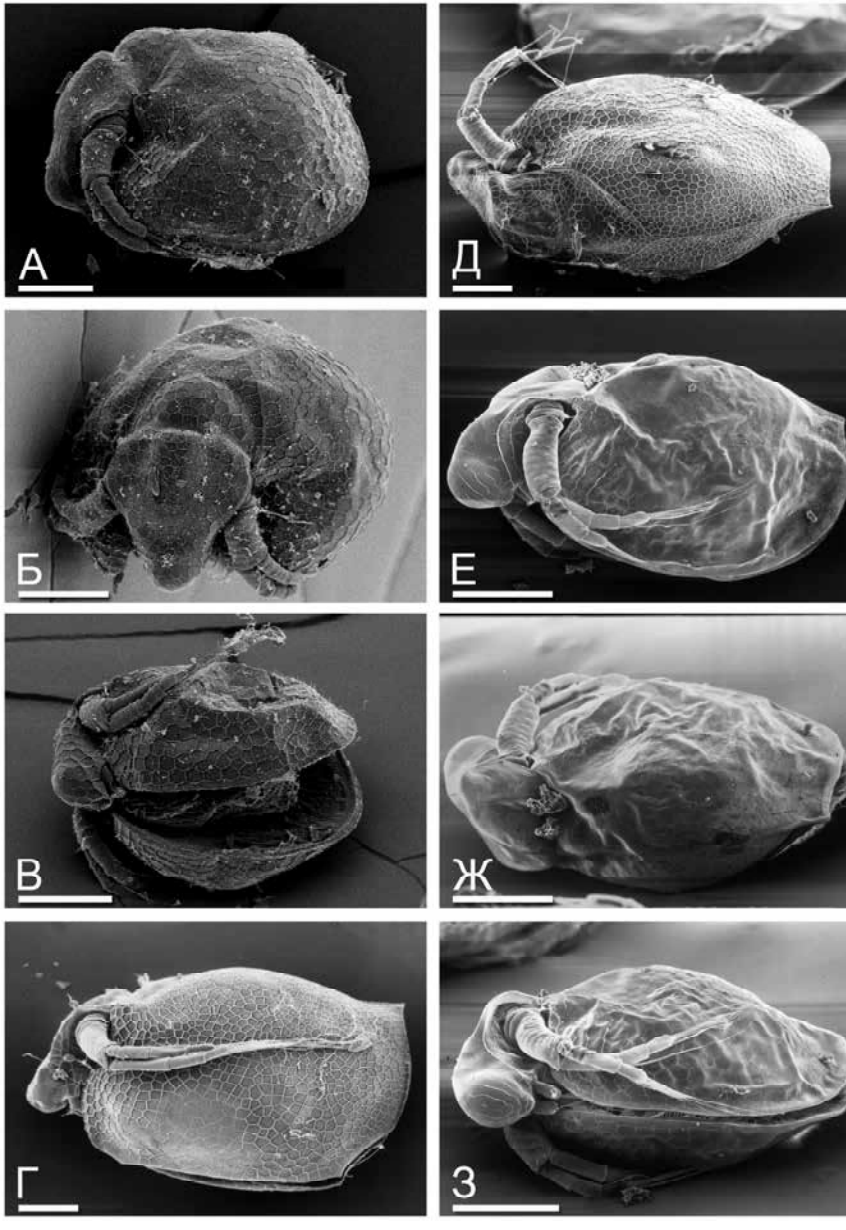


Рисунок 22. Партеногенетическая самка Daphniidae:
А-В — *Ceriodaphnia cornuta*, вид сбоку, спереди и с брюшной стороны; Г-Д — *Ceriodaphnia* cf. *laticaudata*, вид сбоку и со спинной стороны; Е-З — *Ceriodaphnia* sp., вид сбоку, со спинной и с брюшной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

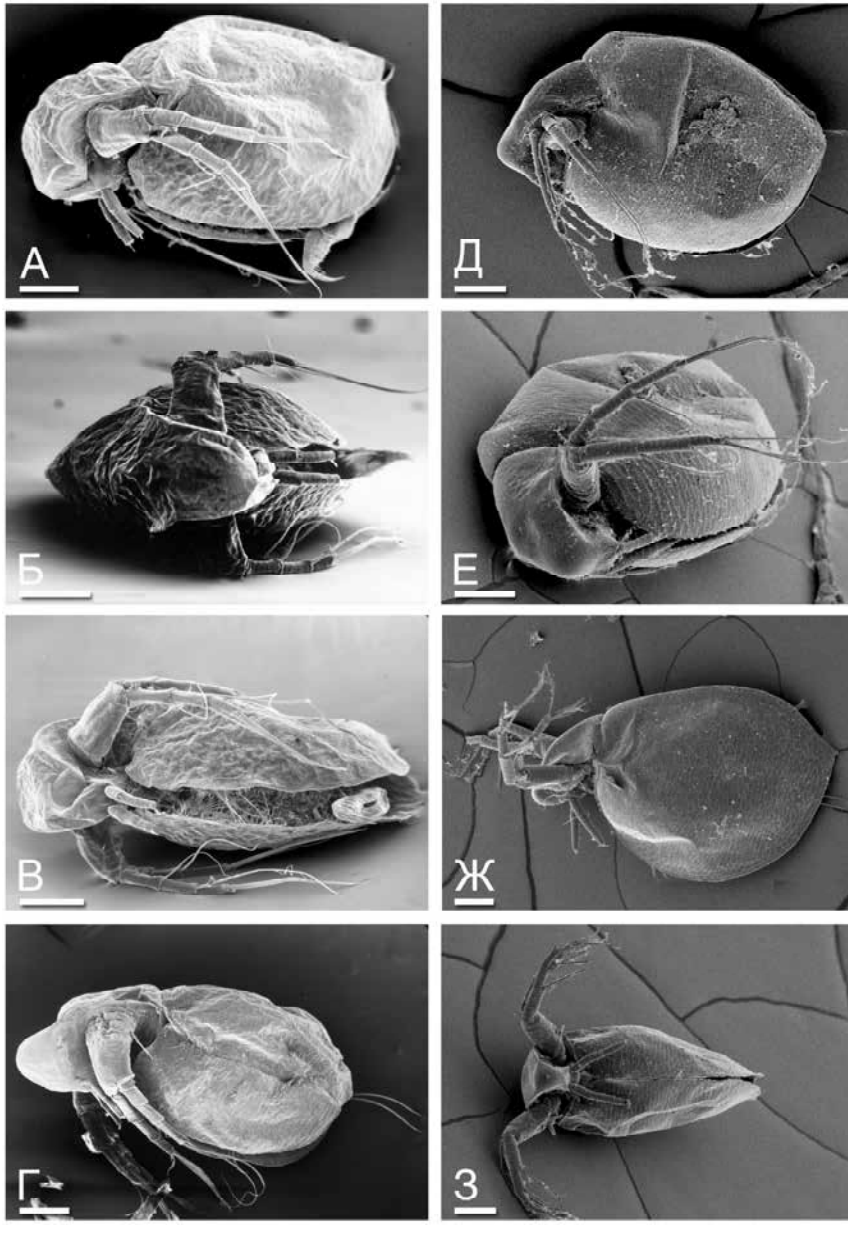


Рисунок 23. Партеногенетическая самка Moinidae:
А-В — *Moina chankensis*, вид сбоку, спереди и с брюшной стороны; Г — *Moina macrocopa*, вид сбоку; Д-Е — *Moina dumonti*, вид сбоку и передне-латерально; Ж-З — *Moinodaphnia macleayi*, вид сбоку и с брюшной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

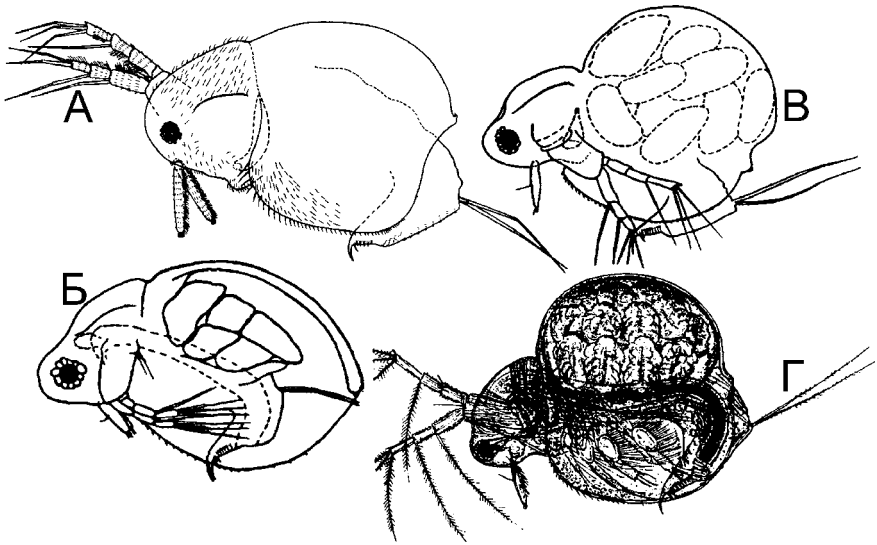


Рисунок 24. Партеногенетическая самка Moinidae, общее строение, вид сбоку: А — *Moina belli*; Б — *M. reticulata*; В — *M. micrura*; Г — *M. australiensis*. Без масштаба. (А-В по: Goulden, 1968; Г по: Sars, 1896).

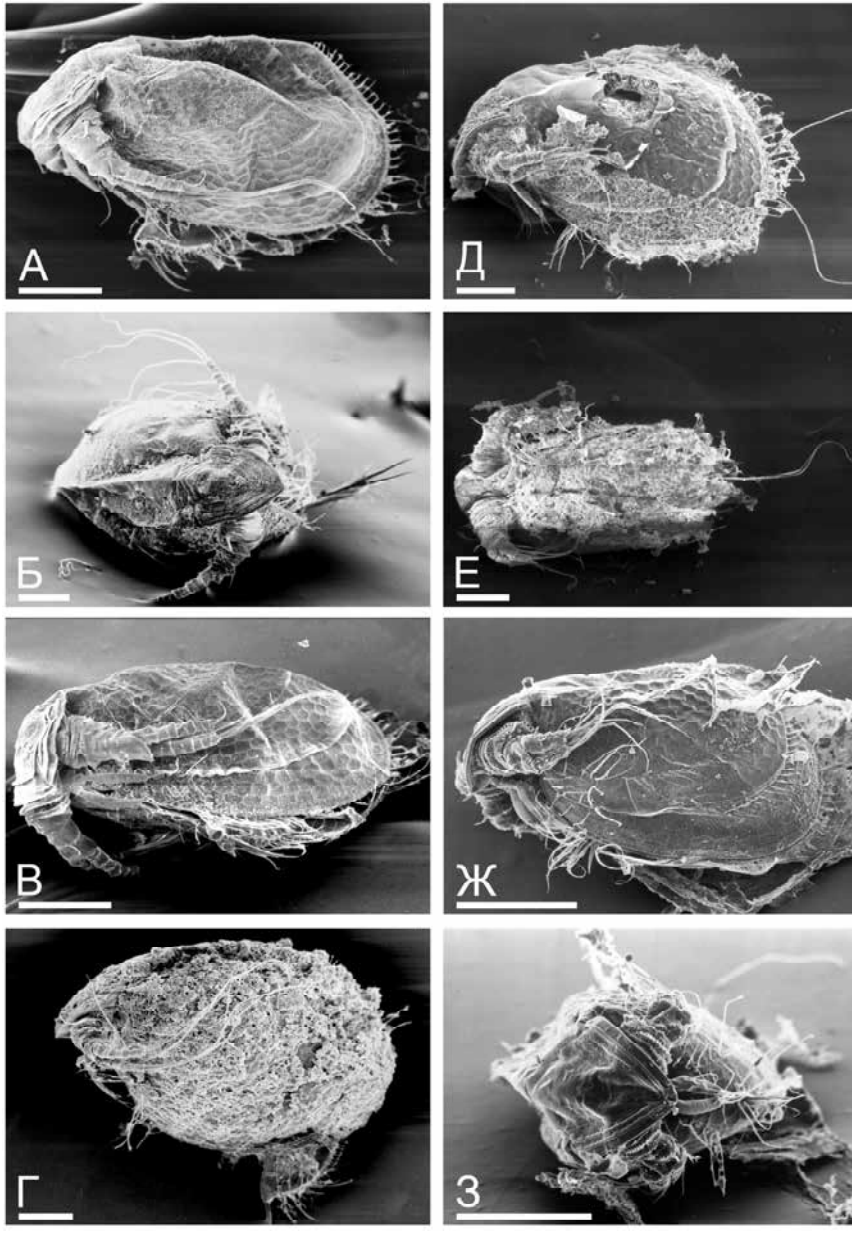


Рисунок 25. Общий вид партеногенетической самки *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae) с неполной линькой:
А-В — *I. spinifer*, вид сбоку, спереди и с брюшной стороны самки, очищенной в детергенте; Г — *I. spinifer*, вид сбоку неочищенной самки; Д-Е — *I. cuneatus*, вид сбоку и с брюшной стороны; Ж-З — *I. sarsi*, вид сбоку и спереди. Масштаб: 0.1 мм.

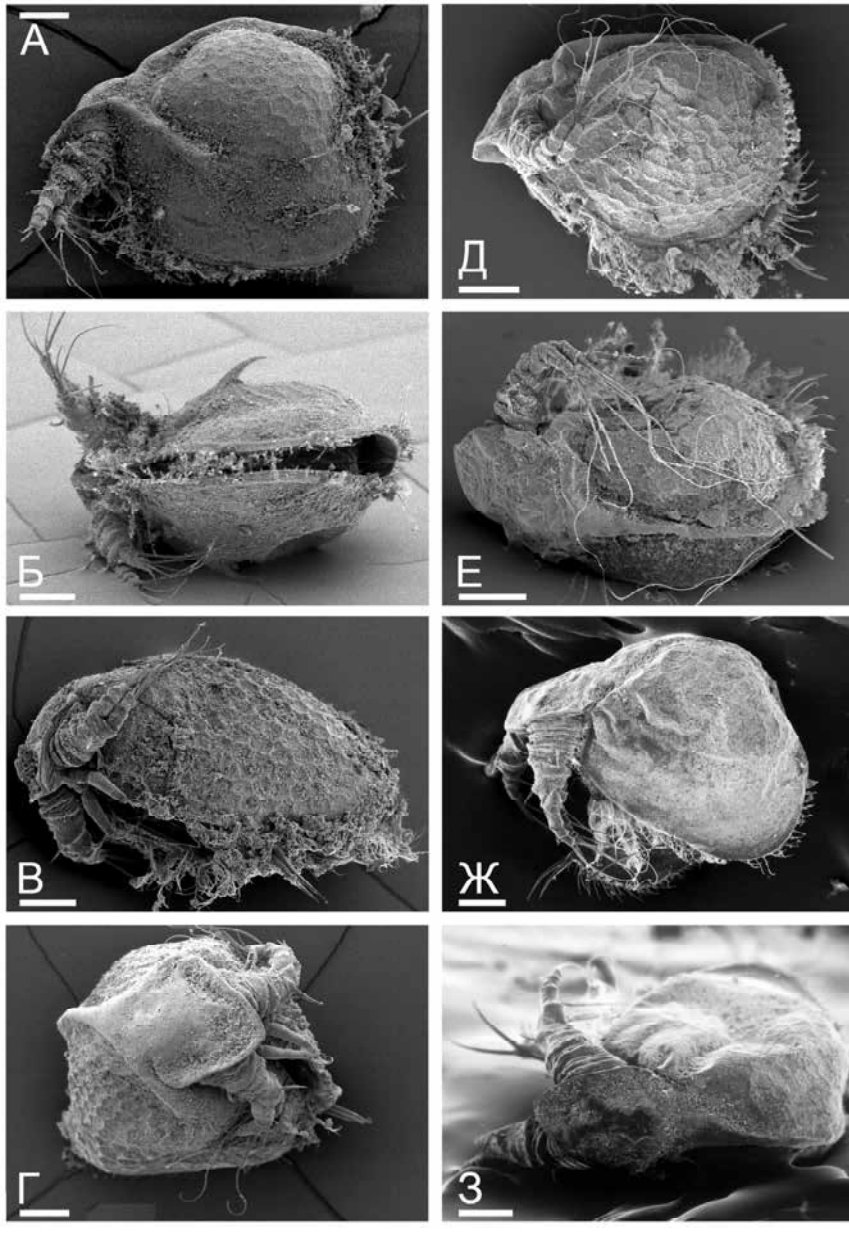


Рисунок 26. Общий вид партеногенетической самки *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae) с полной линькой:
А-Б — *I. paranaensis inarmatus*, вид сбоку и с брюшной стороны; В-Г — *I. uenoi*, вид сбоку и спереди; Д-Е — *I. isanensis*, вид сбоку и со спинной стороны; Ж-З — *I. tuberculatus*, вид сбоку и со спинной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

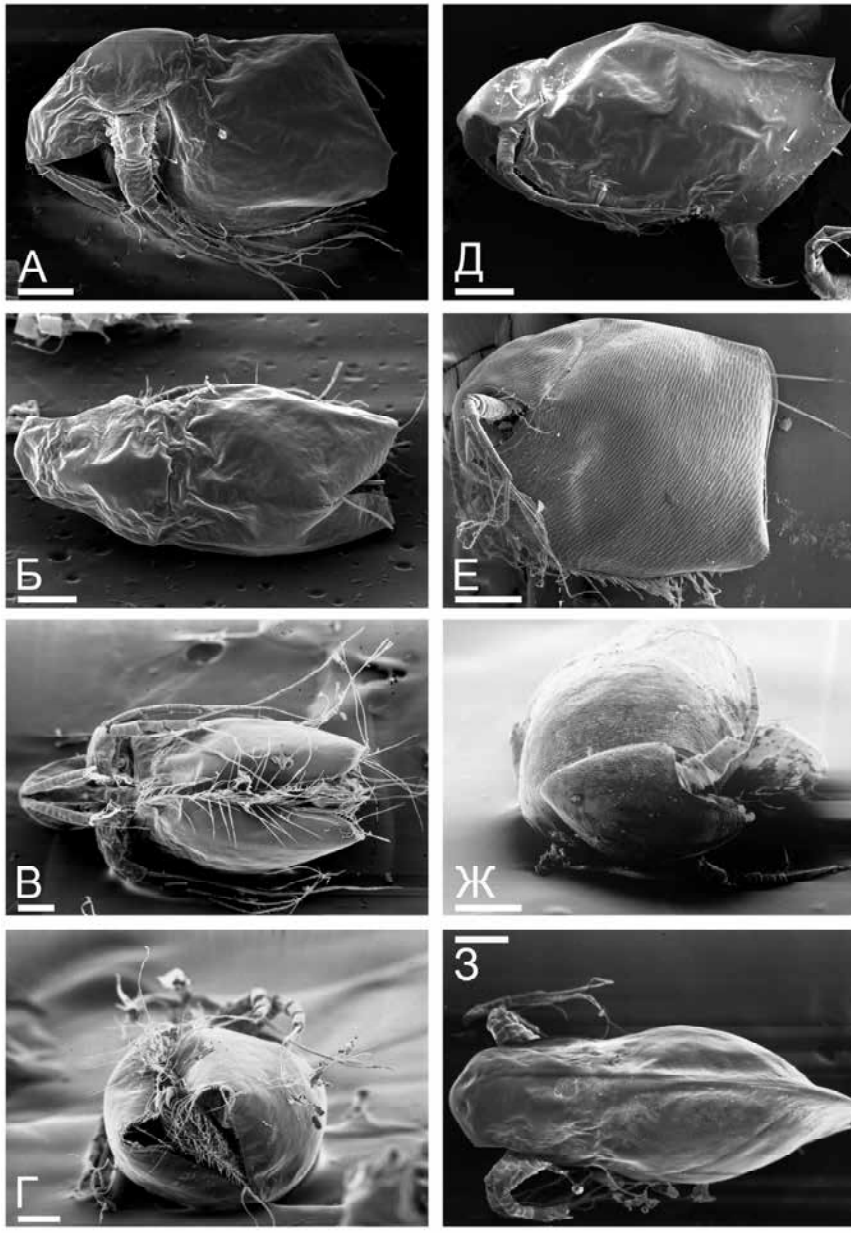


Рисунок 27. Общий вид партеногенетической самки Acantholeberidae (А-Г), Ophryoxidae (Д) и Macrothricidae (Е-З):
А-Г — *Acantholeberis curvirostris*, вид сбоку, со спинной, с брюшной стороны и сзади; Д — *Ophryoxus gracilis,* вид сбоку; Е-Ж — *Grimaldina brazzai*, вид сбоку и спереди; З — *Lathonura rectirostris*, вид со спинной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

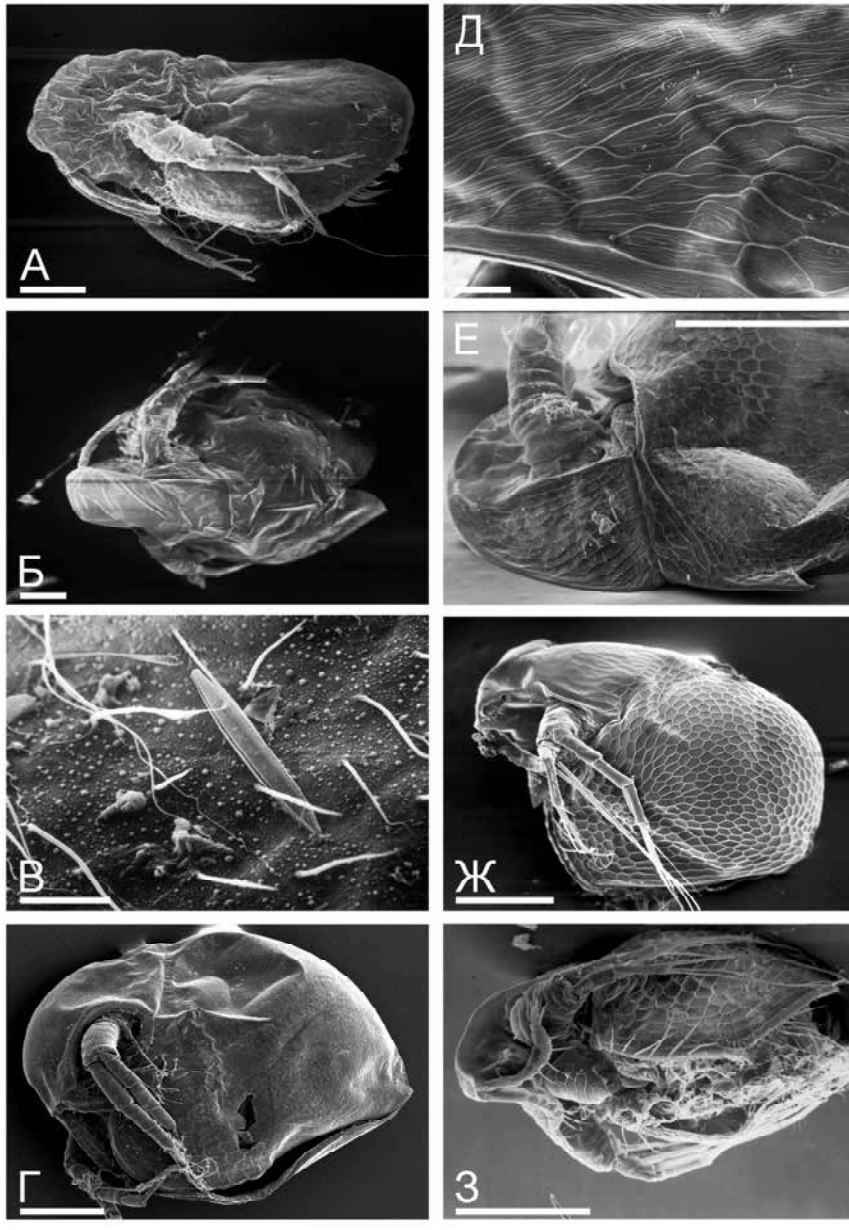


Рисунок 28. Общий вид партеногенетических самок Macrothricidae:
А-В — *Pseudomoina lemnae*, вид сбоку, со спинной стороны и волоски на покровах; Г-Д — *Guernella raphaelis*, вид сбоку и ретикуяция головы; Е — *Drepanothrix dentata*, передняя часть тела; Ж — *Streblocerus serricaudatus*, вид сбоку; З — *Stereblocerus serricaudatus*, вид с брюшной стороны. Масштаб: А-Б, Г, Е-З — 0.1 мм; В, Д — 0.01 мм.

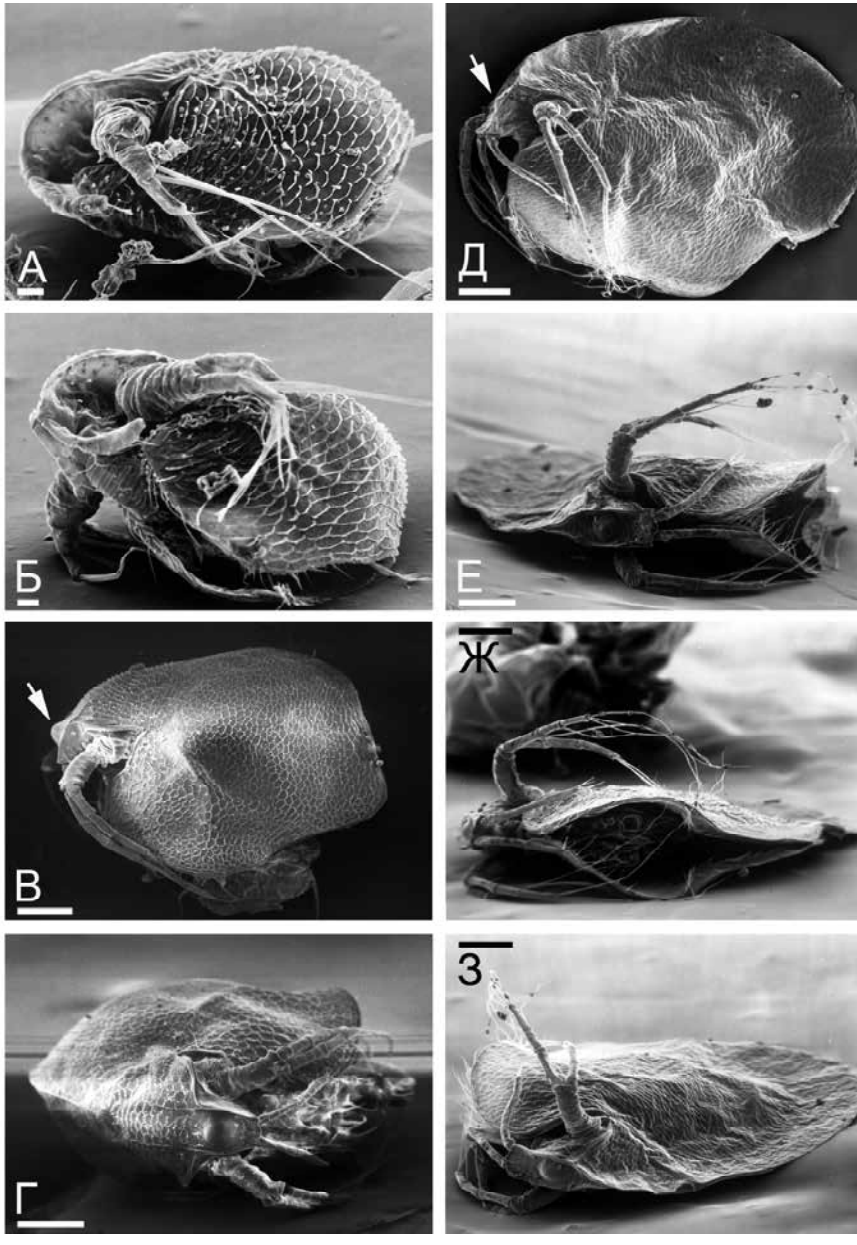


Рисунок 29. Общий вид партеногенетической самки Macrothricidae:
А-Б — *Streblocerus pygmaeus*, вид сбоку и с брюшной стороны; В-Г — *Onchobunops tuberculatus*, вид сбоку и спереди; Д-З — *Bunops serricaudata*, вид сбоку, спереди, с брюшной и спинной стороны. Масштаб: В-З — 0.1 мм; А-Б — 0.01 мм.

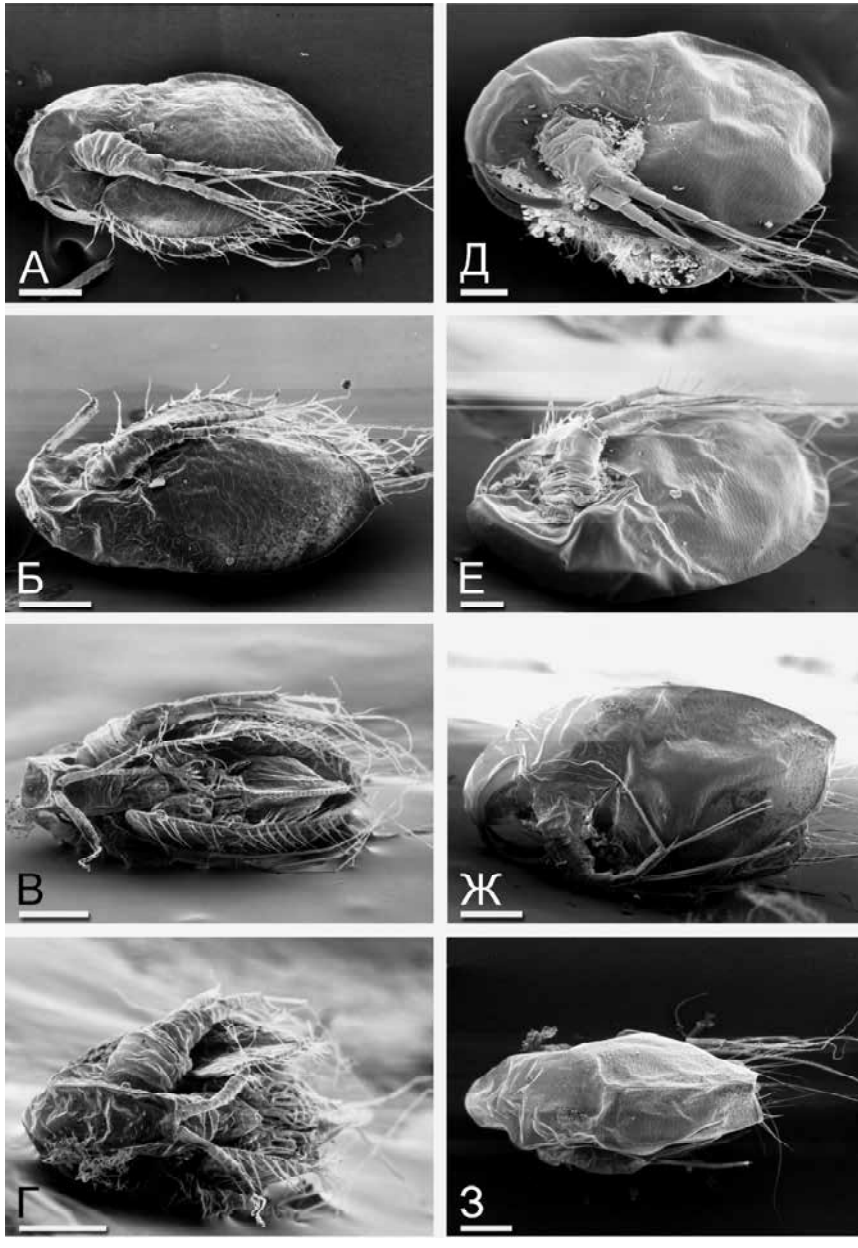


Рисунок 30. Общий вид *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-Г — *M. rosea*, вид сбоку, с брюшной, спинной стороны и спереди; Д-Е — *M. indistincta*, вид сбоку и передне-дорсально; Ж-З — *M. breviseta*, вид сбоку и со спинной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

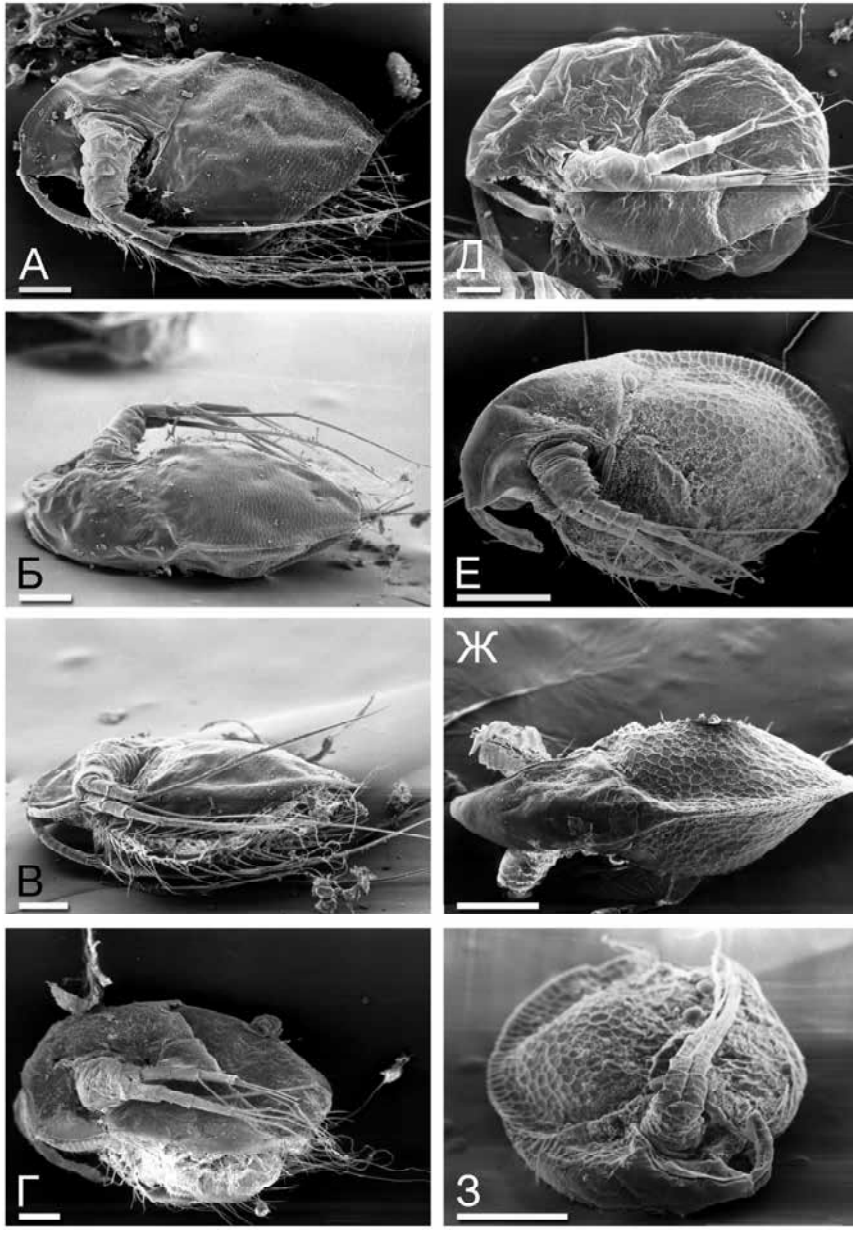


Рисунок 31. Общий вид *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-В — *M. pectinata*, вид сбоку, со спинной и брюшной стороны; Г — *M. flagellata*, вид сбоку; Д — *M. daday*, вид сбоку; Е-Ж — *M. laticornis*, вид сбоку, сверху и спереди. Масштаб: 0.1 мм.

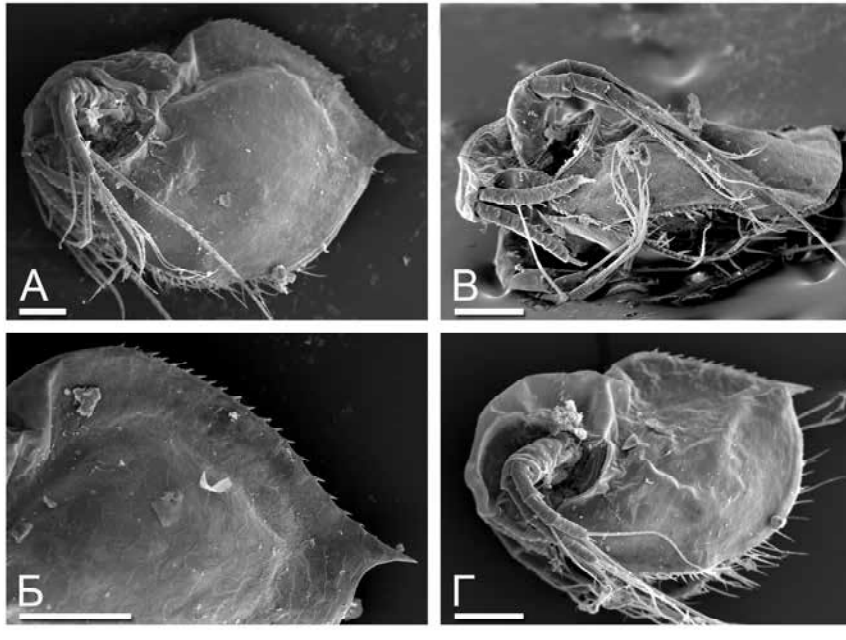


Рисунок 32. Общий вид партеногенетической самки *Macrothrix pholpunthini* (Macrothricidae):
А-Б — взрослая самка, общее строение и спинная часть створки; В-Г — ювенильная самка, вид с брюшной стороны и сбоку. Масштаб: 0.1 мм.

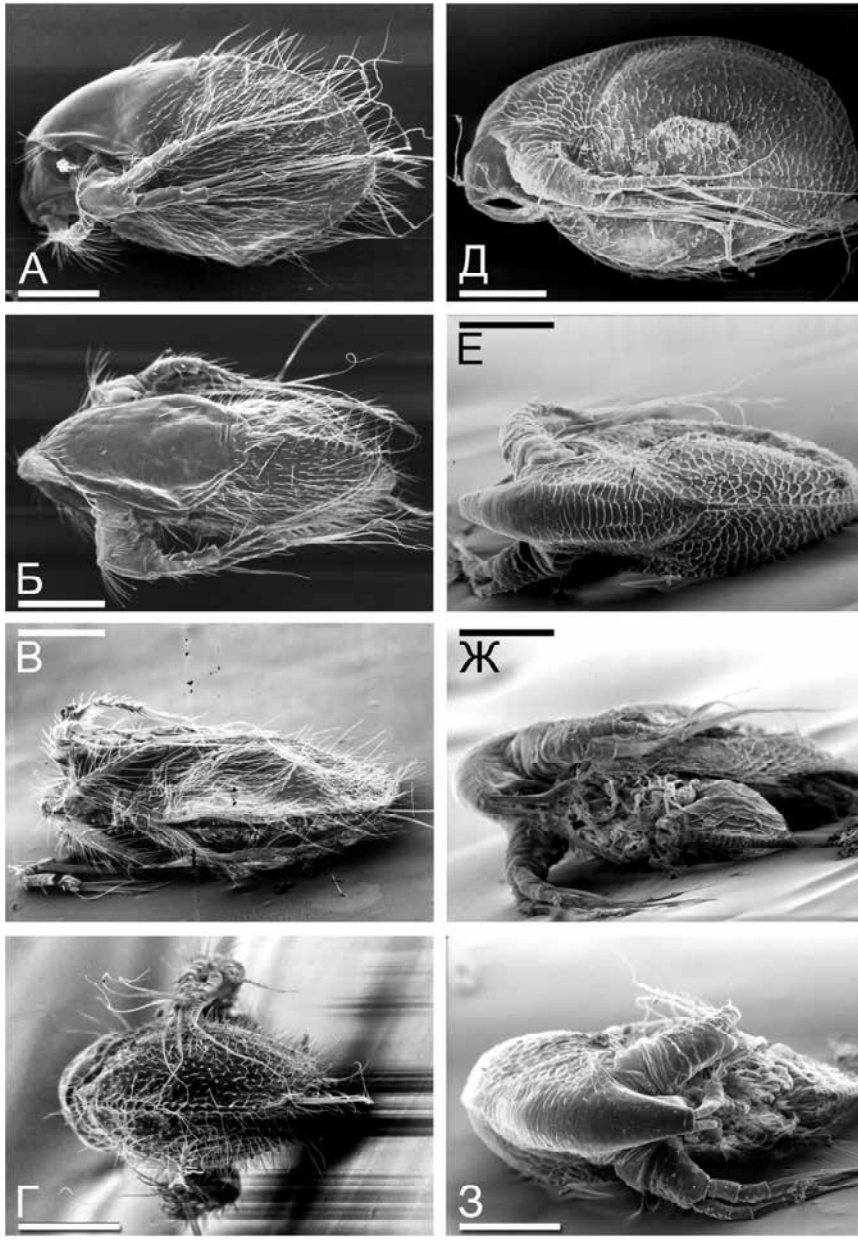


Рисунок 33. Общий вид партеногенетической самки Macrothricidae:
А-Г — *Neothrix armata*, вид сбоку, со спинной, с брюшной стороны и сзади; Д-З — *Macrothrix spinosa*, вид сбоку, со спинной, с брюшной стороны и спереди. Масштаб: 0.1 мм.

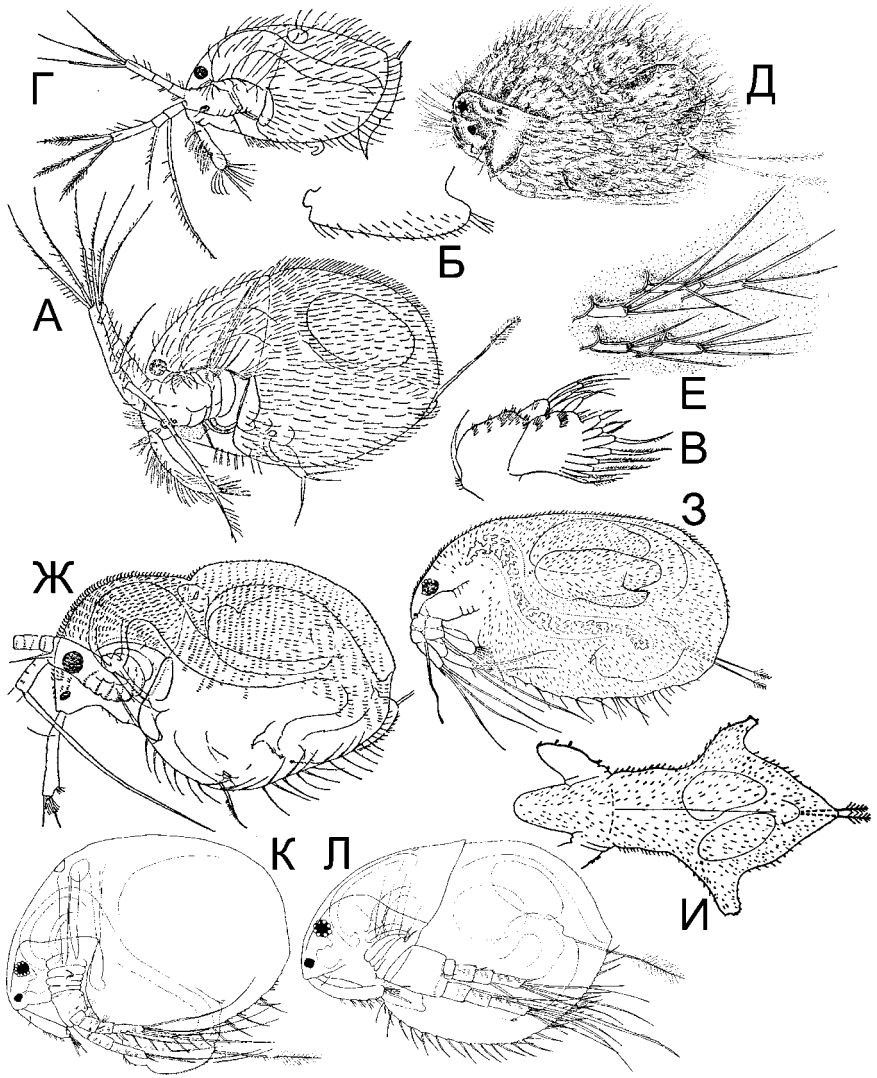


Рисунок 34. Представители Macrothricidae:
А-Г — *Neothrix armata*, общий вид партеногенетической самки, ее постабдомен, торакопод I и общий вид самца; Д-Е — *Cactus cactus*, общий вид и выросты на створке, несущие щетинки; Ж — *Macrothrix hystrix*, общий вид самки; З-И — *M. pennigera*, общее строение самки, вид сбоку и сверху; К-Л — *M. oviformis*, морфотипы без зубца на спине и с зубцом на спине. Без масштаба. (А-Г по: Gurney, 1927; Д-Е по: Vávra, 1900; Ж по: Gurney, 1927; З-И по: Chiang, Du, 1979; К-Л по: Kotov, 2007b).

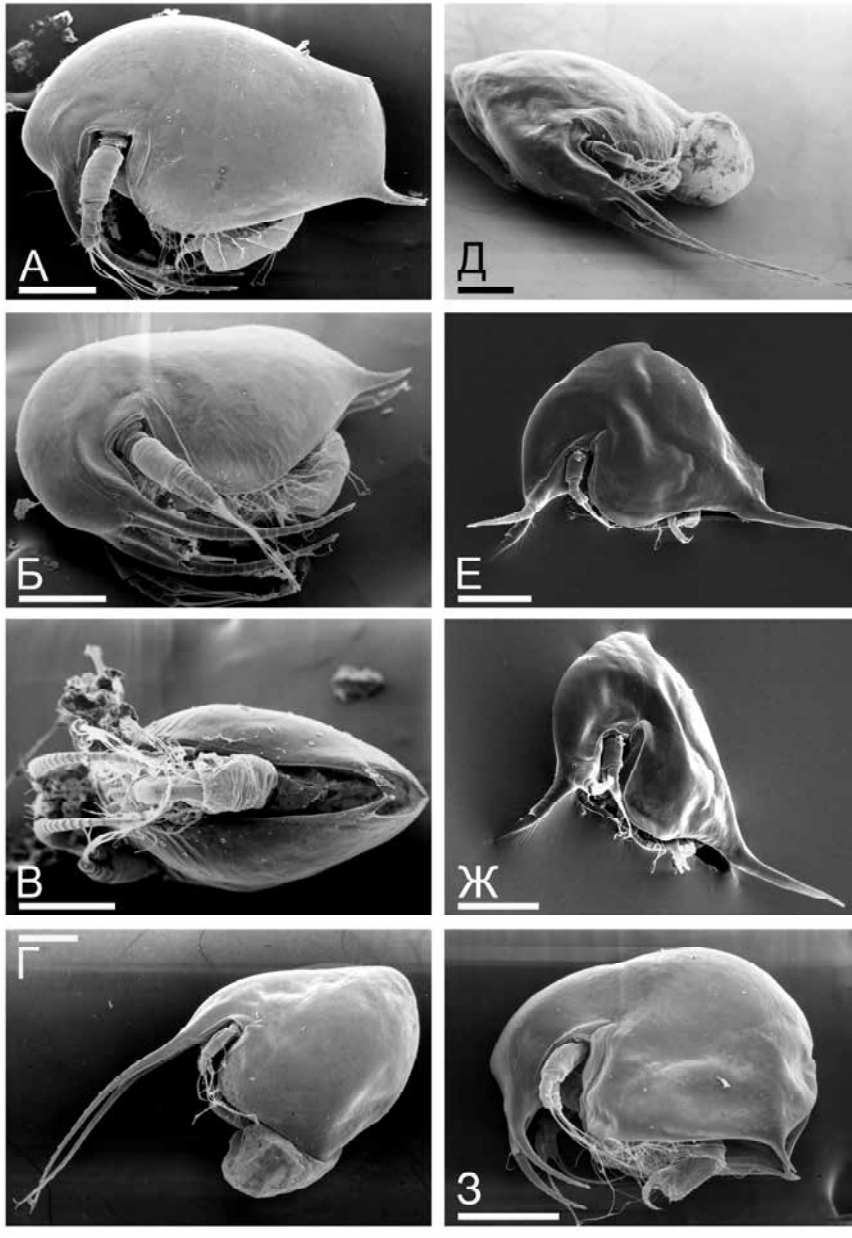


Рисунок 35. Общий вид партеногенетической самки Bosminidae:
А-В — *Bosmina* cf. *longispina*, вид сбоку, спереди и с брюшной стороны; Г-Д — *B. coregoni*, вид сбоку и передне-дорсально; Е-Ж — *B.* cf. *cyanopotamia*, сбоку и передне-латерально; З — *B. liederi*, вид сбоку. Масштаб: 0.1 мм.

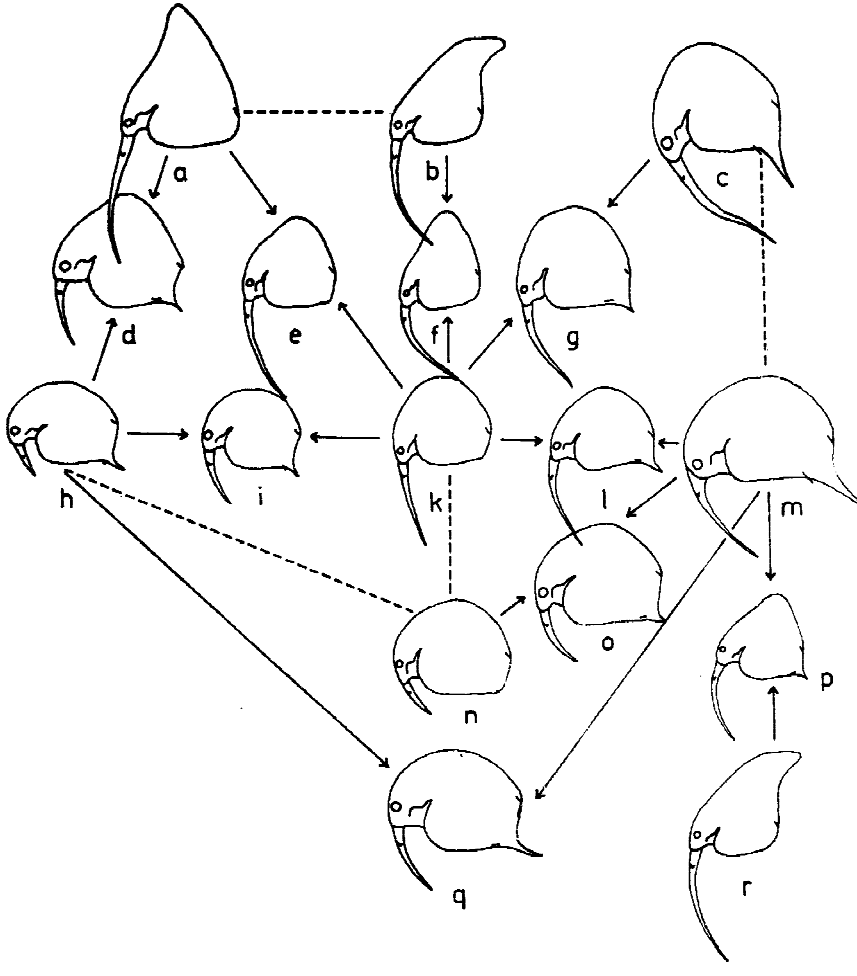


Рисунок 36. Морфотипы самок европейских представителей подрода *Bosmina* (*Eubosmina*) и гибридные морфотипы при совместном обитании первых. Без масштаба. (по: Lieder, 1983b).

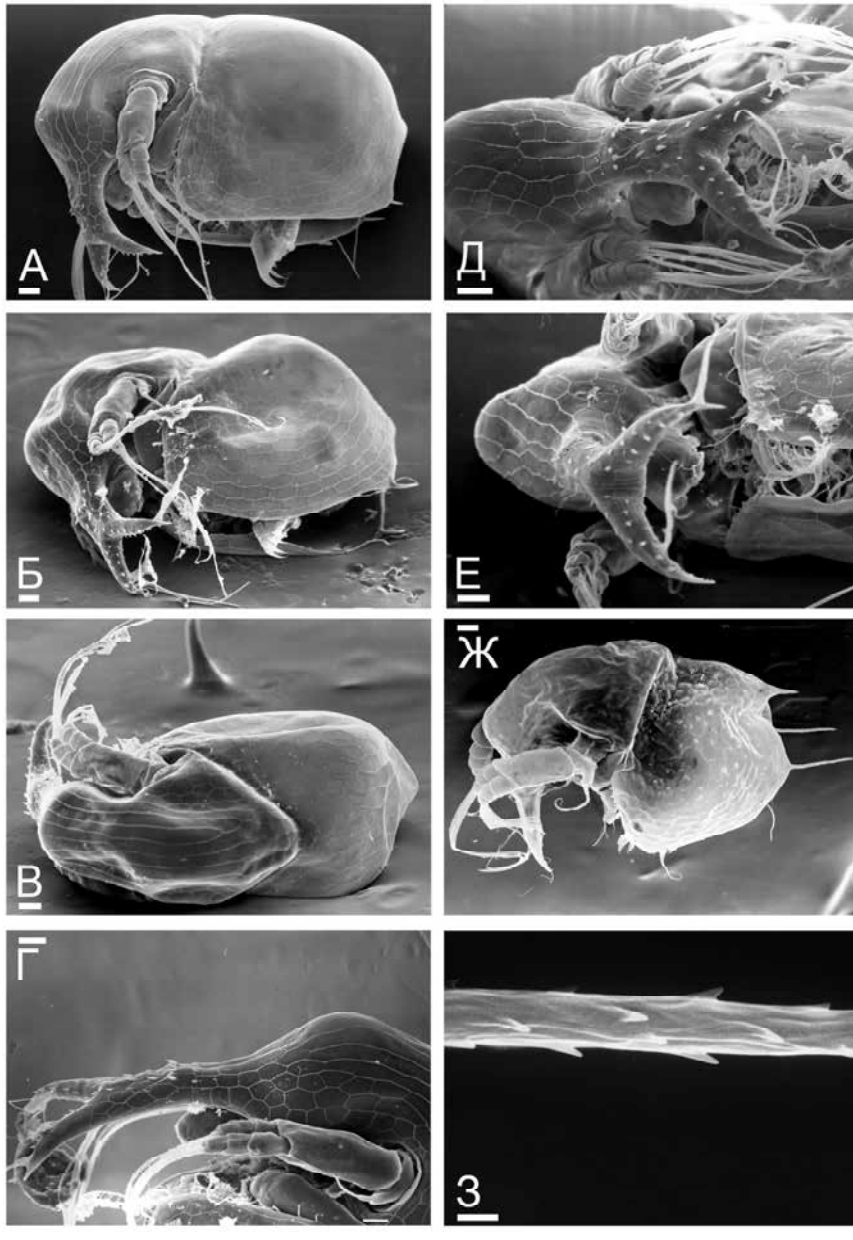


Рисунок 37. Партеногенетическая самка *Bosminopsis deitersi* (Bosminidae):
А-В — взрослая самка, вид сбоку, с брюшной и спинной стороны; Г-Е — ее голова сбоку, спереди и с брюшной стороны; Ж — ювенильная самка; З — ее хвостовая игла. Масштаб: А-Ж — 0.01 мм; З — 0.001 мм.

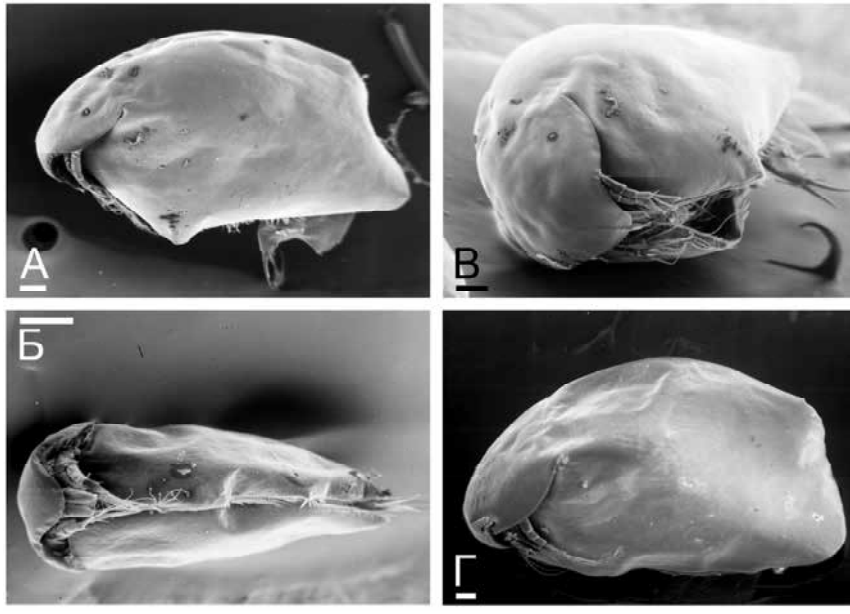


Рисунок 38. Общий вид партеногенетической самки Eurycercidae:
А-В — *Eurycercus longirostris*, вид сбоку, с брюшной стороны и спереди; Г — *E.* cf. *lamellatus*, вид сбоку. Масштаб: 0.1 мм.

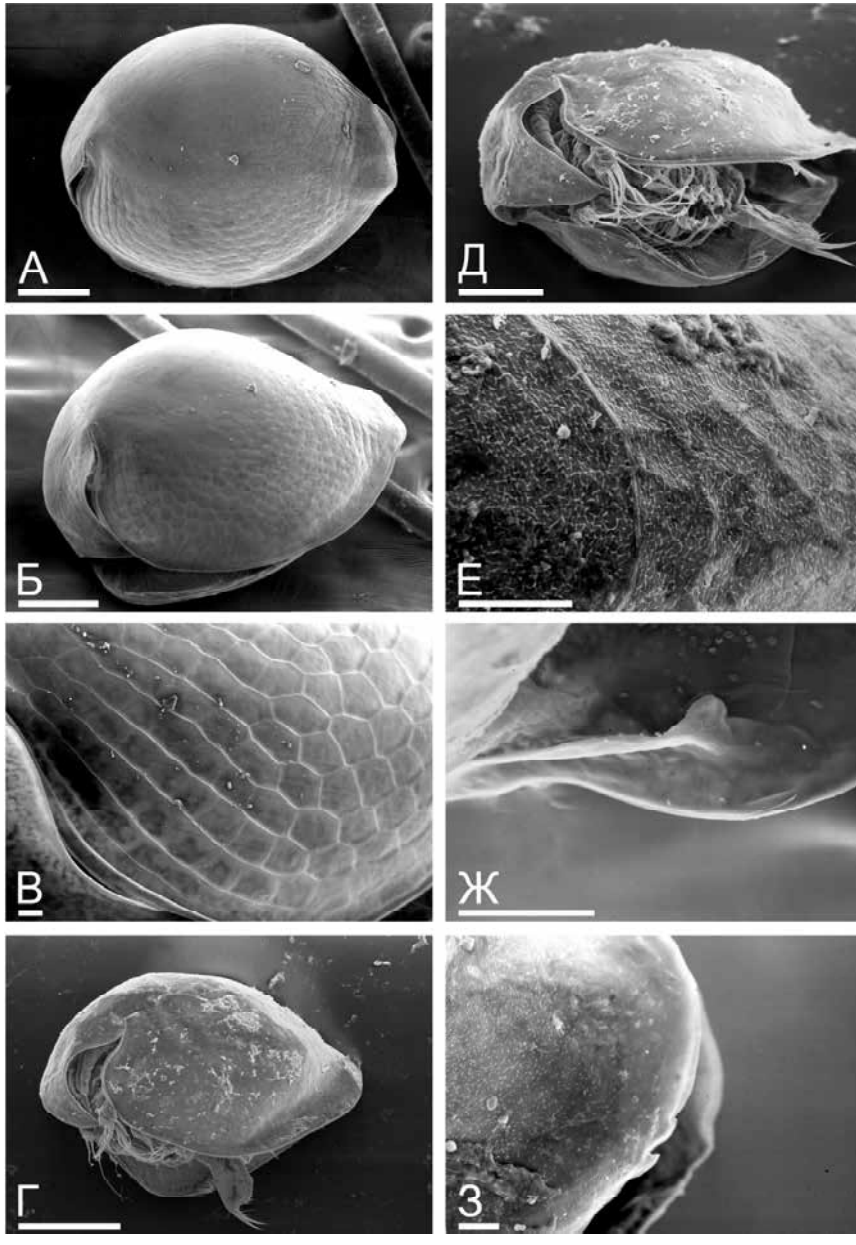


Рисунок 39. Партеногенетическая самка Chydorinae (Chydoridae):
А-В — *Chydorus sphaericus*, общее строение, вид сбоку и латеро-вентрально, и передняя часть створки; Г-З — *Chydorus dentifer*, вид сбоку и с брюшной стороны, спинная часть створки; зубчик на внутренней поверхности переднего края створки (вид изнутри); зубчики на заднем крае створки (вид снаружи). Масштаб: А-Б, Г-Ж — 0.1 мм; В, З — 0.01 мм.

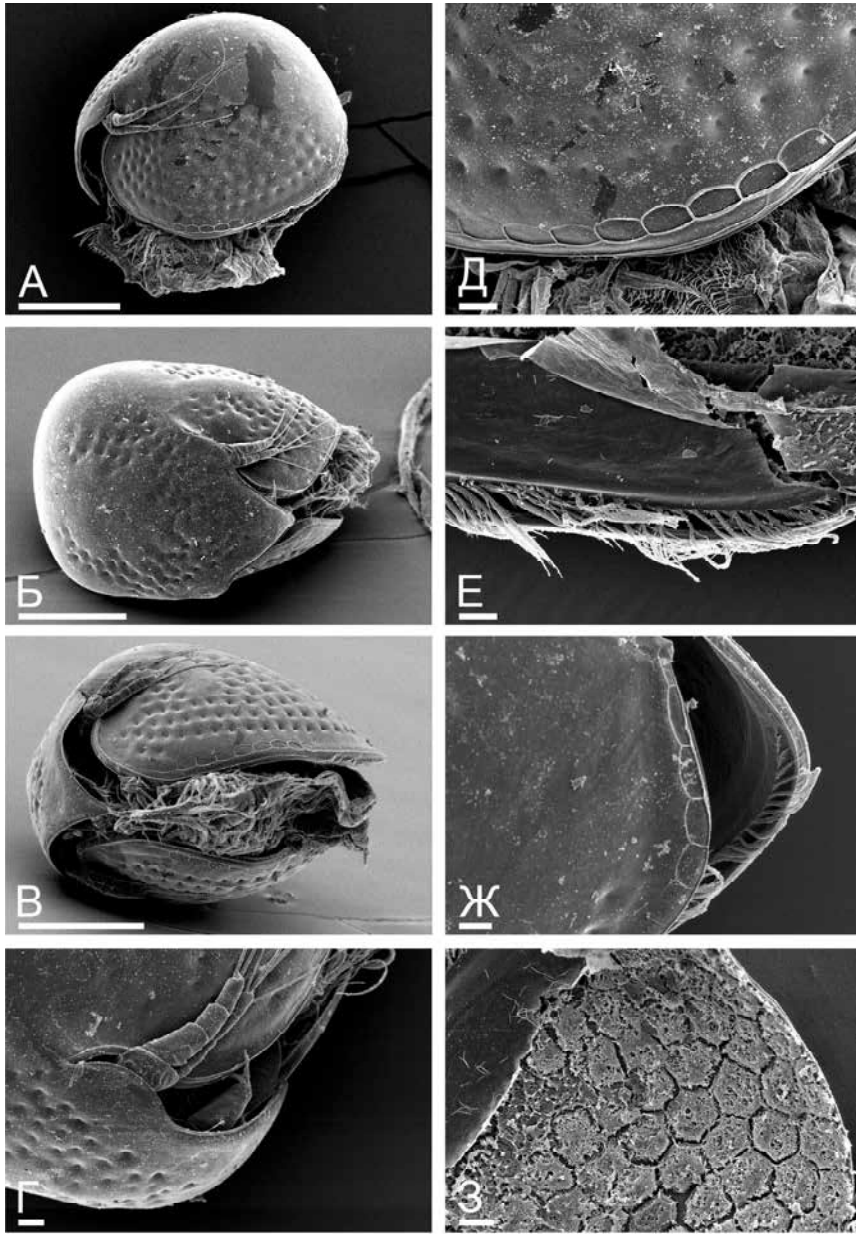


Рисунок 40. Партеногенетическая самка *Chydorus* sp. с полуострова Юкатан (Мексика) (Chydoridae: Chydorinae):
А-В — вид сбоку, спереди и с брюшной стороны; Г — голова, вид сбоку; Д-Е — брюшной край створки, вид снаружи и изнутри; Ж — задний край створки, вид снаружи; З — клетки гиподермы, подстилающие нижний листок кутикулы. Масштаб: А-В — 0.1 мм; Г-З — 0.01 мм.

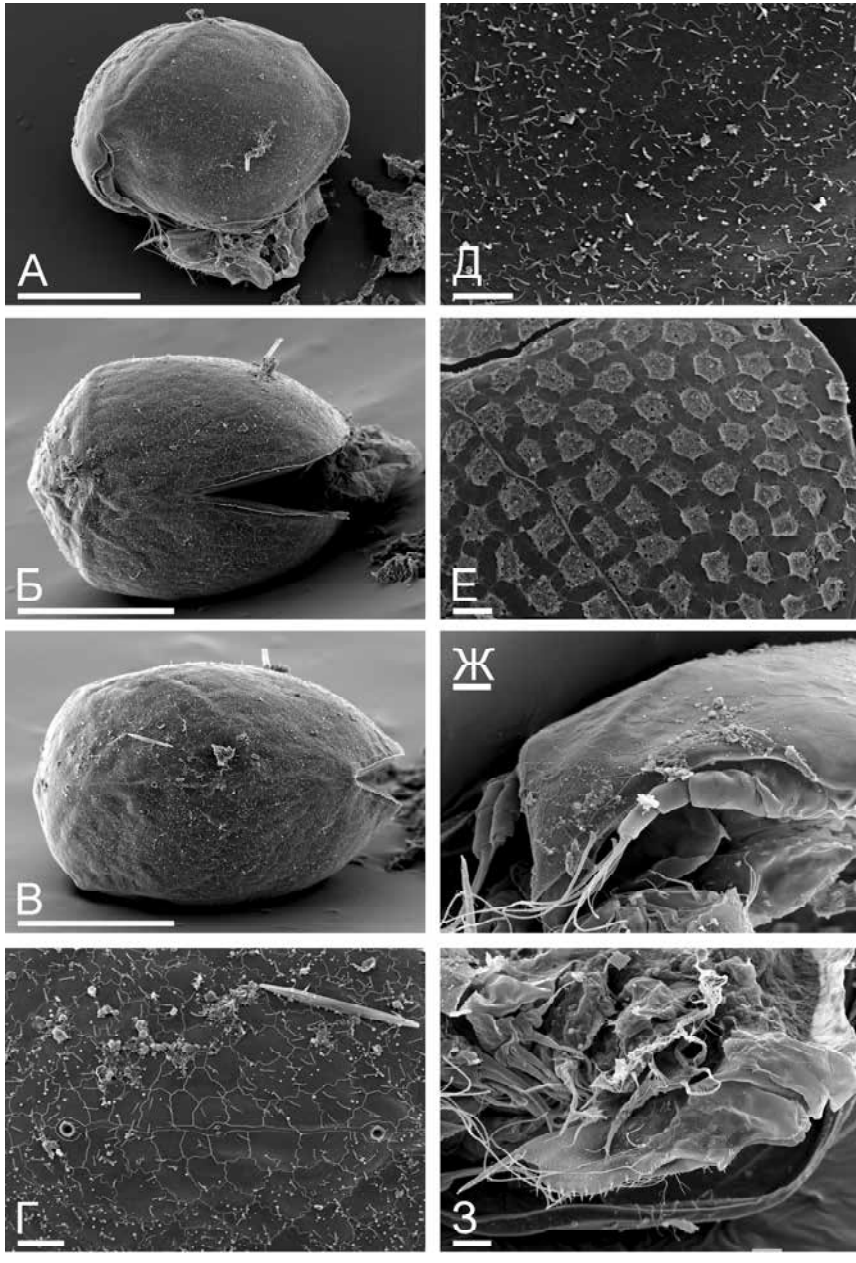


Рисунок 41. *Chydorus pubescens*, партеногенетическая самка:
А-В — вид сбоку, сзади и сверху; Г — головные поры; Д — скульптура створки; Е — внутренняя поверхность створки; Ж — голова, вид сбоку; З — торакоподы, постабдомен и брюшной край сторки. Масштаб: А-В — 0.1 мм; Г-З — 0.01 мм.

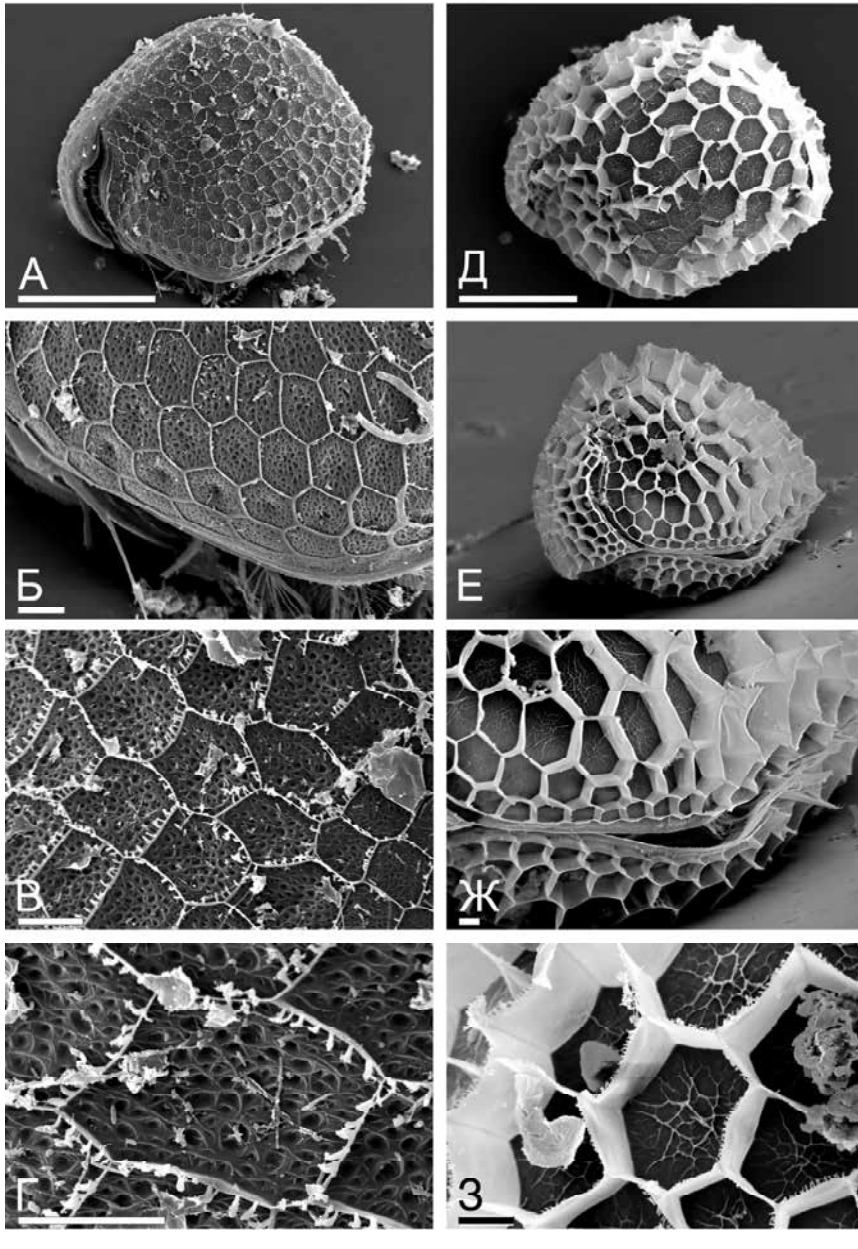


Рисунок 42. Партеногенетическая самка Chydorinae (Chydoridae):
А-Г — *Chydorus invaginatus*, общий вид и створка при различных увеличениях; Д-З — *C. obscurirostris tasekberae*, вид сбоку, спереди и створка при различных увеличениях. Масштаб: А, Д-Е — 0.1 мм; Б-Г, Ж-З — 0.01 мм.

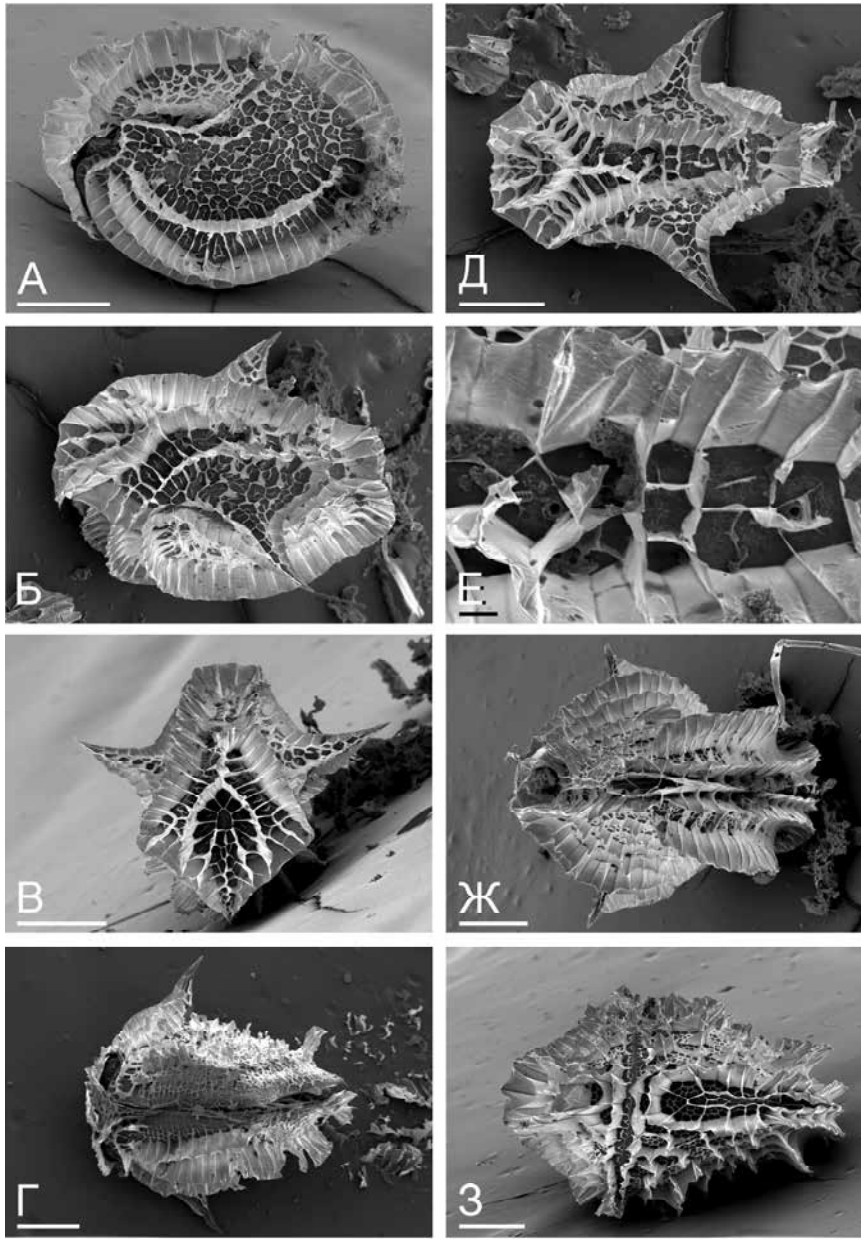


Рисунок 43. Партеногенетическая самка *Chydorus bicornutus*:
А-Г — вид сбоку; антеро-латерально, спереди и снизу; Д-Е — вид сверху и головные поры; Ж-З — вид сзади двух разных самок. Масштаб: А-Д, Ж-З — 0.1 мм; Е — 0.01 мм.

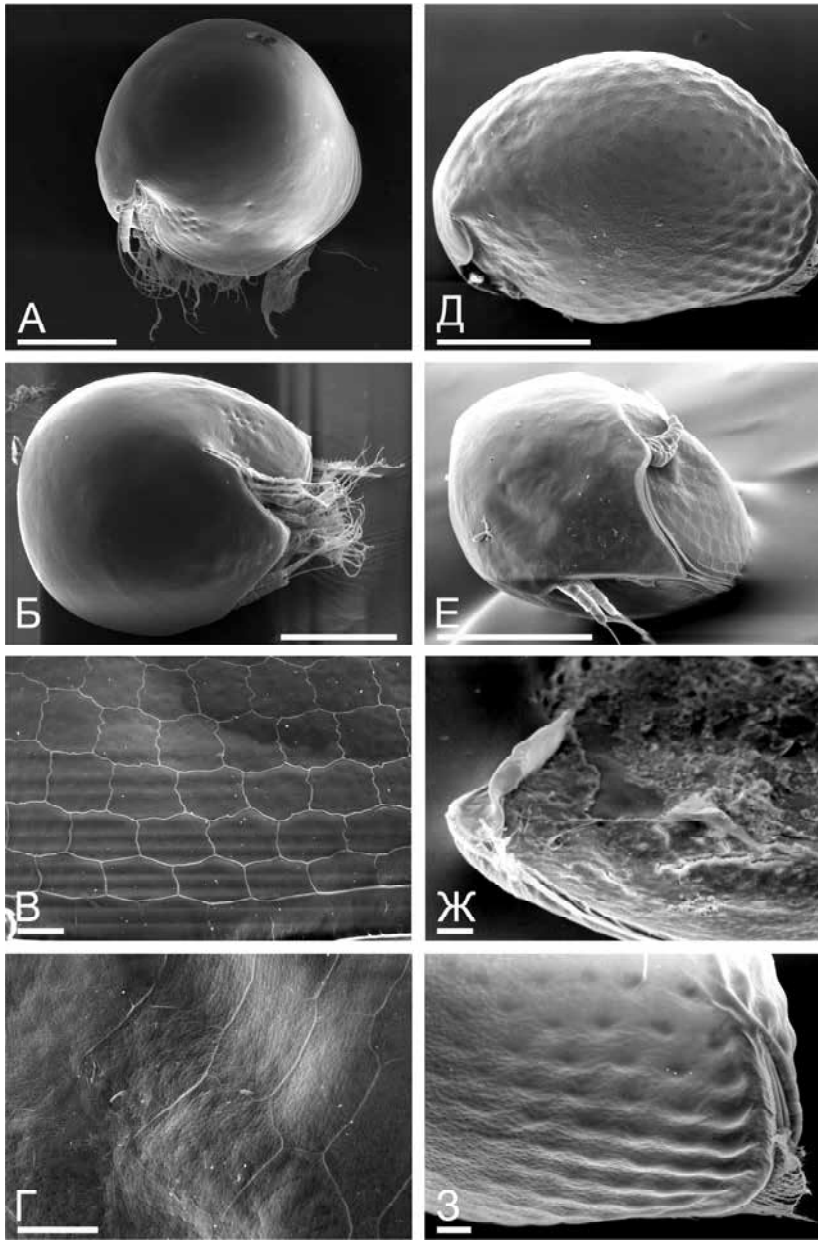


Рисунок 44. Партеногенетическая самка Chydorinae (Chydoridae):
А-Г — *Chydorus parvus*, вид сбоку и спереди, и скульптура створки при различных увеличениях; Д-Е — *Paralona pigra*, вид сбоку и спереди, фланец на внутренней поверхности переднего края створки, скульптура створки. Масштаб: А-Б, Д-Е — 0.1 мм; В-Г, Ж-З — 0.01 мм.

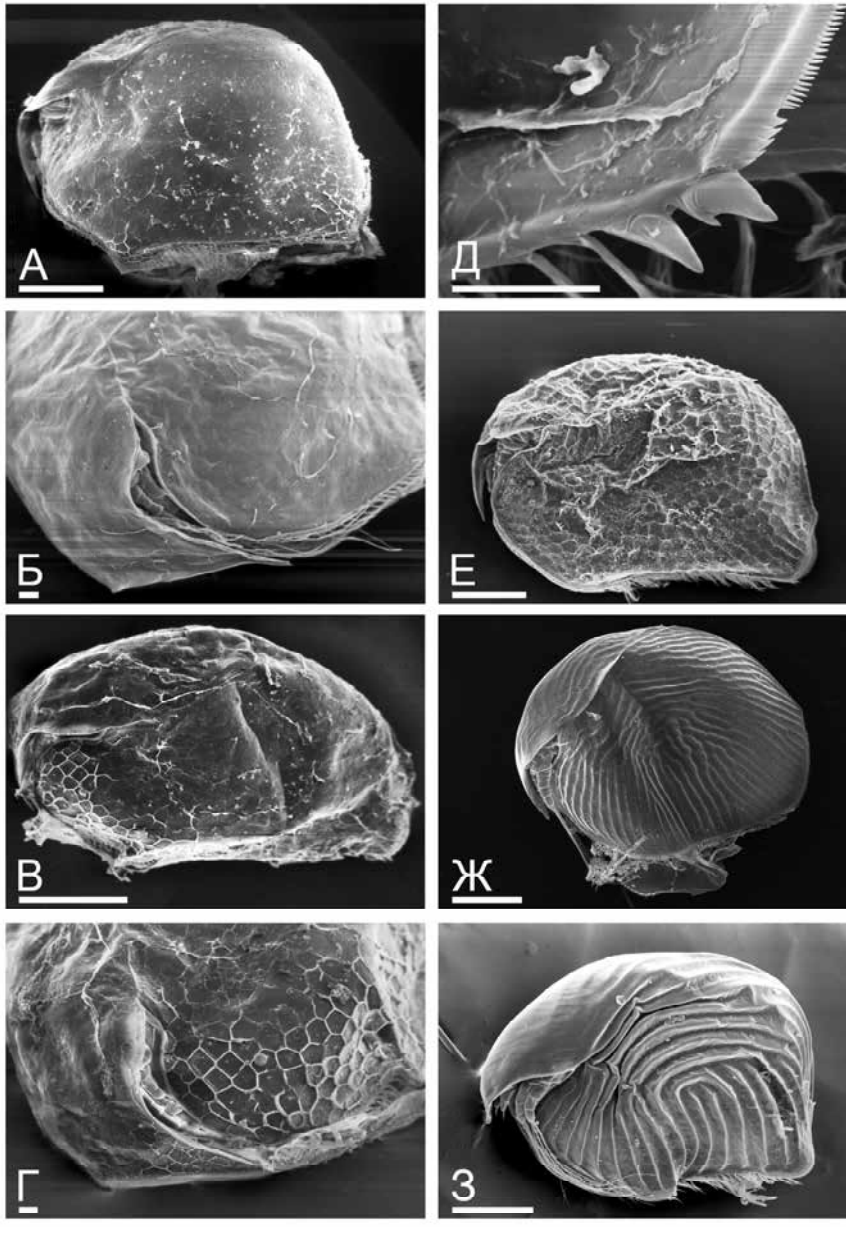


Рисунок 45. Партеногенетическая самка *Pleuroxus* (Chydoridae: Chydorinae): А-Б — *P. trigonellus*, неретикулизованный морфотип, Косино, г. Москва; В-Д — ретикулизованный морфотип из той же популяции, вид сбоку, голова и задне-нижний угол створки; Е — *Pleuroxus uncinatus*, вид сбоку; Ж — *P. wittsteini*, вид сбоку; З — *P. caca*, вид сбоку. Масштаб: А, В, Е-З — 0.1 мм; Б, Г-Д — 0.01 мм.

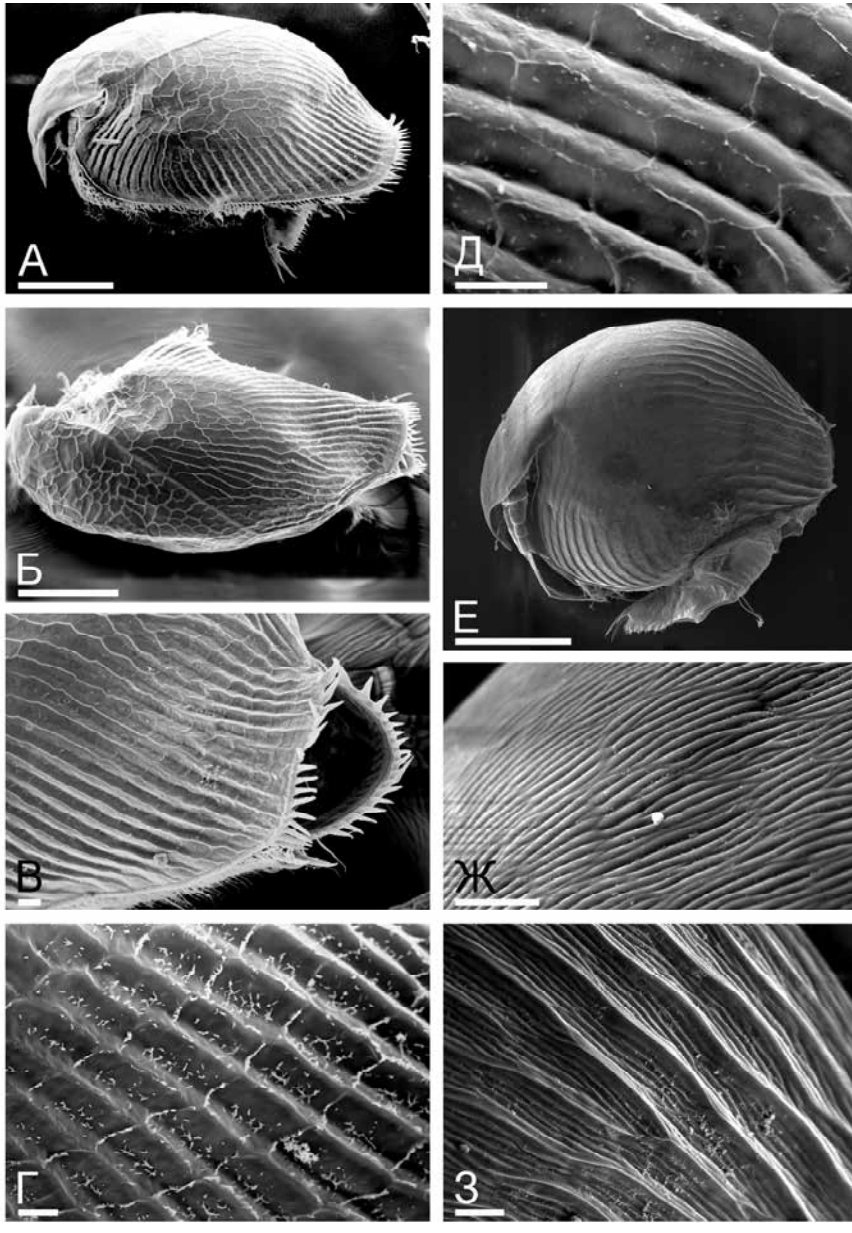


Рисунок 46. Общий вид партеногенетической самки Chydorinae (Chydoridae): А-Д — *Pleuroxus truncatus*, вид сбоку, со спинной стороны, задний край и скульптура створки; Е-З — *Alonella excisa,* вид сбоку и скульптура створки под разными увеличениями. Масштаб: А-Б, Е — 0.1 мм; В-Д, Ж-З — 0.01 мм.

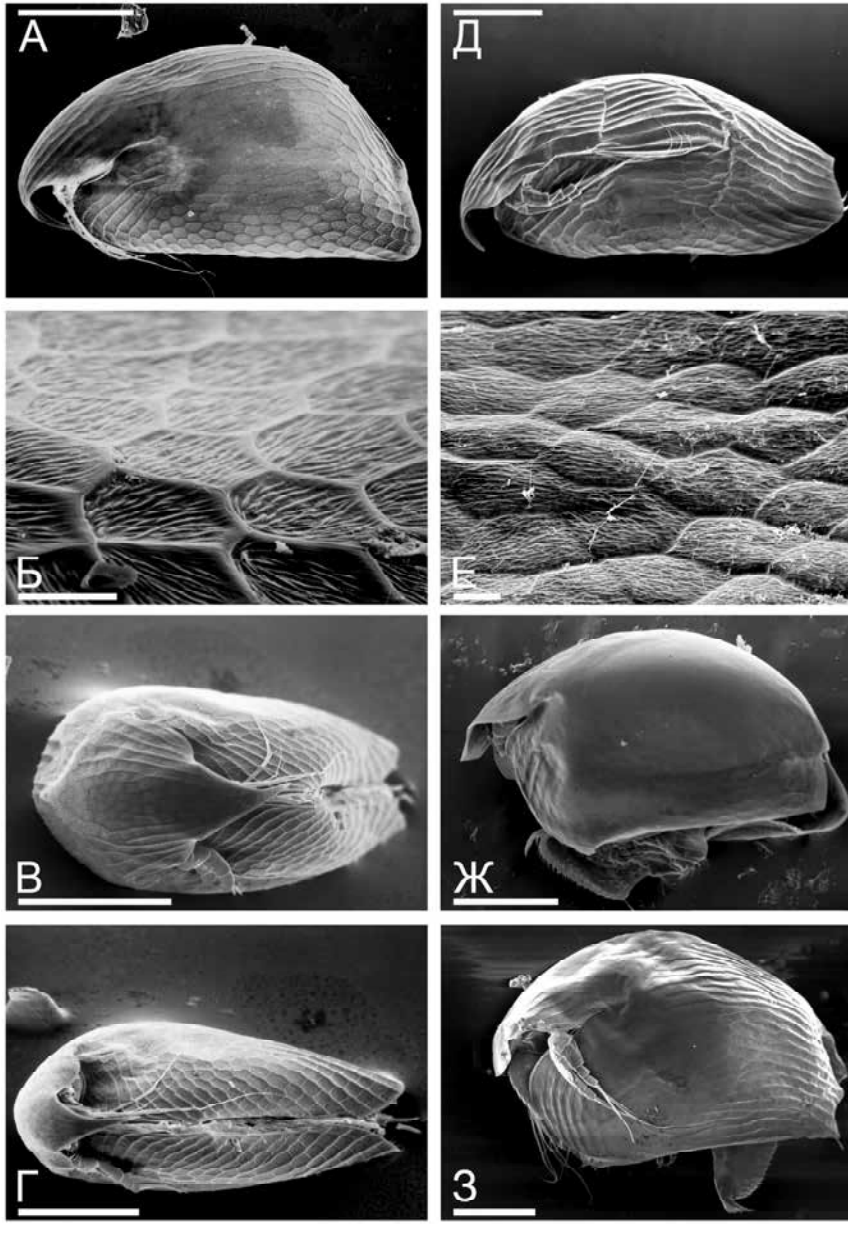


Рисунок 47. Партеногенетическая самка Chydorinae (Chydoridae):
А-Г — *Disparalona acutirostris*, вид сбоку, скульптура створки, вид спереди и с брюшной стороны; Д-Е — *Disparalona rostrata*, вид сбоку и скульптура створки; Ж — *Dunhevedia crassa*, вид сбоку; З — *Dunhevedia serrata*, вид сбоку. Масштаб: А, В-Д, Ж-З — 0.1 мм; Б, Е — 0.01 мм.

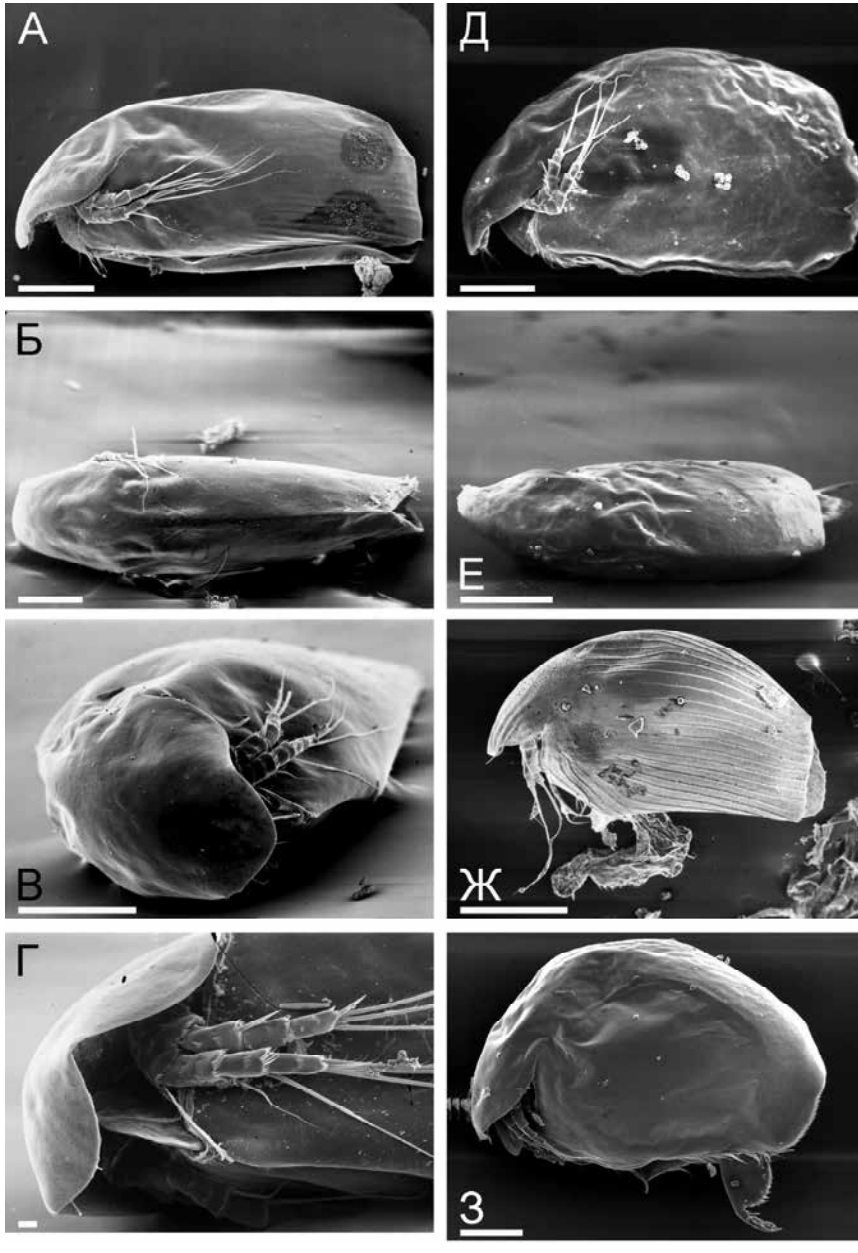


Рисунок 48. Общий вид партеногенетических самок Aloninae (Chydoridae): А-Г — *Alona kendallensis*, вид сбоку, со спинной стороны, спереди, голова с брюшной стороны; Д-Е — *A. setosocaudata*, вид сбоку и со спинной стороны; Ж — *Alona cheni*, вид сбоку; З — *Ovalona meridionalis*, вид сбоку. Масштаб: А-В, Д-З — 0.1 мм; Г — 0.01 мм.

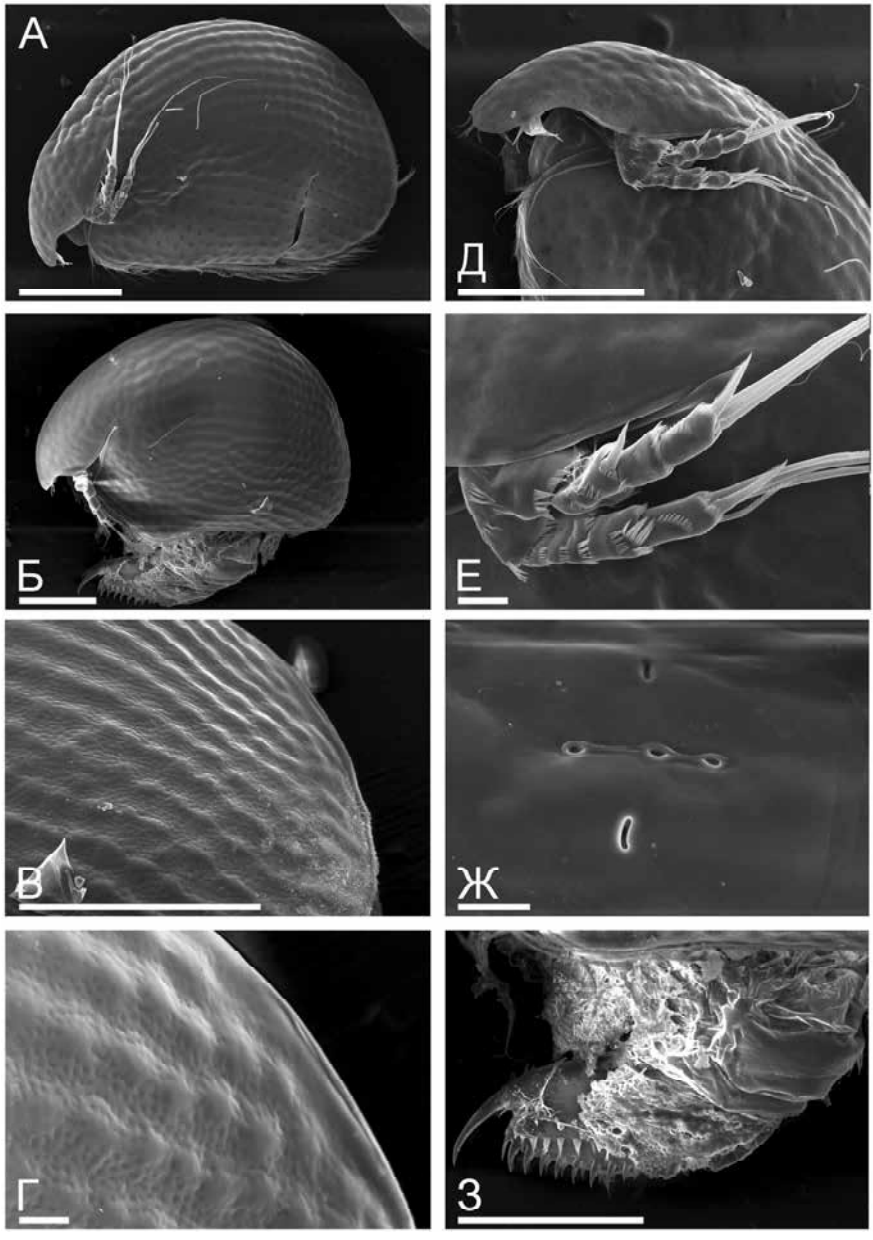


Рисунок 49. Партеногенетическая самка *Alona costata*, экоморфа *tuberculata*: А-Б — вид сбоку двух разных партеногенетических самок; В-Г — скульптура заднеспинной части створки; Д — голова; Е — антенна I; Ж — головные поры; З — постабдомен. Масштаб: А-В, Д, З — 0.1 мм; Г, Е-Ж — 0.01 мм.

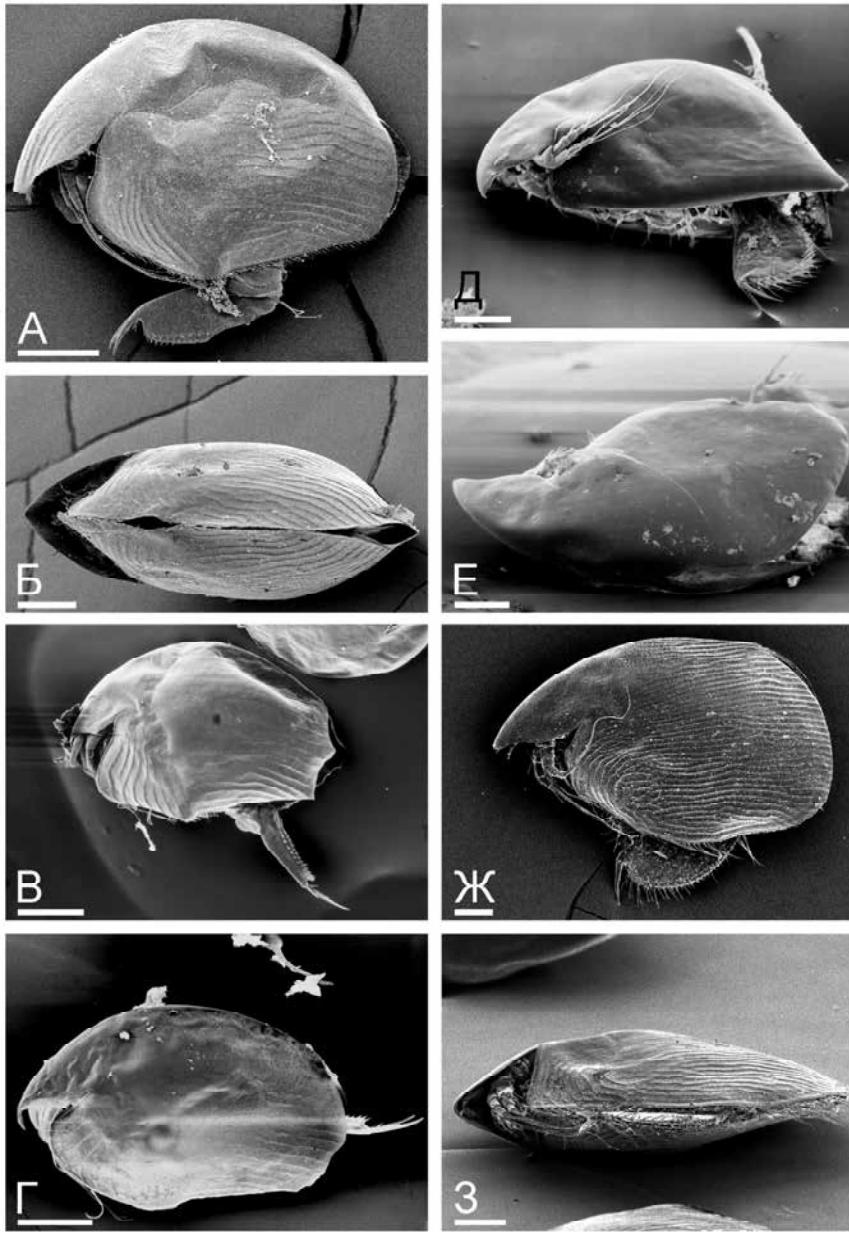


Рисунок 50. Общий вид Aloninae (Chydoridae):
А-Б — *Leberis davidi*, вид сбоку и с брюшной стороны; В — *Kurzia latissima*, вид сбоку; Г — *K. polyspina*, вид сбоку; Д-Е — *Leydigia leydigi*, вид сбоку и переднедорсально; Ж-З — *L. ciliata*, вид сбоку и с брюшной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

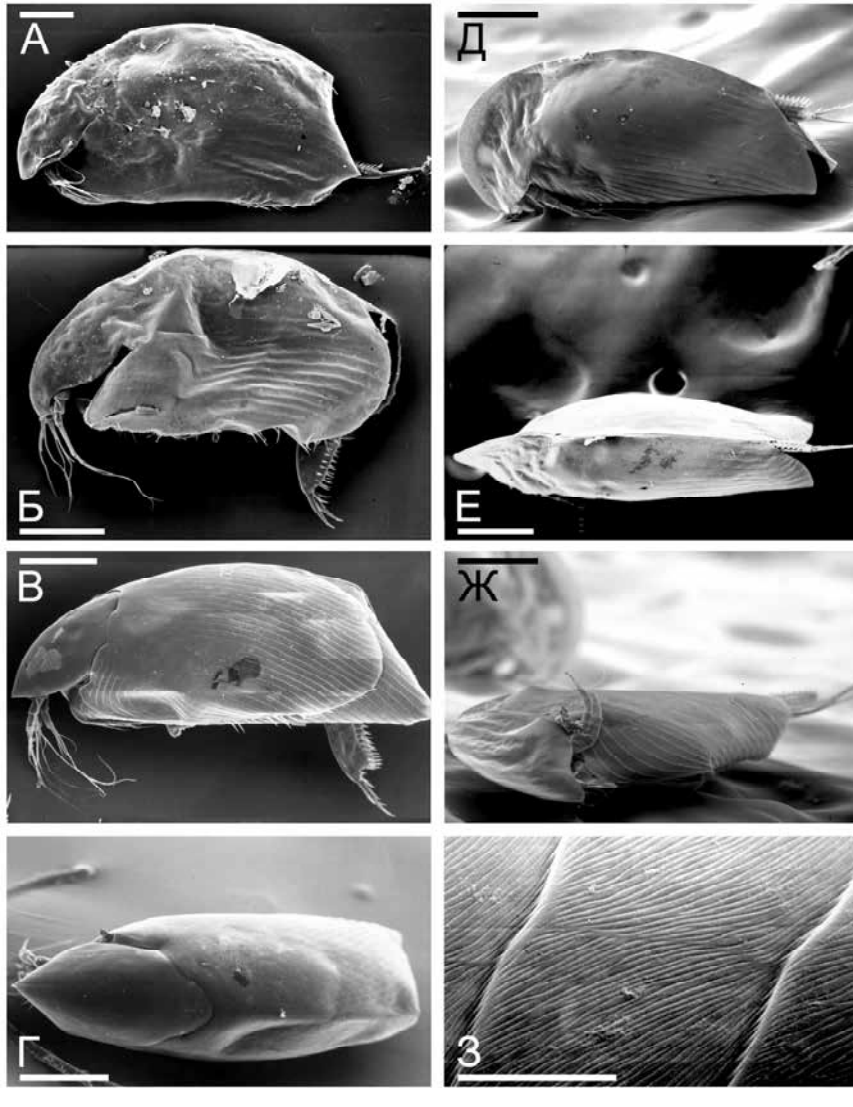


Рисунок 51. Партеногенетическая самка Aloninae (Chydoridae):
А — *Kozhowia gajewskajae*, вид сбоку; Б — *Parakozhowia baikalensis*, вид сбоку; В-Г — *Alonopsis elongatus*, вид сбоку и со спинной стороны; Д-З — *Acroperus harpae*, вид сбоку, со спинной стороны, спереди, и скульптура створки. Масштаб: 0.1 мм.

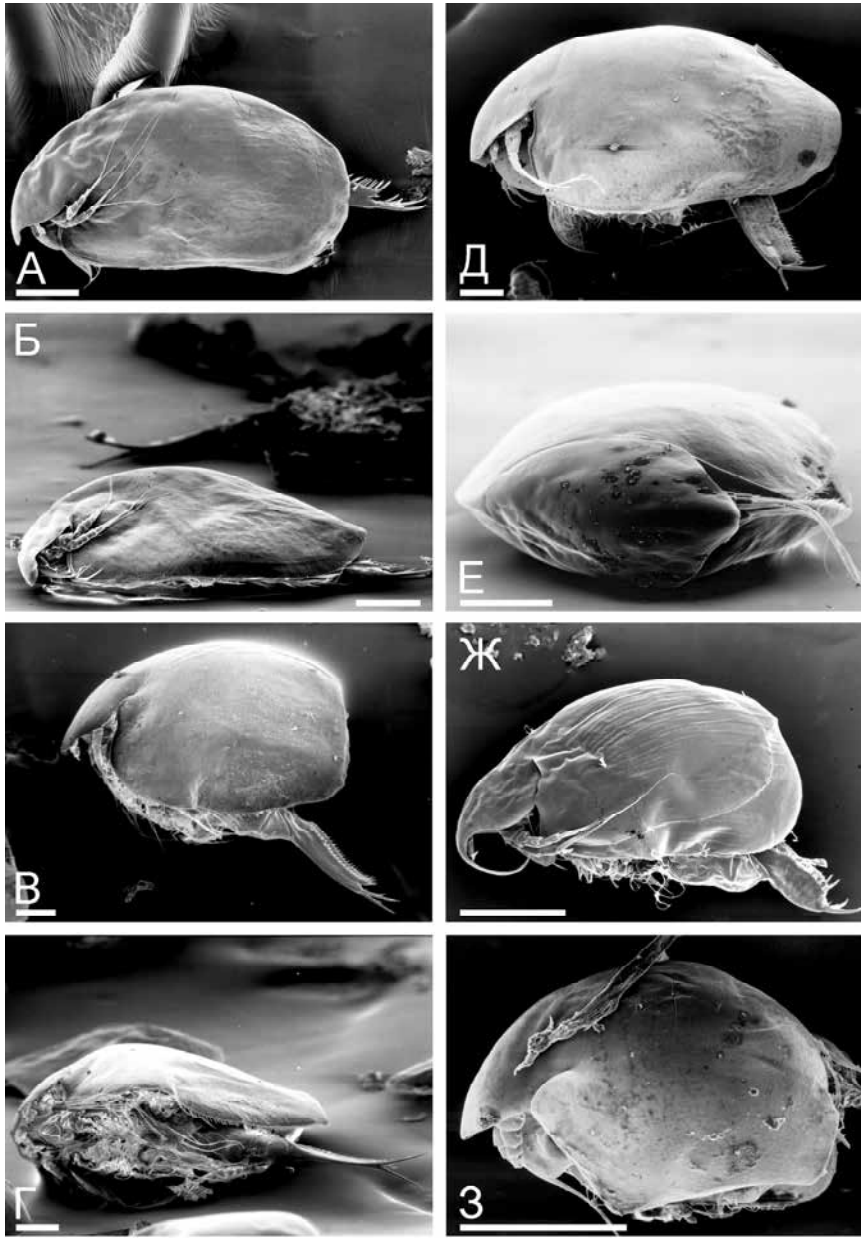


Рисунок 52. Общий вид Aloninae (Chydoridae):
А-Б — *Oxyurella singalensis*, сбоку и латеро-вентральный вид; В-Г — *Euryalona orientalis*, вид сбоку и с брюшной стороны; Д-Е — *Tretocephala ambigua*, вид сбоку и спереди; Ж — *Rhynchotalona falcata*; З — *Indialona ganapati*. Масштаб: 0.1 мм.

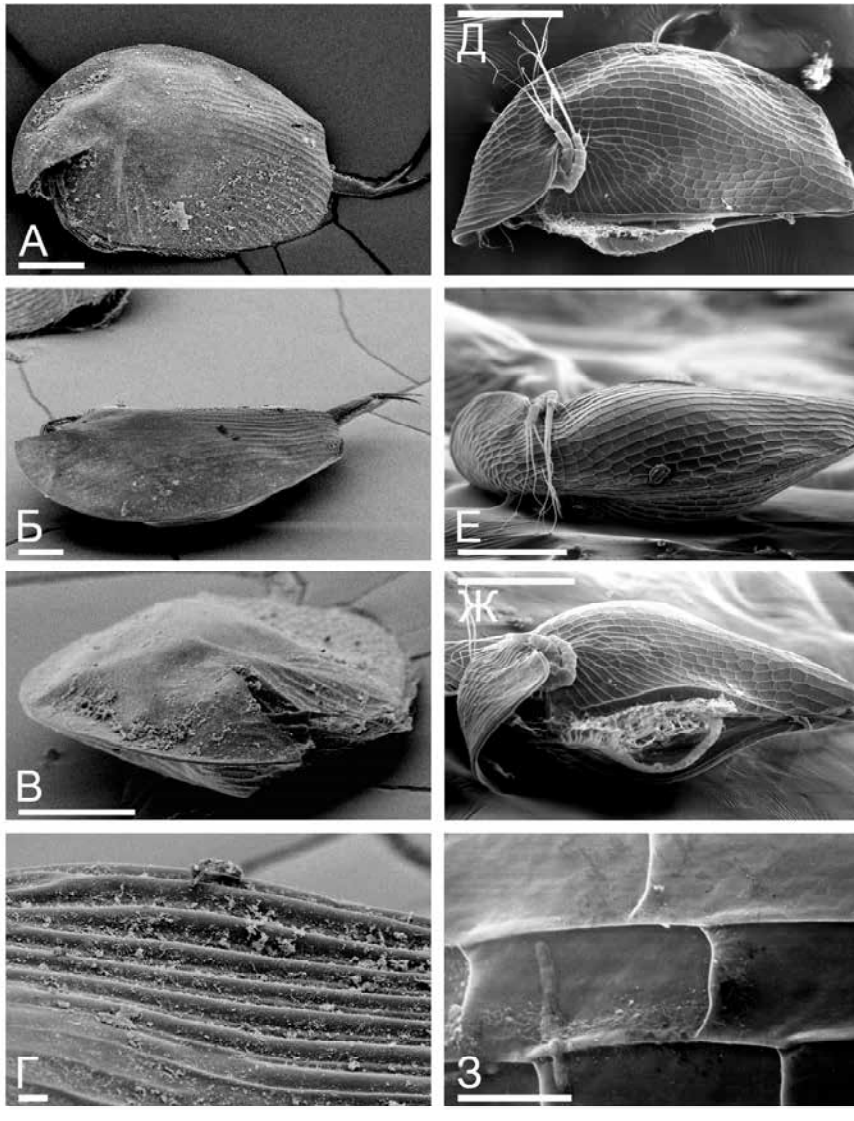


Рисунок 53. Партеногенетическая самка Aloninae (Chydoridae):
А-Г — *Camptocercus dadayi*, вид сбоку, со спинной стороны, спереди, и скульптура створки; Д-З — *Graptoleberis testudinaria*, вид сбоку, со спинной, с брюшной стороны, и скульптура створки. Масштаб: А-В, Д-Ж — 0.1 мм; Г, З — 0.01 мм.

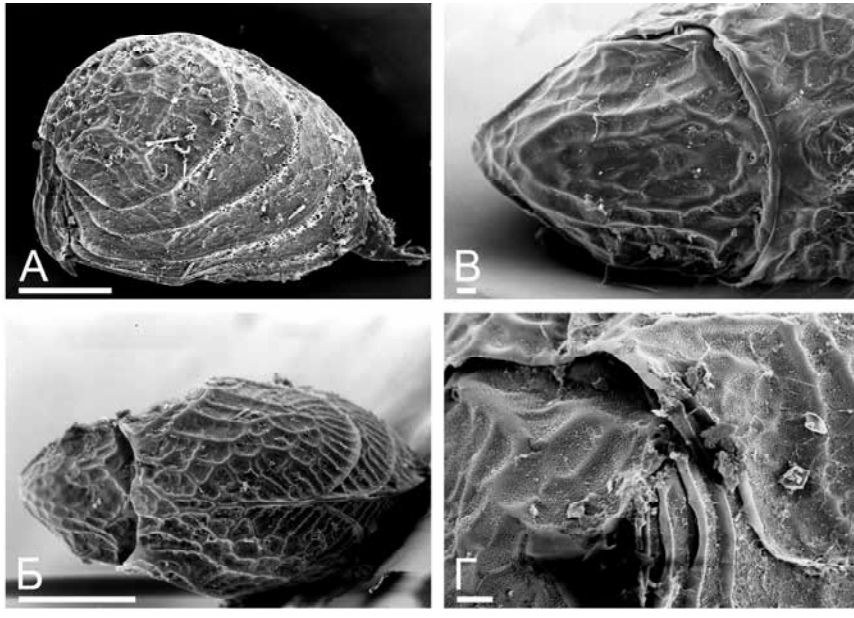


Рисунок 54. Партеногенетическая самка *Monospilus dispar* (Chydoridae: Aloninae): А-Б — вид сбоку и со спинной стороны; В-Г — голова, вид со спинной стороны. Масштаб: А-Б — 0.1 мм; В-Г — 0.01 мм.

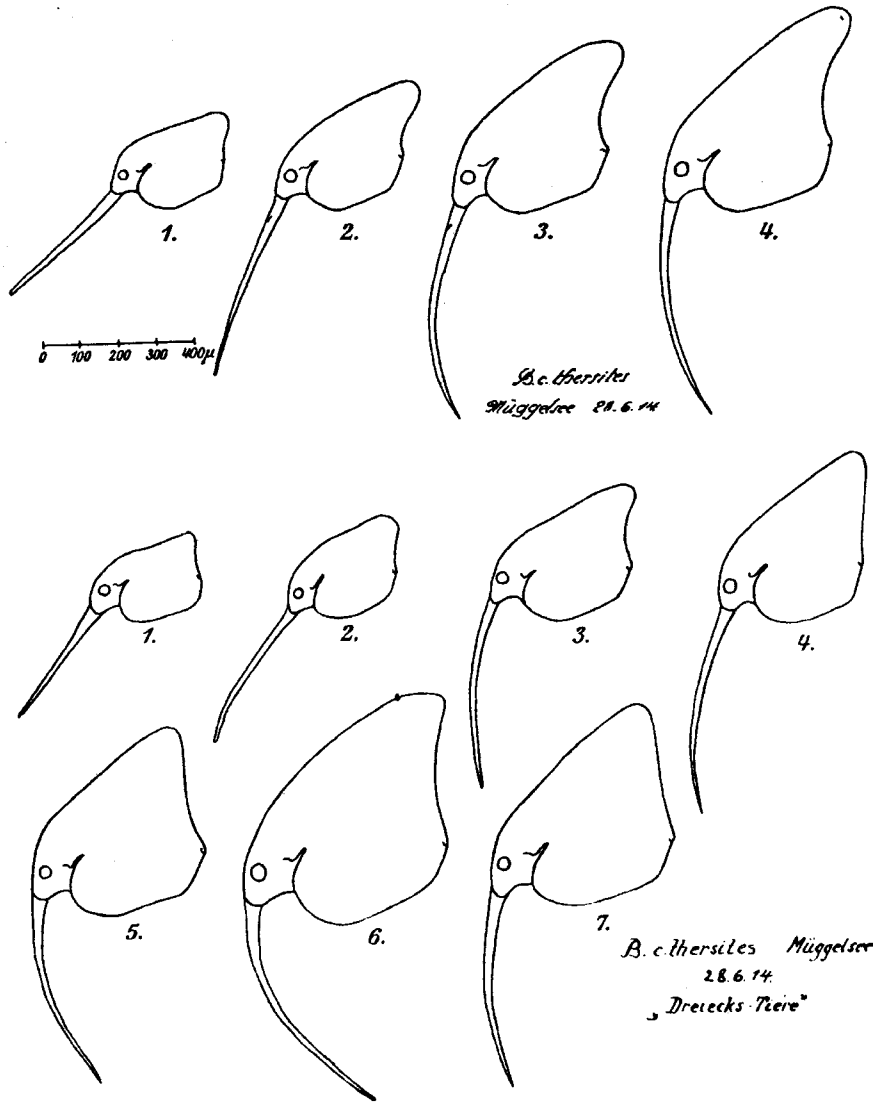


Рисунок 55. Возрастная изменчивость *Bosmina* (*Eubosmina*) в озере Мюггерзее (Германия), два разных сезона. По: Rammner, 1927.

3.3. Покровы

Толщина покровов. Толщина покровов Anomopoda значительно различается в разных частях тела. Так, у крупной *Daphnia magna* толщина эпикутикулы на внешней поверхности карапакса обычно около 1.6 мкм, на внутренней стороне створки — около 0.5 мкм, а на эпиподитах торакальных конечностей — только 0.2-0.5 мкм (Dahm, 1976, 1977). Недавно показано, что внутренняя поверхность створок рачка — это зона, принимающая наиболее активное участие в газообмене (Fryer, 1991b; Pirow et al., 1999a, b), поэтому покровы тут не могут быть толстыми. Высота клеток эпидермиса внутренней стороны створки меньше, чем наружной (Смирнов, 1975). Фрайер (Fryer, 1963, 1974) большое внимание уделил покровам как экзоскелету. Им показано, что кутикула более тонка и гибка в местах причленения конечностей и, наоборот, утолщена в точках прикрепления мышц. С фактом разницы в толщине покровов на разных частях тела связана оборонительная реакция *Chydorus sphaericus* — закрывать створки, защищаясь от врагов (Смирнов, 1975). Таким способом рачок прикрывает более мягкие и более уязвимые части тела.

У пелагических видов *Daphnia* кутикула значительно тоньше, чем у более "тяжелых" видов из временных водоемов, таких, как *D. magna*. У *Acantholeberis curvirostris*, сопоставимого с последней по размерам, толщина кутикулы менее 2 мкм. Напротив, у Chydoridae, при размере тела сильно (на порядок) меньшем, чем у вышеупомянутых видов, толщина кутикулы больше: так у *Leydigia leydigi* и *Alona affinis* она около 2 мкм, *Graptoleberis testudinaria* — 3 мкм, *Anchistropus emarginatus* — 4 мкм, *Pseudochydorus globosus* — до 12 мкм (Fryer, 1968). У крупного зарослевого рачка *Eurycercus lamellatus* толщина кутикулы не менее 6 мкм (Fryer, 1963, Fig. 6). Покровы небольших по размерам *Bosmina* также относительно толсты (не менее 2 мкм судя по фотографиям Хавела (Havel, 1978)).

Фрагменты экзоскелетов Anomopoda составляют массовую категорию остатков в голоценовых отложениях континентальных водоемов (Смирнов, 1984). При подготовке пробы грунта для карцинологического анализа остатки органики выжигают в кипящей перекиси водорода или щелочи. При этом часть животных фрагментов несомненно разрушается в агрессивной среде. Не вызывает сомнения, что разная степень сохранности остатков Anomopoda в донных отложениях (а также в препарате после его выжигания) явно связана с разной прочностью их покровов (Frey, 1959, 1960, 1962a-b, 1986, 1991; Смирнов, 1984). Некоторые фрагменты тела Anomopoda сохраняются в отложениях очень хорошо, другие — плохо, в зависимости от толщины кутикулы. Наиболее хорошо сохраняющиеся части — головные щиты (у Chydoridae, Eurycercidae и Bosminidae), створки, постабдомен, постабдоминальный коготок, антенна I и мандибула (Рис. 56).

Прочность покровов *Bosmina* подтверждается хорошей сохранностью остатков этих рачков в озерных отложениях (Рылов, 1923; Austin, 1942; Frey, 1960, 1986, 1991b; Goulden, Frey, 1968). В то же время, остатки партеногенетических самок *Daphnia* и других Daphniidae, а также Moinidae с "крайне тонкими раковинками" (Frey, 1991b, P. 197) редко сохраняются, исключение составляют лишь их мандибулы и постабдоминальные коготки (Смирнов, 1984; Smirnov, 1999c). При этом эфиппиумы Daphniidae со-

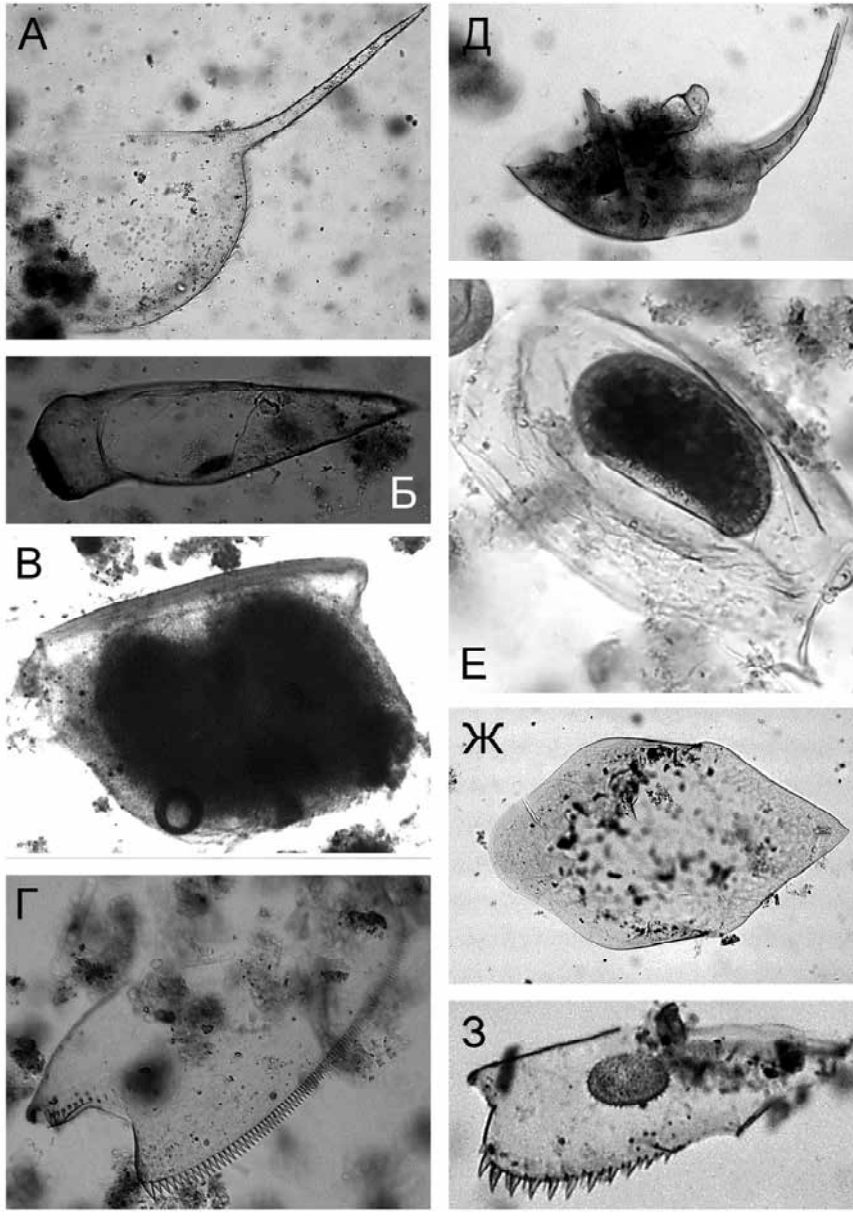


Рисунок. 56. Остатки Anomopoda в субфоссильных голоценовых отложениях Шатурских озер (Московская область, Россия):
А-В — *Daphnia* sp., брюшная и задняя часть створки, мандибула и эфиппиум; Г — *Eurycercus lamellatus*, постабдомен; Д-Е — *Bosmina* cf. *longispina*, головной щит и эфиппиум; Ж-З — *Alona affinis* (Chydoridae), головной щит и постадомен. Масштаб разный. Оригинальные фотографии А. А. Жарова.

храняются хорошо, и этот факт важен для обсуждения различий между партеногенетической и гамогенетической самкой (см. ниже).

Неполная линька. При линьке партеногенетической самки у большей части видов *Ilyocryptus* сбрасываются только старые покровы нижней стороны головы, внутренней поверхности створки, абдомена, конечностей и постабдомена, в то время как головной щит и внешние покровы створок остаются прикрепленными к новым покровам. Старые головные щиты наслаиваются один на другой в виде концентрических пластинок, как и старые створки (Рис. 25). Такой тип линьки называется неполным (Чиркова, 1984; Alonso, 1996; Kotov, Štifter, 2006). При этом, при переходе самки к гамогенетическому развитию все старые головные щиты и створки сбрасываются в ходе одной линьки, так что у гамогенетической самки покровы однослойные.

Большинство исследованных мной видов *Ilyocrypt*us характеризуется неполной линькой, хотя некоторые из них имеют плезиоморфную полную линьку (Рис. 26).

У *Monospilus* (подсемейство Aloninae семейства Chydoridae) при линьке старые створки также не сбрасываются, однако, старые головные щиты отбрасываются (Рис. 54), что может рассматриваться как доказательство независимости возникновения неполной линьки в двух родах.

Помимо видов с облигатной неполной линькой (*Monospilus* и большинства видов *Ilyocryptus*), факультативное сохранение створок предыдущих возрастов найдено у некоторых других бентосных Aloninae: *Alonopsis elongatus* (Рис. 51-В), *A. aureolata*, *Alona rustica, A. iheringula, Rhynchotalona falcata*, *Kozhowia kozhowi, Oxyurella tenuicaudis*, *O. longicaudis* (Смирнов, 1971a; Kotov, 2000a; Котов, 2006a; Van Damme, Dumont, 2010; Sinev, Atroshenko, 2011). В то же время, ни у одного вида подсемейства Chydorinae неполная линька не выявлена.

Макроскульптура тела. Макроскульптура выражена у представителей небольшого числа родов Anomopoda, но при этом она весьма разнообразна. Кили (Рис. 26-Г; Рис. 27-З; Рис. 29-Д-З; Рис. 51-Д-Ж; Рис. 53-В), шипы (Рис. 21-Д-Ж: Рис. 37), иглы (Рис. 18-19), бугры (Рис. 44-Д, З; Рис. 49-А-Д), роговидные выросты (Рис. 20; Рис. 26-А-Б) найдены на разных частях тела Anomopoda разных семейств, они будут рассмотрены в соответствующих последующих разделах.

У ряда Chydoridae, таких как *Paralona* (Рис. 44), *Chydorus*, *Pleuroxus*, *Alonella* (Chydorinae), *Alona* (Рис. 49), *Anthalona, Armatalona* (подсемейство Aloninae) имеются как гладкие, так и бугорчатые и ямчатые морфотипы, причем, в одной популяции могут присутствовать как те, так и другие (Смирнов, 1971a; Sinev, 2001; Sinev, Hollwedel, 2002; Sinev et al., 2007; Van Damme, Dunimt, 2011; Sinev et al., 2012). Несомненно, что такая странная (и пока функционально непонятная) структура створок появилась независимо у двух подсемейств Chydoridae.

Мезоскульптура (ретикуляция). Под мезоскульптурой я понимаю выросты на теле (изначально очень тонкие валики), повторяющие границы подстилающих кутикулу клеток гиподермы и связанных с ними в своем происхождении ("shallow chitinous epidermal outfoldings" по Anderson, 1933, см. Рис. 57). Основной вариант мезоскульптуры покровов Anomopoda — ретикуляция (Рис. 57-70). Дам (Dahm, 1976, 1977) выявил два основных типа поверхностных структур на кутикуле, многоугольники и ребра, однако,

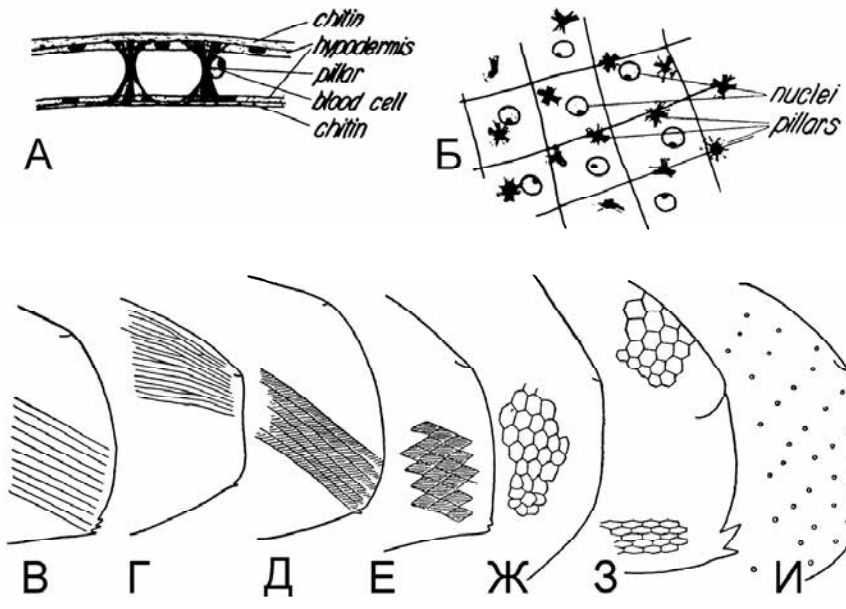


Рисунок 57. Створки Anomopoda:
А-Б — Створка *Daphnia* на срезе (А) и с поверхности (Б); В-И — Рисунок створок Chydoridae: В — *Acroperus harpae*; Г — *Picripleuroxus striatus*; Д — *Alonopsis elongatus*; Е — *Alonella excisa*; Ж — *Pseudochydorus globosus*; З — *Graptoleberis testudinaria*; И — *Alona guttata*. (В, Д — параллельные линии; Г — анастомозирующие линии; Е, Ж, З — ячеи; И — ямки) (А-Б по: Anderson, 1933; В-И по: Смирнов, 1971а).

заметил, что часто встречаются переходные типы. У Ostracoda, классификацию скульптуры которых я использую в качестве примера, также часто присутствует сетчатая мезоскульптура, которая независимо усиливается в разных районах раковинки у представителей разных таксонов (Шорников, 1981).

Еще в начале XX века были начаты попытки описания формирования ретикуляции в постэмбриональном развитии Anomopoda, в некоторых случаях прослеживалась судьба каждой ячейки карапакса путем последовательного изучения сброшенных животным линочных шкурок (Haack, 1915; Rammner, 1926; Anderson, 1933). Показано, что отдельная ячейка карапакса партеногенетической самки (как и элемент морфологии эфиппиума) есть контуры клетки наружного слоя гиподермы, выделяющей кутикулу (Anderson, 1933; Бенинг, 1941; Halcrow, 1978; Глаголев, 1986).

Слабо склеротизованные покровы со слабо выраженной ретикуляцией и прочими разновидностями скульптуры и отсутствие каких-либо выростов на теле характерно для Eurycercidae (Рис. 38), Acantholeberidae, Ophryoxidae (Рис. 27-А-Д), части Macrothricidae, например, *Lathonura* (Рис. 27-З) и наиболее архаичных Chydoridae (*Saycia*). У многих Anomopoda разных семейств имеется более или менее развитая ретикуляция, которая часто более выражена на створках (Рис. 58-70), чем на голове, хотя может

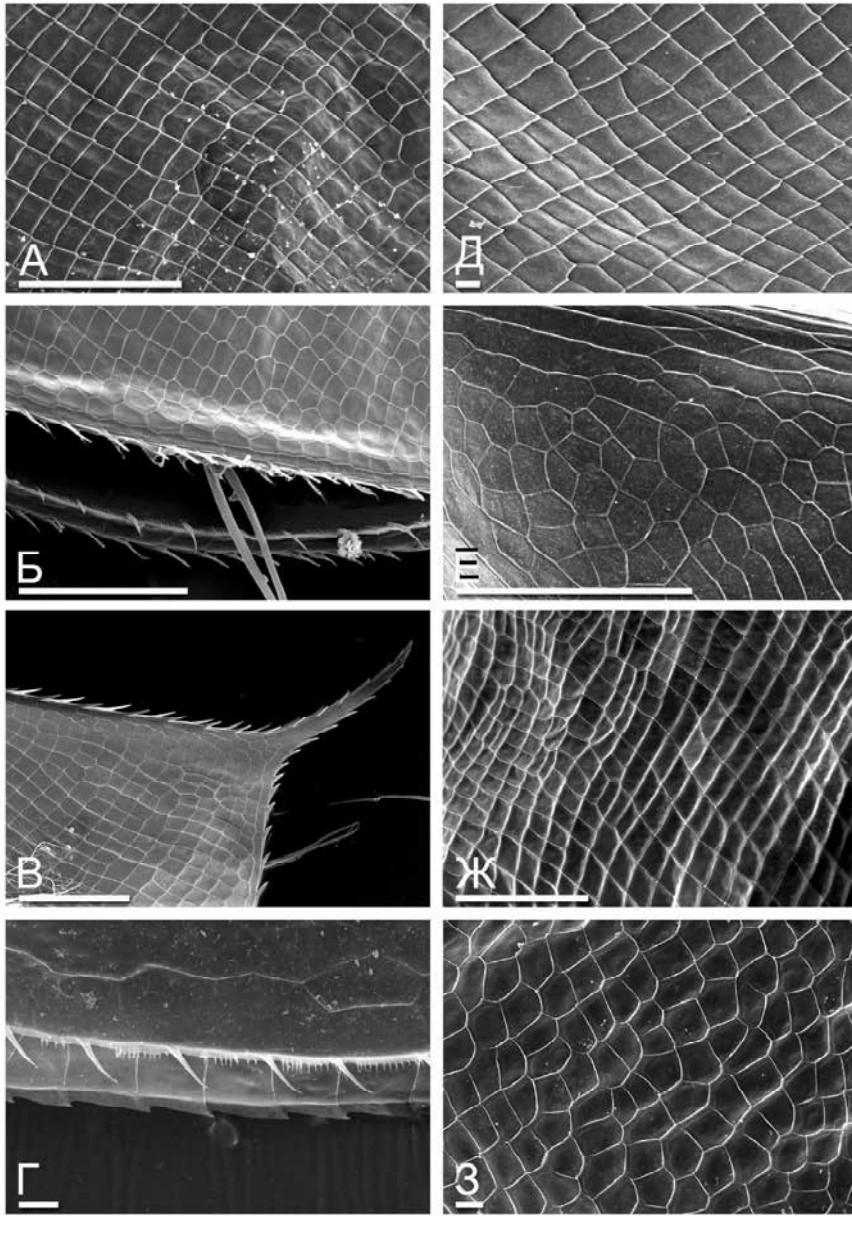


Рисунок 58. Створки и голова *Daphnia* (Daphniidae):
А-Б — *D. pulex*, скульптура в средней части створки и вооружение заднебрюшного района створки; В-Г — *D. minehaha*, задне-спинной угол и задний край створки, вид изнутри; Д-Е — *D. magna*, скульптура на средней части створки и на поверхности головы; Ж — *D. pusilla*, средняя часть створки; З — *D. ephemeralis*, средняя часть створки. Масштаб: А-В, Е-Ж — 0.1 мм; Г-Д, З — 0.01 мм.

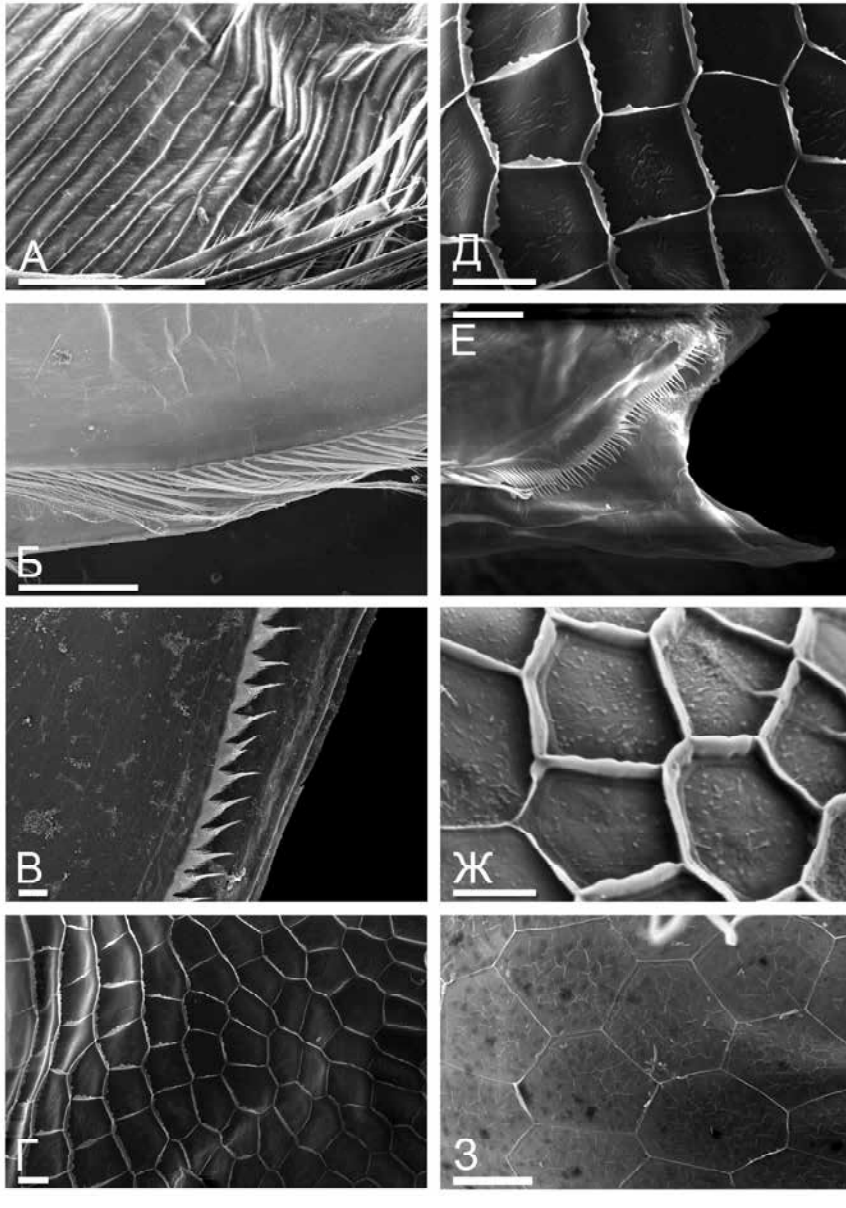


Рисунок 59. Створки Daphniidae:
А-В — *Simocephalus exspinosus*, скульптура створки; вооружение брюшного края, вид изнутри, спинной край, вид изнутри; Г-Е — *Scapholeberis microcephala*, скульптура створки и мукро (вид изнутри); Ж — *Ceriodaphnia* cf. *laticaudata*, скульптура створки; З — *C. cornuta*, ретикуляция створки. Масштаб: А-Б — 0.1 мм; В-З — 0.01 мм.

быть и одинаково выражена на всей поверхности тела. Мезоскульптура в виде дорсовентральных (Рис. 21-А-Г; Рис. 27-Е-Ж) или продольных (многие Aloninae, Рис. 51-А-В, Д-З; Рис. 52-Ж; Рис. 53-А, Г) полос явно является производной от ячеи, и может рассматриваться как один из ее типов. При этом часто у видов, у которых сильнее развита мезоскульптура, микроскульптура в виде микроскопических выростов внутри ячеек ретикуляции также сильно развита (Рис. 42; Рис. 47).

Среди представителей разных семейств имеются виды как с менее, так и с более выраженными линиями ретикуляции. Для некоторых, преимуще-

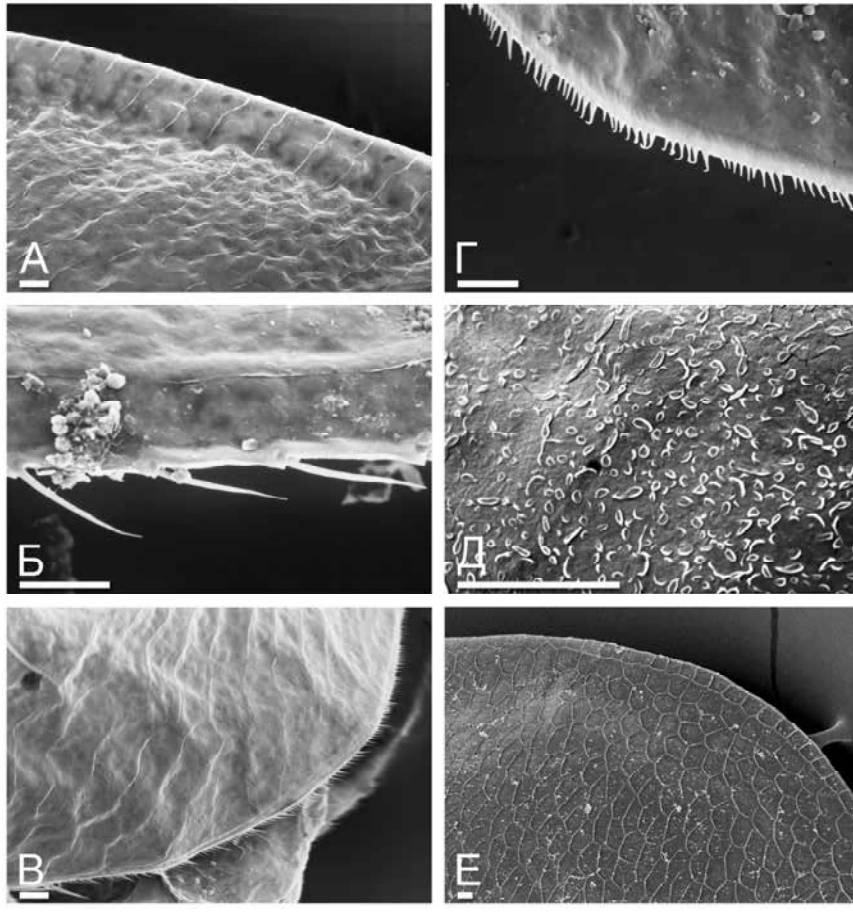


Рисунок 60. Створки Moinidae:
А-Г — *Moina chankensis*, спинной край, щетинки на брюшном крае, задне-брюшная часть створок и детали вооружения задне-брюшного края; Д — *Moina macrocopa,* поверхность створки; Е — *Moinodaphnia macleayi*, спинная часть карапакса. Масштаб: 0.01 мм.

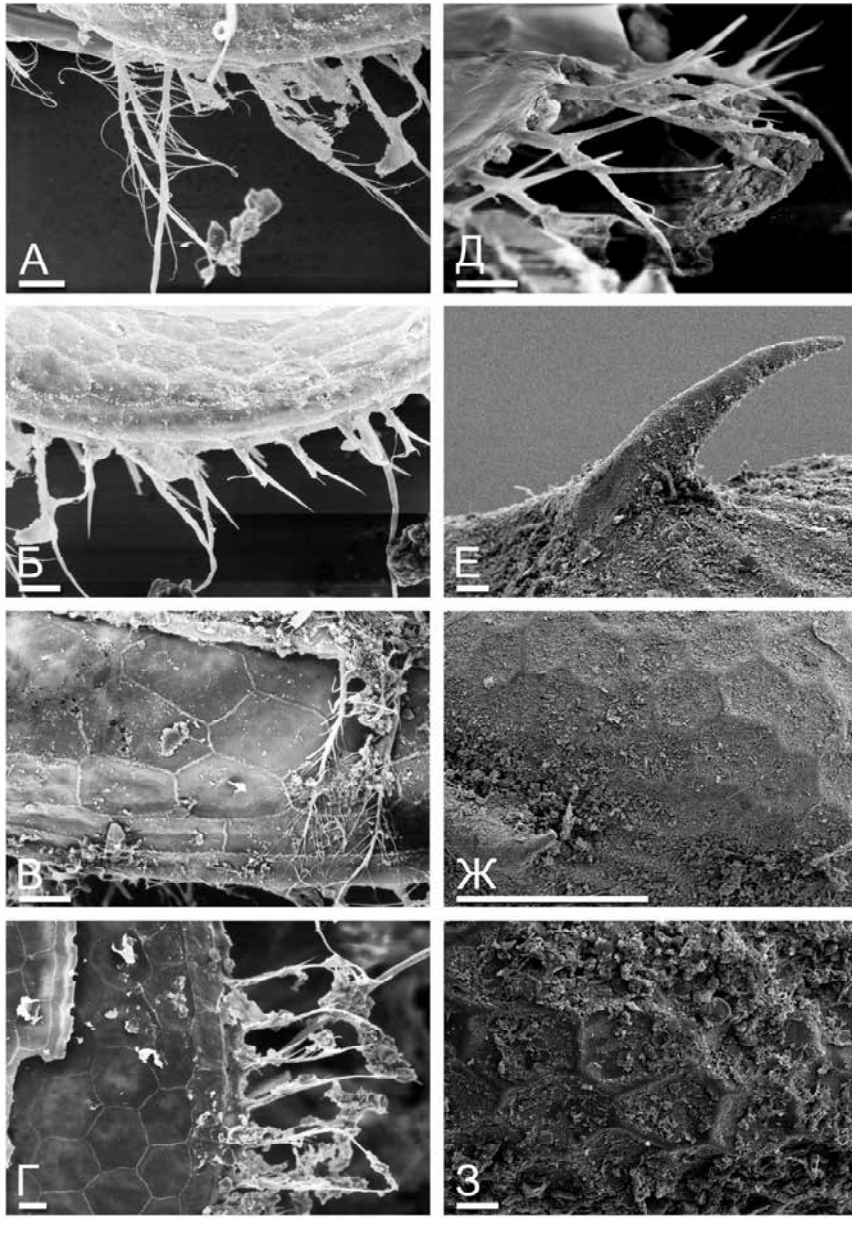


Рисунок 61. Створки *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae):
А-Б — *I. spinifer*, вооружение заднебрюшного и заднего края; В-Д — *I. cuneatus*, скульптура створки и вооружение заднего края (вид снаружи); Е-Ж — *I. paranaensis inarmatus*, роговидный вырост на створке, скульптура створки; З — *I. uenoi*, скульптура в средней части створки. Масштаб: 0.01 мм.

ственно бентосных, Anomopoda разных семейств (*Monospilus*, *Ilyocryptus*) характерна скульптура покровов в виде вздутой ячеи (Рис. 26; Рис. 54; Рис. 61-Е-З). Интересно, что у планктонной *Indialona* также имеется низкая, но сложная скульптура по линиям ретикуляции. Внутри ячеек ретикуляции у некоторых Chydoridae иногда имеются ямки, выраженные по всей створке (Рис. 40) или только около ее края. У некоторых видов рода *Pleuroxus* (Chydoridae) на створках имеются невысокие складки (*P. wittsteini*) (Рис. 45-Ж). Однако у *P. caca* они мощно развиты (Рис. 45-З) и уже могут рассматриваться как элементы макроскульптуры, изменяющие форму тела.

У некоторых видов *Ceriodaphnia* группы *cornuta* s.lat. встречен особый вариант мезоскульптуры, когда по линии ретикуляции идет тонкая и низкая складка, а в каждом узле многоугольника имеется длинный и тонкий волосок (см. Berner, 1985, 1986). По-видимому, этот вариант опушенности не гомологичен таковому у *C. setosa* (см. ниже).

Ретикуляция большинства видов Daphniidae (с относительно тонкими покровами) представлена в виде тонкой ячеистости (Рис. 58-А-В, Д-З), однако, у некоторых видов каждая линия ретикуляции более толста и вздута, а иногда оттянута в виде складки (Рис. 59-Г-Д, Ж). Иногда задний угол каждой ячейки оттянут в небольшой шипик (Рис. 58-А, Д), так что покровы животного слегка напоминают рыбью чешую. Некоторые Macrothricidae (*Macrothrix spinosa*, *Streblocerus pygmaeus*) выглядят покрытыми чешуей (Рис. 29-А-Б; Рис. 33-Д-Е), поскольку складка по линии ретикуляции на заднем крае каждой ячейки оттянута назад и частично покрывает последующую ячейку (Рис. 64-В; Рис. 65-А-Б).

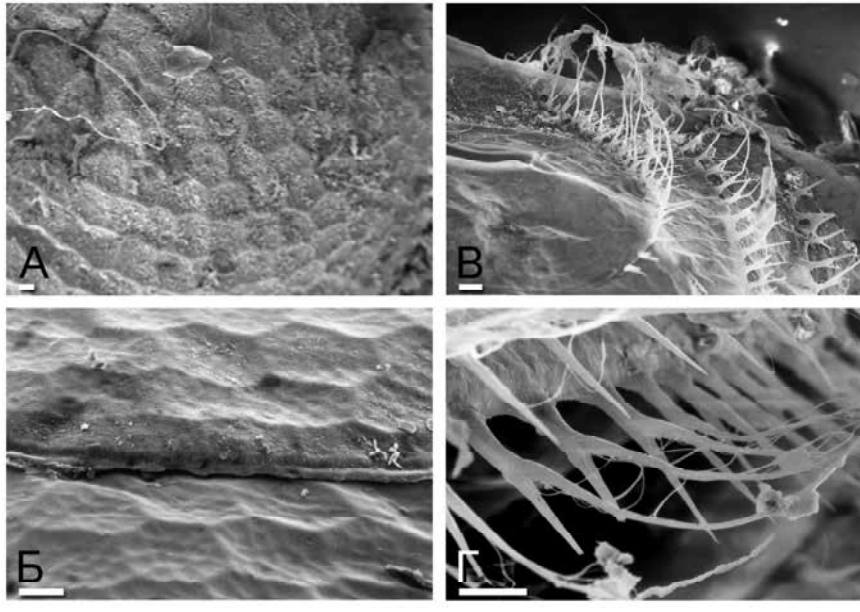


Рисунок 62. Створки *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae):
А — *I. isanensis*, скульптура створки; Б-Г — *I. smirnovi*, скульптура створки и щетинки на ее заднем крае. Масштаб: А, В — 0.01 мм; Б, Г — 0.001 мм.

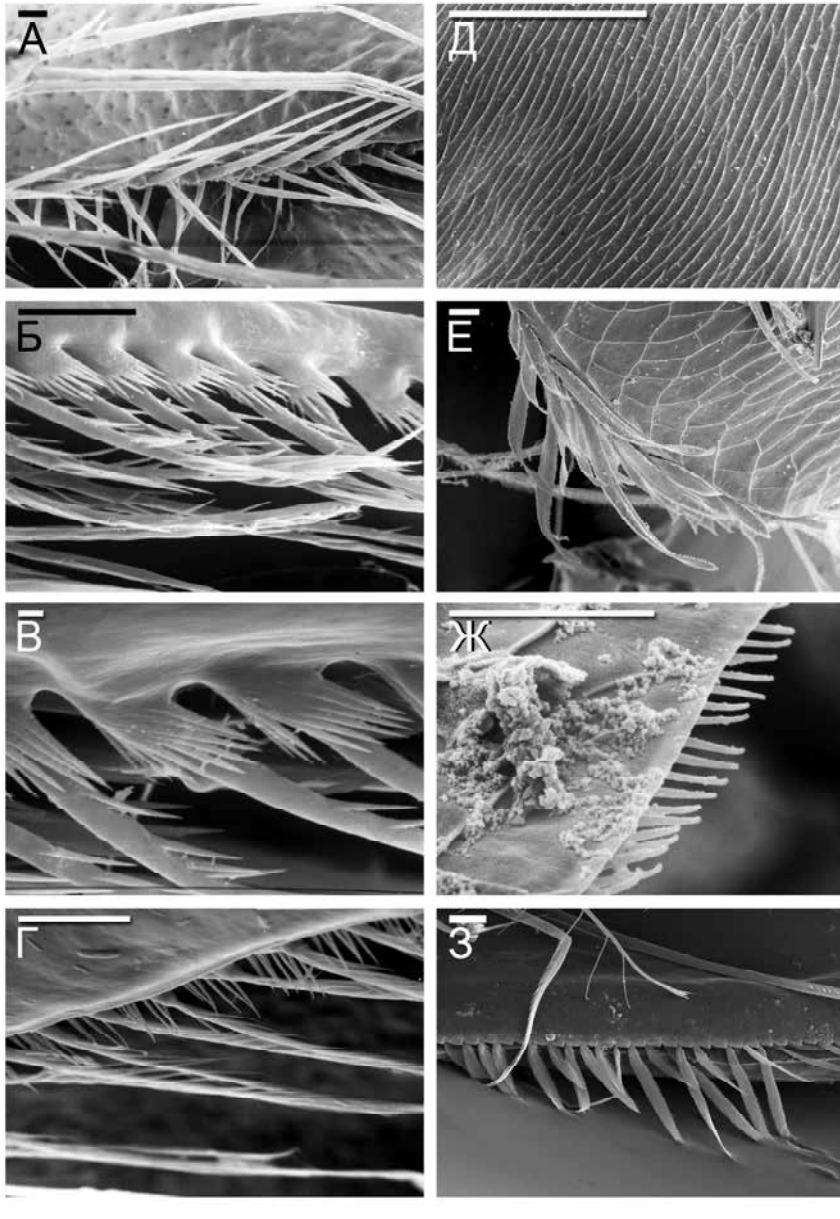


Рисунок 63. Створки Acantholeberidae, Ophryoxidae и Macrothricidae:
А-В — *Acantholeberis curvirostris*, вооружение брюшного края, вид снаружи; Г — *Ophryoxus gracilis*, брюшной край; вид снаружи; Д-З — *Grimaldina brazzai*, скульптура в средней части створки, вооружение передне-брюшной части створки (вид снаружи), вооружение заднего края и щетинки на брюшном крае. Масштаб: А-Б, Г-З — 0.01 мм; В — 0.001 мм.

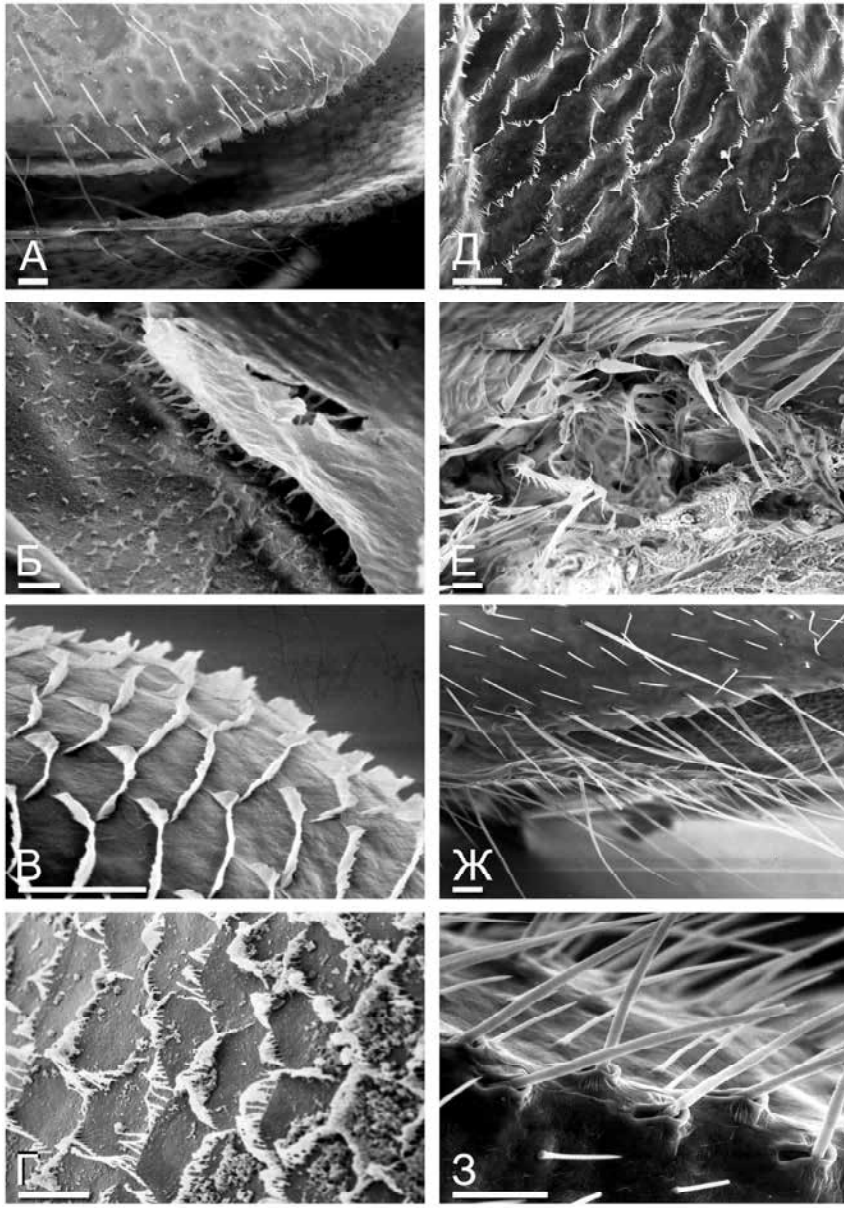


Рисунок 64. Створки Macrothricidae:
А-Б — *Pseudomoina lemnae*, задне-брюшная часть, разделенные наружные и внутренние покровы с колоннами между ними; В — *Streblocerus pygmaeus*, скульптура на спинной части створки; Г — *Onchobunops tuberculatus*, скульптура створки; Д — *Bunops serricaudata*, скульптура створки; Е — *Wlassicsia pannonica*, вооружение брюшного края; Ж-З — *Neothrix armata*, брюшной край и скульптура створки. Масштаб: 0.01.

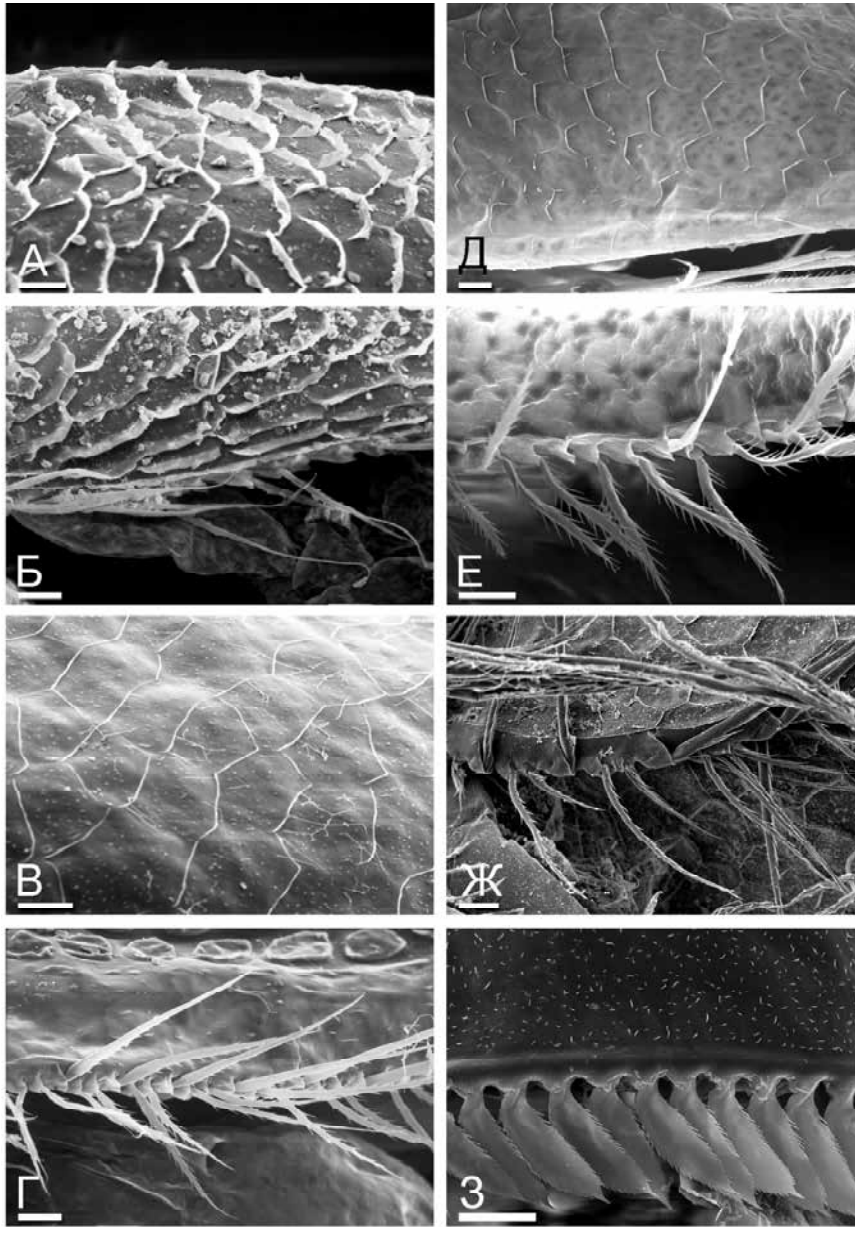


Рисунок 65. Створки Macrothricidae:
А-Б — *Macrothrix spinosa*; В-Г — *M. rosea*; Д-Е — *M. capensis*; Ж — *M. hirsuticornis*; З — *Lathonura rectirostris*. Масштаб: 0.01 мм.

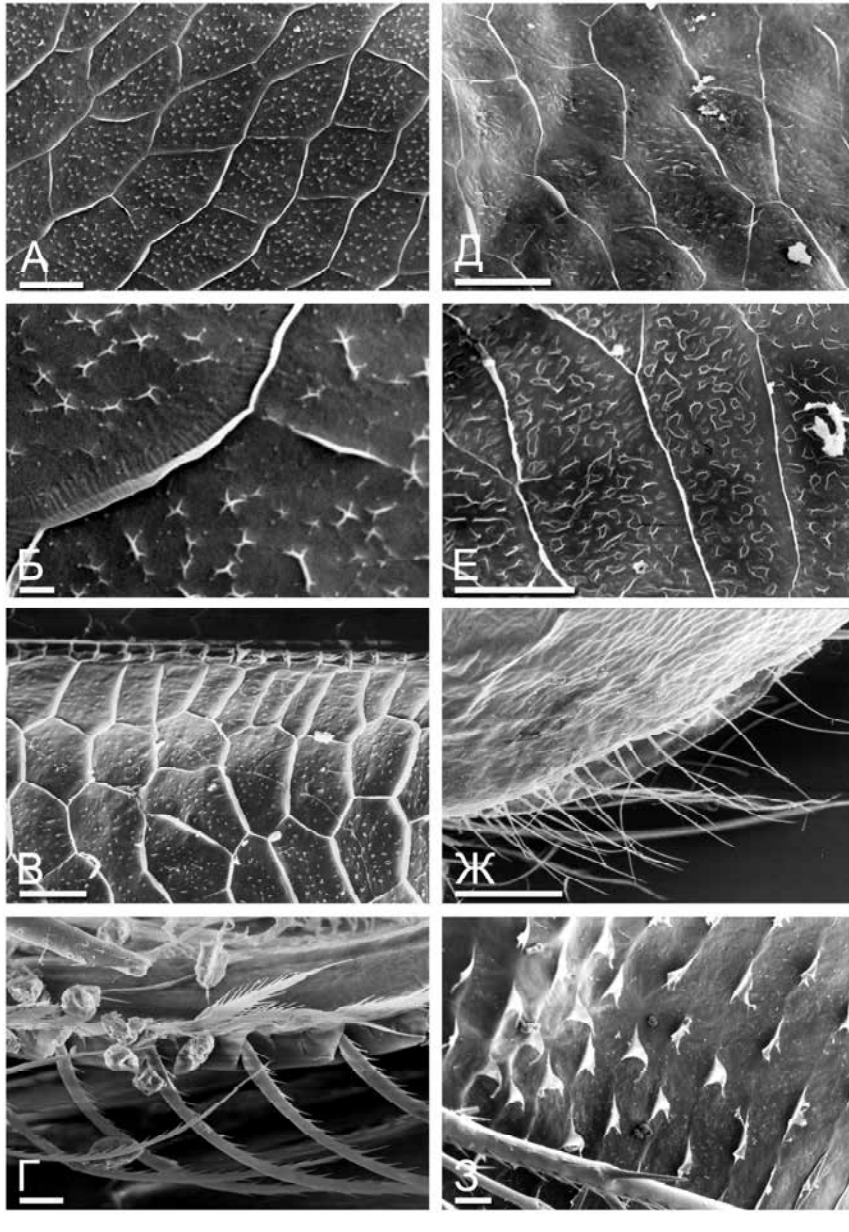


Рисунок 66. Створки *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-Б — *M. indistincta*, скульптура на средней части створки при разных увеличениях; В-Г — *M. pectinata*, спинной край и вооружение брюшного края; Д — *M. flagellata*, скульптура на средней части створки; Е-Ж — *M. hardingi*, скульптура на средней части створки и задне-брюшная часть створки; З — *M. flabelligera*, скульптура на средней части створки. Масштаб: А, В-Е, З — 0.01 мм; Б, Ж — 0.001 мм.

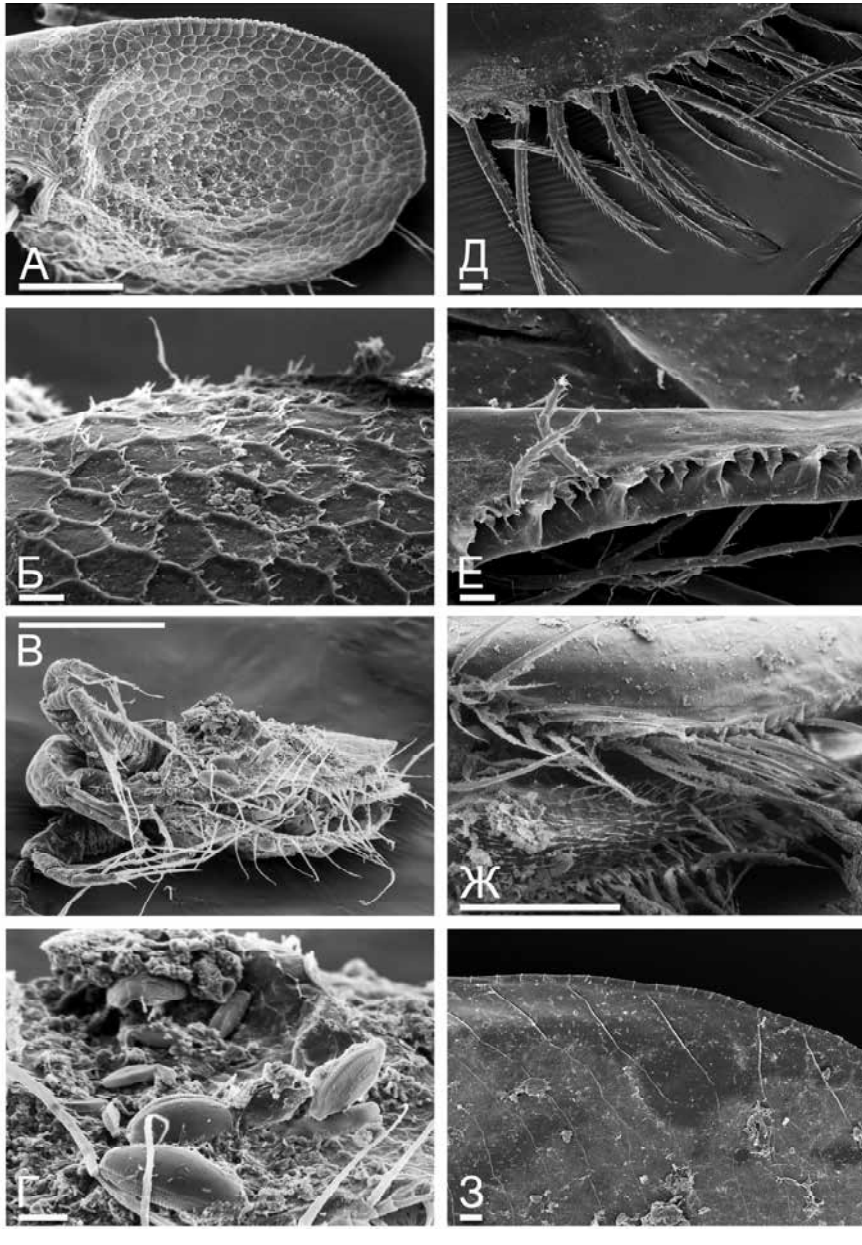


Рисунок 67. Створки *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-Г — *M. laticornis*, общий вид, скульптура створки, самка со створками, покрытыми частичками детрита и обросшими многочисленными диатомовыми водорослями; Д-Ж — *M. paulensis*, задне-брюшная часть (вид снаружи) и то же изнутри (щетинки удалены), брюшной край; З — *M. superaculeata*, спинной край. Масштаб: А, В, Ж — 0.1 мм; Б, Г-Е, З — 0.01 мм.

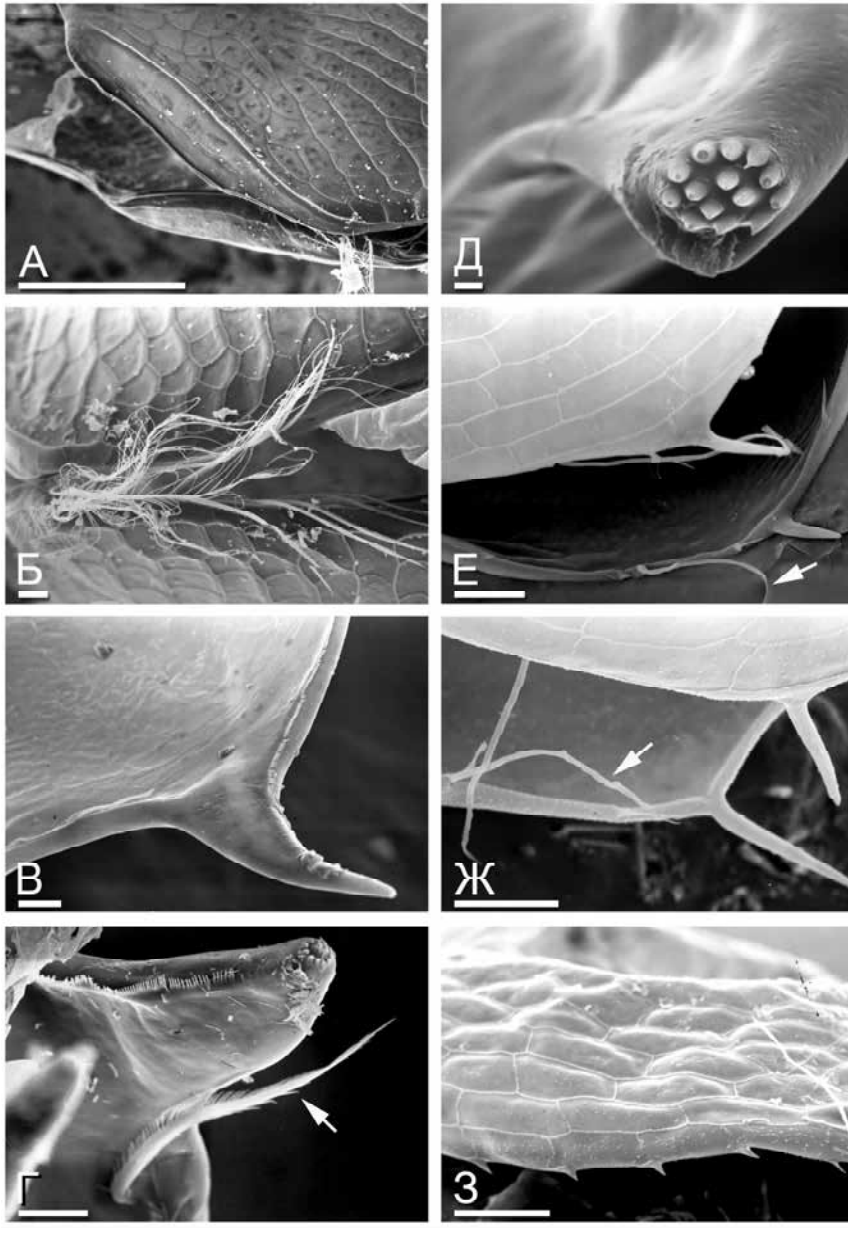


Рисунок 68. Створки Bosminidae:
А-Д — *Bosmina* cf. *longispina*, передне-брюшной край; мукро снаружи, изнутри и с дистальной (задней) стороны; Е-З — *Bosminopsis deitersi*, задне-брюшная часть и брюшной край. Масштаб: А — 0.1 мм; Б-Г, Е-З — 0.01 мм; Д — 0.001 мм.

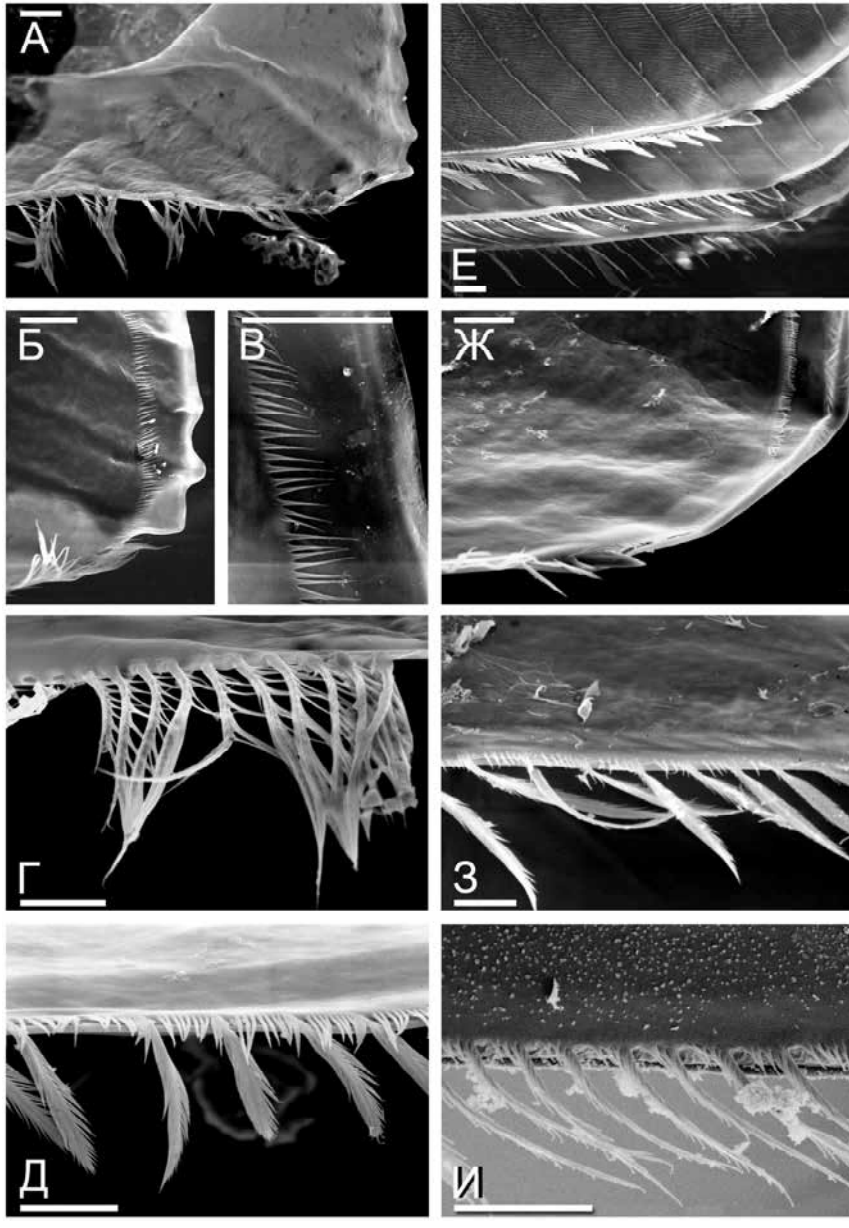


Рисунок 69. Створки Chydorinae и Aloninae (Chydoridae):
А-Г — *Alonella excisa*, задний край снаружи, он же изнутри при разных увеличениях, брюшной край изнутри; Д-Ж — *Alonopsis elongatus*, брюшной край изнутри, брюшная часть створки с несброшенными экзувиями предшествующих возрастов, задняя часть изнутри; З — *A. harpae*, вооружение брюшного края, вид изнутри; И — *Camptocercus dadayi*, вооружение брюшного края, вид изнутри. Масштаб: 0.01 мм.

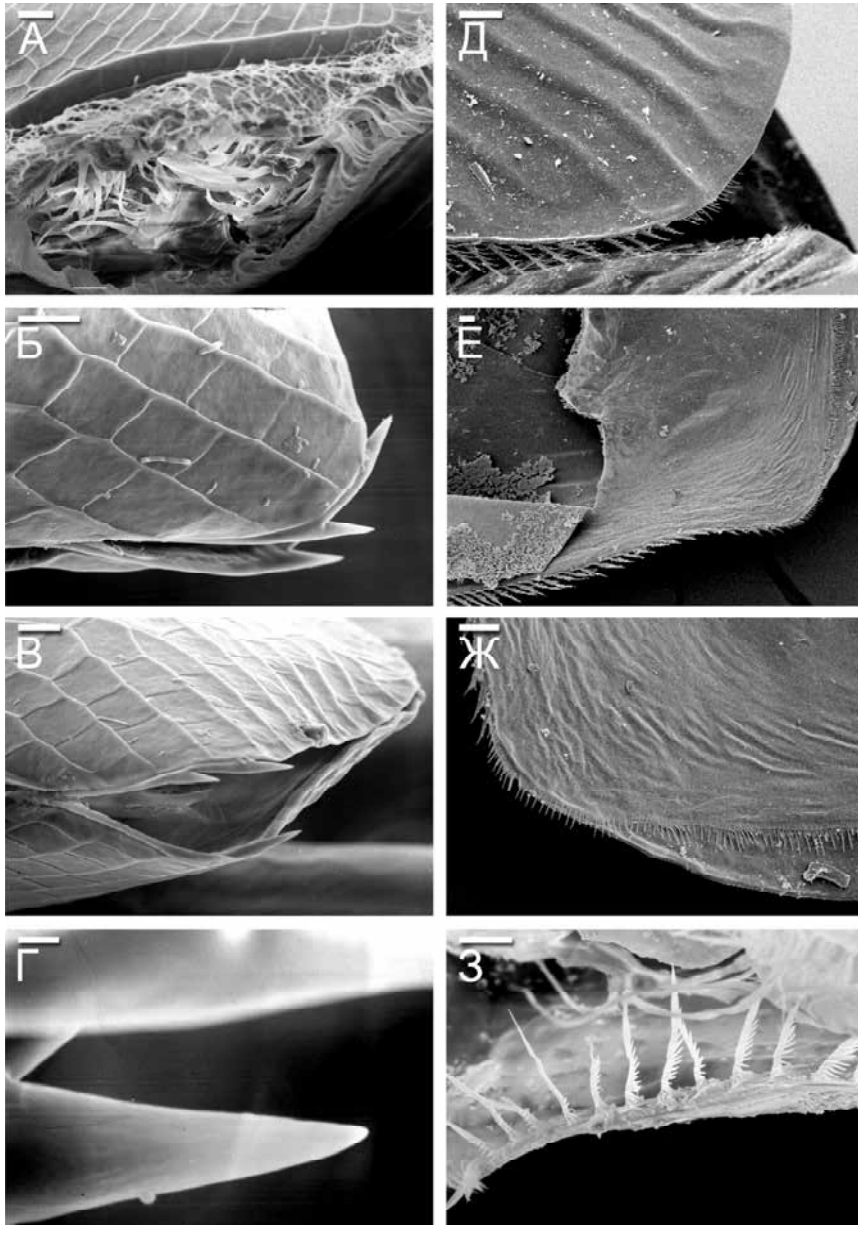


Рисунок 70. Створки Aloninae (Chydoridae):
А-Г — *Graptoleberis testudinaria*, две створки (вид с брюшной стороны), задне-брюшная часть створки и шип на задне-брюшном углу; Д-З — *Leberis davidi*, задний край снаружи, он же изнутри при двух разных увеличениях, брюшной край. Масштаб: А-В, Д-З — 0.01 мм; Г — 0.001 мм.

Иногда присутствие выростов по линии ретикуляции наблюдается только для части особей популяции, например, в одном водоеме часто одновременно сосуществуют партеногенетические самки *Pleuroxus trigonellus* как с выраженной дополнительной скульптурой (Рис. 45-В-Г), так и без нее (Рис. 45-А-Б). Перистые выросты имеются по линиям ретикуляции у *Bunops serricaudata*, *Onchobunops tuberculatus* и *Macrothrix laticornis* (Macrothricidae) (Рис. 64-Г-Д; Рис. 67-А-Б). У *Macrothrix flabelligera* на створках имеются достаточно большие крючочки, явно ассоциированные с ячейками ретикуляции (Рис. 66-З), и, по-видимому, являющиеся крайним случаем перистых выростов.

Особенно разнообразна ретикуляция у относительно многочисленных представителей рода *Chydorus,* исследованных мной под СЭМ, среди видов которого можно найти формы со слабо выраженной ретикуляцией (Рис. 39-Г-Д), с тонкой ретикуляцией (Рис. 39-А-В), иногда причудливых очертаний (Рис. 41-Г-Д), ямками в каждой ячейке (Рис. 40-А-Д), волосками (Рис. 41-Г-Д), ячеистой, перистой (Рис. 42-А-Г) или даже сотоподобной скульптурой на створках (Рис. 42-Д-З; Рис. 43, см. также: Frey, 1982b, e-f, 1987b). У некоторых *Alona* на створках имеется узор в виде двойных утолщенных линий, расположенных одна параллельно другой (Sinev, 2008; Sinev et al., 2009).

Мезо- и микроскульптура имеется у различных Anomopoda не только на голове и створках, но и на постабдомене, а также антеннах I и II, но строение этих частей тела будет рассмотрено ниже.

Микроскульптура. Микроскульптура понимается мной как система микроскопических выростов между линиями ретикуляции (которые при этом могут быть выражены очень слабо), так что несколько ее элементов происходит от одной клетки эпидермиса. Ранее она была проанализирована только у Chydoridae (Смирнов, 1971а), поскольку у этих животных с наиболее толстыми и хитинизированными покровами она лучше всего выражена (Рис. 57-В-И). У Anomopoda она чаще всего представлена тонкой пунктировкой, пятнами различной конфигурации, штриховкой, ямками, шипиками или волосками. Последние иногда достигают заметных размеров (Рис. 33-А-Г; Рис. 64-А, Ж-З), но, несмотря на крупный размер, они все равно отнесены мной к микроскульптуре, поскольку их обычно имеется несколько штук на каждую клетку гиподермы, то есть, это структуры субклеточного уровня.

Пунктировка найдена у представителей различных семейств: Macrothricidae: *Pseudomoina lemnae*, *Macrothrix pectinata*, *M. rosea* (Рис. 66-А-В); Ilyocryptidae, Daphniidae, например, *Scapholeberis* (Рис. 59-Д), ряд видов *Ceriodaphnia* (Berner, 1987). Для Chydoridae она менее характерна, но все же найдена у некоторых видов, например, *Pleuroxus helvenacus* (Frey, 1991c), *Chydorus dentifer* (Рис. 39Е). У *Chydorus parvus* и *C. invaginatus* (Рис. 44-А-Б) "пунктировка" представлена мельчайшими впадинками, а не бугорками. У *Plurispina chauliodus* и *Pleuroxus helvenacus* на створках имеются как ямки, так и мельчайшие бугорки — "точки" (Frey, 1991c). Наконец, у C. *obscurirostris tasekberae* с ячеистой мезоскульптурой (Рис. 42-Д-З) микроскульптура представлена сетью тонких линий.

У многих Macrothricidae микроскульптура представлена пятнами различной формы в ячейках ретикуляции (Рис. 66-Б, Д-Е), достаточно часто эти пятна приобретают вид коротких штрихов, та же тенденция характерна и для *Ceriodaphnia* (см. Berner, 1985, 1986).

Для Chydoridae более характерна штриховка внутри ячеек ретикуляции (см., например, *Alona quadrangularis* (Van Damme, Dunont, 2008c), *A. yara* (Sinev, Elmoor-Loureiro, 2010)), которая может отличаться даже у близких видов, таких как *Disparalona rostrata* и *D. acutirostris* (Рис. 47-Б, Е). На присутствии-отсутствии такой штриховки основано различение обычной палеарктической пары *Alonella excisa* — *Alonella exigua* (Смирнов, 1971a). В случае мезоскульптуры в виде продольных линий, микроскульптура чаще всего представлена штрихами, параллельными последним. Значительно реже эти штрихи перпендикулярны последним (Рис. 51-З; Рис. 69-Е), а иногда какая-либо микроскульптура полностью отсутствует. У *Simocephalus* (Daphniidae) также имеется тонкая штриховка между линиями ретикуляции (Рис. 59-А). Значительно реже у Anomopoda встречается микроскульптура в виде серии ямок (*Chydorus invaginatus*, *Graptoleberis trestudinaria, Monospilus dispar*), причем она найдена почти исключительно у Chydoridae.

Среди Chydoridae (*Chydorus pubescens*), Daphniidae (*Ceriodaphnia setosa*), Moinidae (ряд видов *Moina*), Macrothricidae (*Macrothrix hystrix* и *M. pennigera*) были описаны животные, тело которых покрыто волосками или очень тонкими шипиками разного размера (Рис. 20-К; Рис. 24-А; Рис. 33-А-Г; Рис. 34-А-И), причем, явно на одну клетку эпидермиса приходится по нескольку волосков или шипиков. На створках *Scapholeberis echinulata* и *S. spinifera* (Daphniidae), также имеются волоски, но не ясно, ассоциированы ли эти волоски с бывшими линиями ретикуляции, то есть, являются ли они элементами мезоскульптуры. У двух родов Macrothricidae, австралийского *Neothrix* (Рис. 33-А-Г) и южноамериканского *Cactus* (Рис 34-Д-Е) волоски на створках (а также антеннах I и II и некоторых других частях тела) особенно длинны и прочны. Причем, у *Neothrix* основание каждого волоска располагается в окаймленном понижении на кутикуле (Рис. 64-З), а у *Cactus* — напротив, на отчетливом возвышении (Рис. 34-Д-Е). Однако эти волоски гомологичны сетулам, а не истинным щетинкам, что особенно хорошо видно при изучении антенны II этого животного.

Иллюзорные структуры. При изучении некоторых Anomopoda под оптическим микроскопом на их створках заметны некие точки. Брэм (Brehm, 1913) счел их маленькими бугорками и даже отразил их наличие в названии нового вида, *Ilyocryptus tuberculatus*. Исследование этого вида подтвердило его валидность, однако, наличие "бугорков" на створках оказалось иллюзией (Kotov, 2000c). На самом деле эти "бугорки" — внутренние структуры, колонки между наружным и внутренним слоями кутикулы (Рис. 64-Б). Никаких морфологических структур, ассоциированных с последними, на наружной поверхности створки не обнаружено.

3.4. Головной отдел

Форма головы. У представителей разных семейств голова различается по многим признакам, например, по ее относительной длине и ширине, присутствию головного щита и т.д. Мной выделены три основных типа головы (Рис. 71):

1. Антенна I (Рис. 71: aI) находится в задней части головы, недалеко от лабрума (lbr), при этом наиболее передняя точка головы иногда оттянута вперед (антенна I расположена не на этом выросте, а значительно позади

него). Такова голова Daphniidae (Рис. 72-75), Moinidae, (Рис. 76), Ilyocryptidae (Рис. 77-78), Gondwanotrichidae (Рис. 12) и Ophryoxidae (Рис. 79-Д-Е).

2. Антенна I находится на оттянутом вперед-вниз роструме, чаще всего именно верхушка рострума есть наиболее передняя точка головы. Такова голова у Dumontiidae (Рис. 9), Acantholeberidae (Рис. 79-А-Б), Macrothricidae (Рис. 79-Е-З; Рис. 80-81), Bosminidae (Рис. 82). У *Lathonura* (Рис. 81-А-Б), *Guernella*, *Pseudomoina* (Macrothricidae) антенна I находится на передне-брюшной стороне головы, на плохо развитом роструме, так что этих Anomopoda также можно уверенно отнести ко второму, а не первому типу.

3. Голова с наиболее передней точкой оттянутой в виде рострума (ros), а антенна I располагается при его основании. Такова голова Eurycercidae

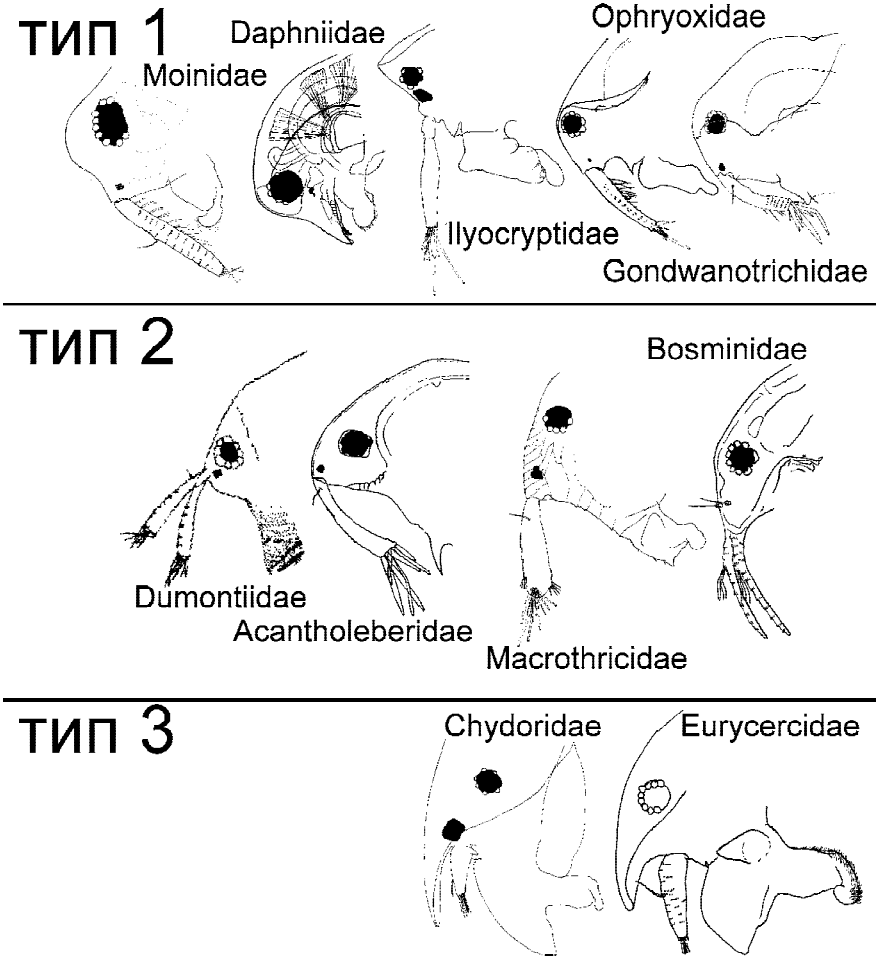


Рисунок 71. Три типа формы головы Anomopoda.

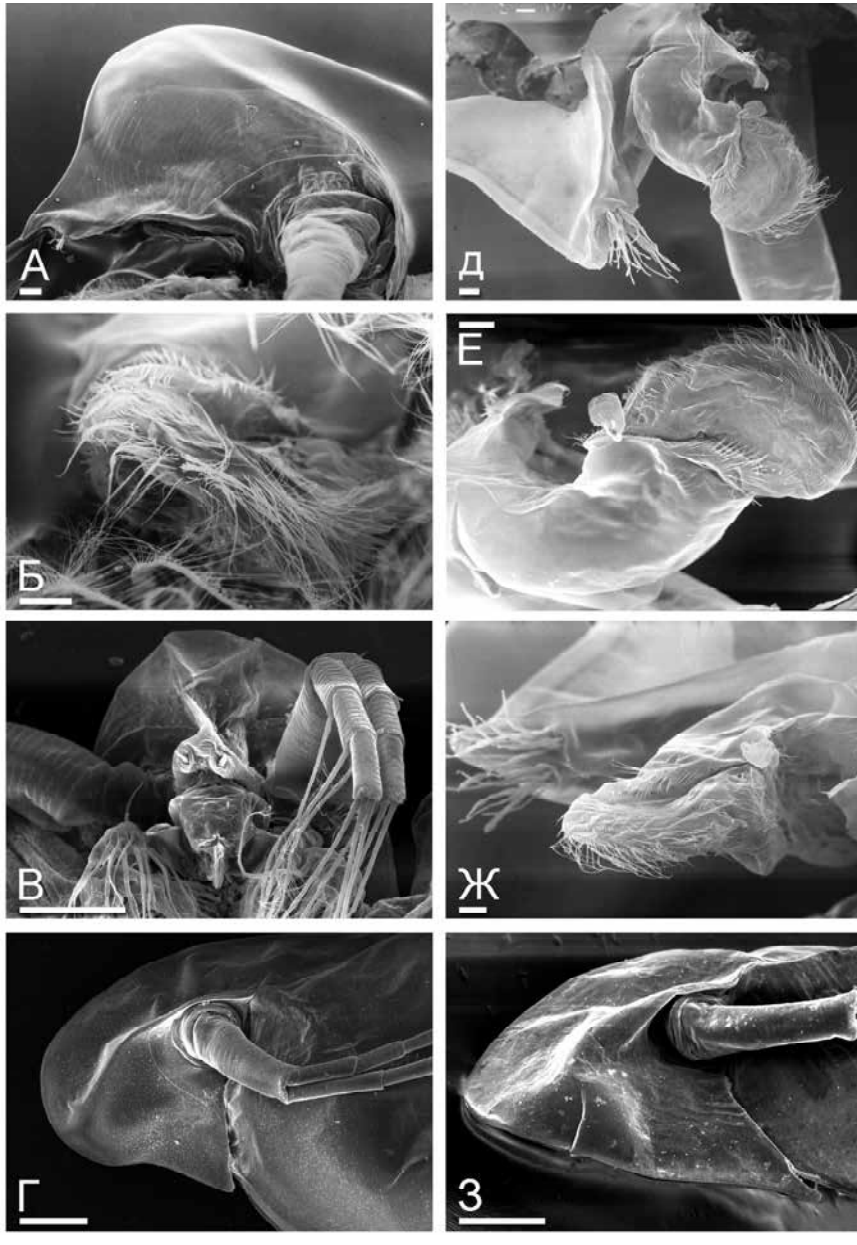


Рисунок 72. Голова *Daphnia* s. str. (Daphniidae):
А — *Daphnia pulex*, голова сбоку и лабрум; В — *D. minehaha*, вид с брюшной стороны; Г-Ж — *D. galeata*, вид сбоку, рострум, лабрум (вид сбоку и сзади); З — *D. laevis*, вид головы сбоку. Масштаб: В-Г, З — 0.1 мм; А-Б, Д-Ж — 0.01 мм.

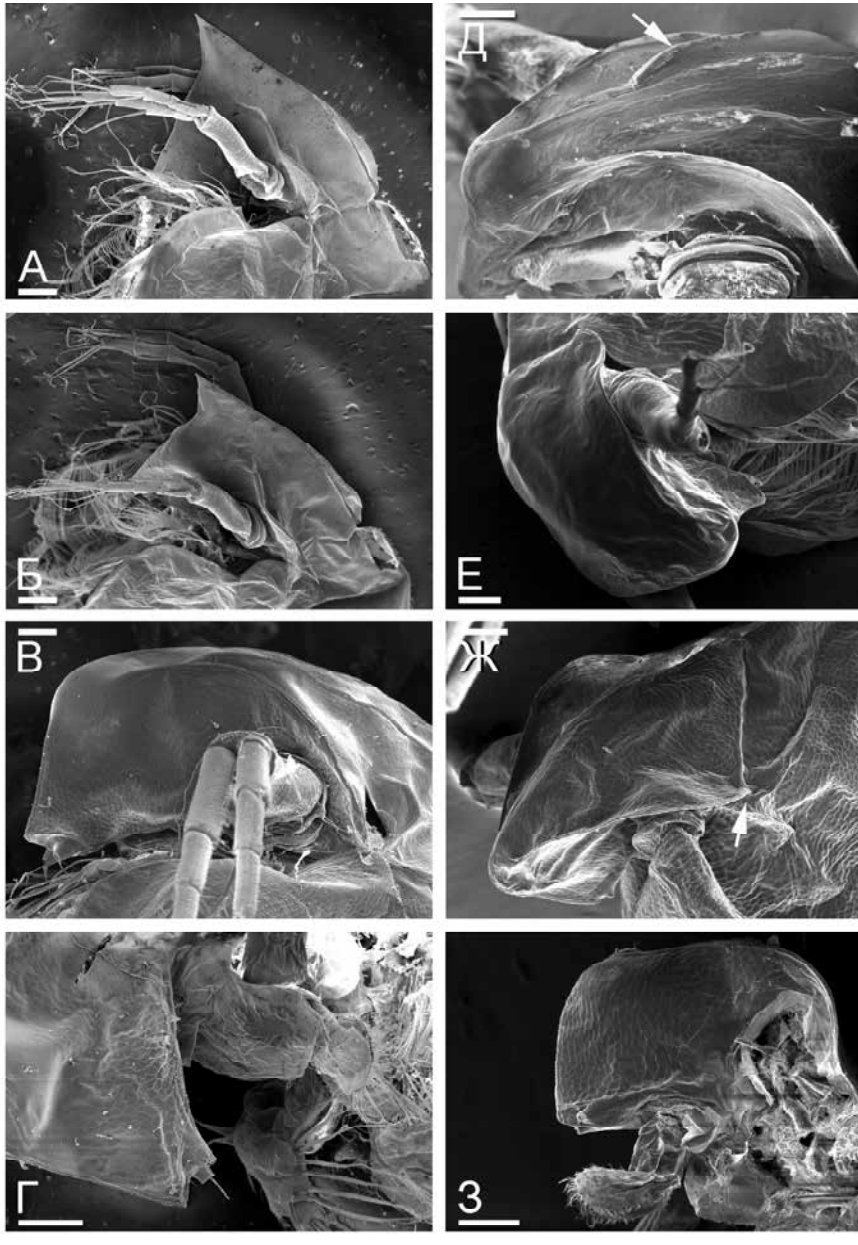


Рисунок 73. Голова *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) (Daphniidae):
А-Б — *D. lumholtzi*, вид сбоку и передне-латерально; В-Д — *D. magna*, вид сбоку, рострум, передне-латеральный вид; Е — *D. pusilla*, передне-латеральный вид; Ж-З — *D. ephemeralis*, передне-дорсальный вид и вид сбоку. Масштаб: 0.1 мм.

(Рис. 38) и Chydoridae (Рис. 83-88). Отметим, что рострум — это вторичное образование, если "закрыть глаза" на его присутствие, то выяснится, что при таком типе строения антенна I расположена на передней части протоголовы.

Рострум совсем не выражен или слабо развит у Moinidae, Ophryoxidae, некоторых Macrothricidae, большинства *Ceriodaphnia*. В то же время, он всегда имеется у Chydoridae (Рис. 88-89). Как мне представляется, рострумом в строгом понимании этого термина может быть назван только передний вырост головы 2-ого или 3-его типа. У Chydoridae рострум имеет различные размеры и форму: от длинного, почти прямого (Рис. 86-А-Б; Рис.

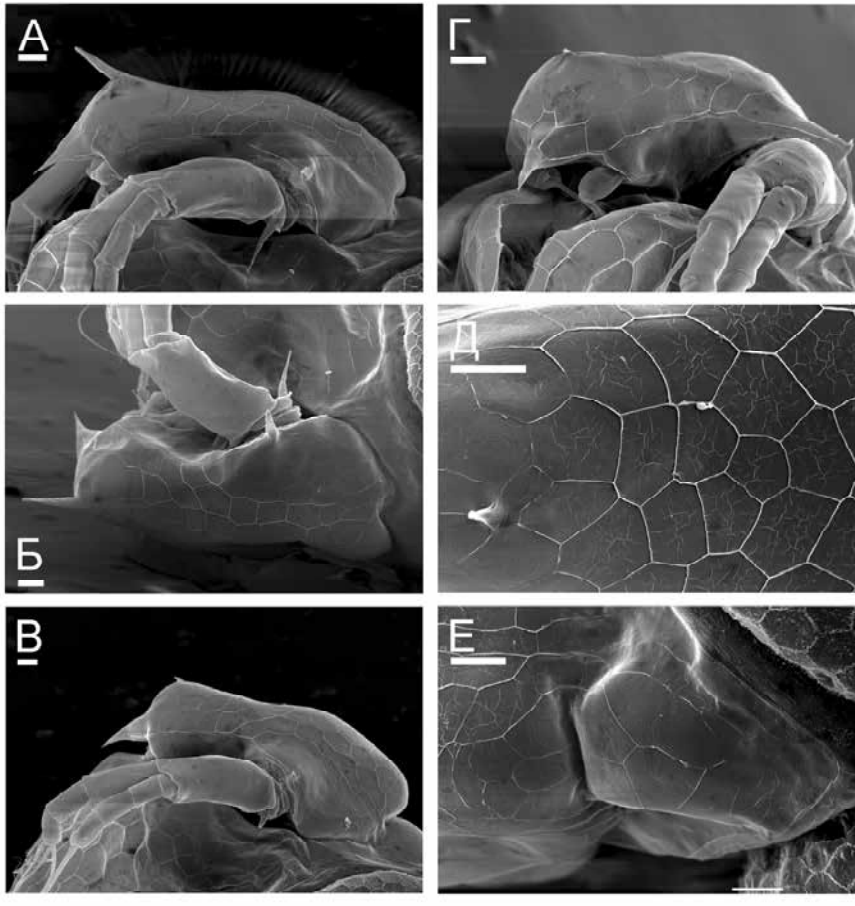


Рисунок 74. Голова *Ceriodaphnia* cf. *cornuta*:
А-Б — голова одной самки, вид сбоку и со спинной стороны; В-Г — голова другой самки из той же популяции, вид сбоку и передне-латерально; Д-Е — спинная часть головы с роговидным выростом и малой головной порой и задняя часть головы, лишенная пор. Масштаб: 0.01 мм.

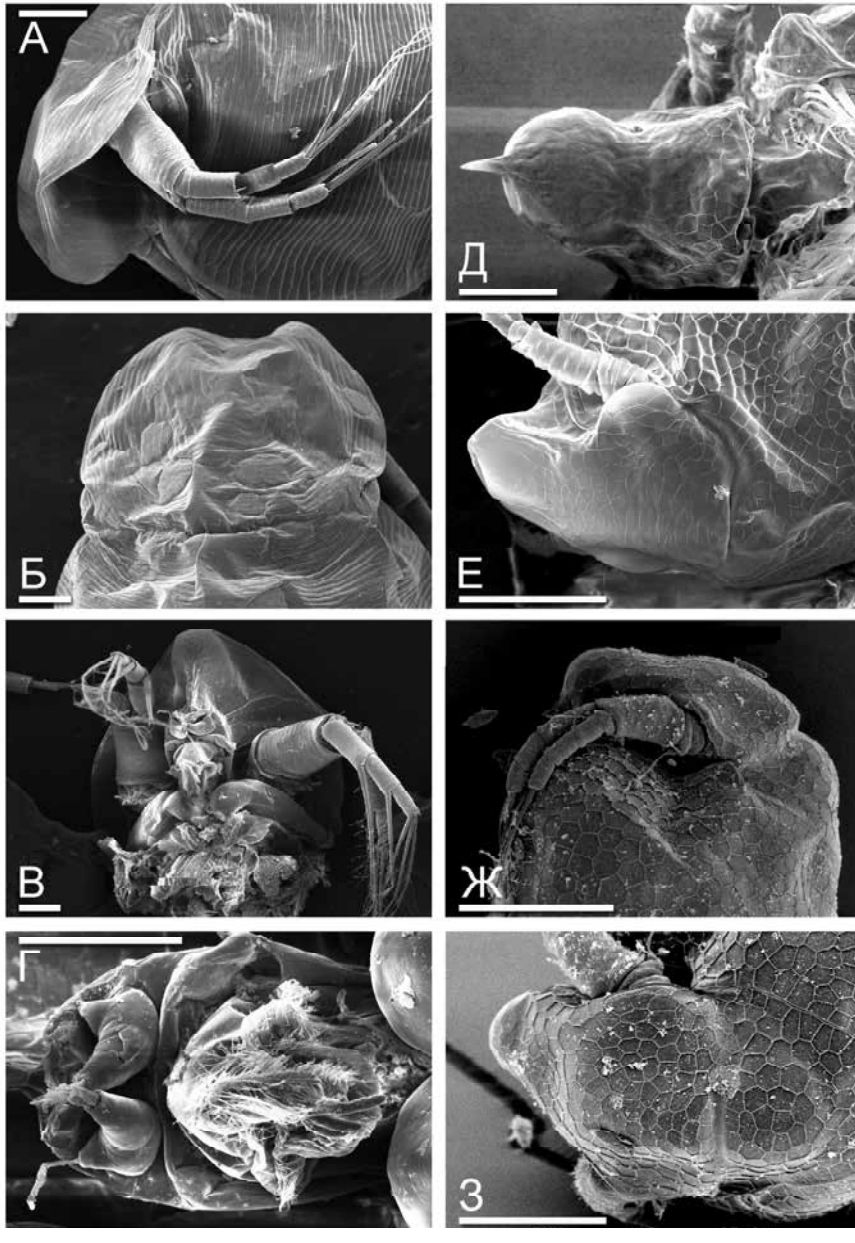


Рисунок 75. Голова Daphniidae:
А-Г — *Simocephalus esxpinosus*, вид сбоку, со спинной и с брюшной стороны; Д — *Scapholeberis mucronata*, вид с брюшной стороны; Е — *Scapholeberis microcephala*, вид со спинной стороны; Ж-З — *Ceriodaphnia cornuta*, вид сбоку и со спинной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

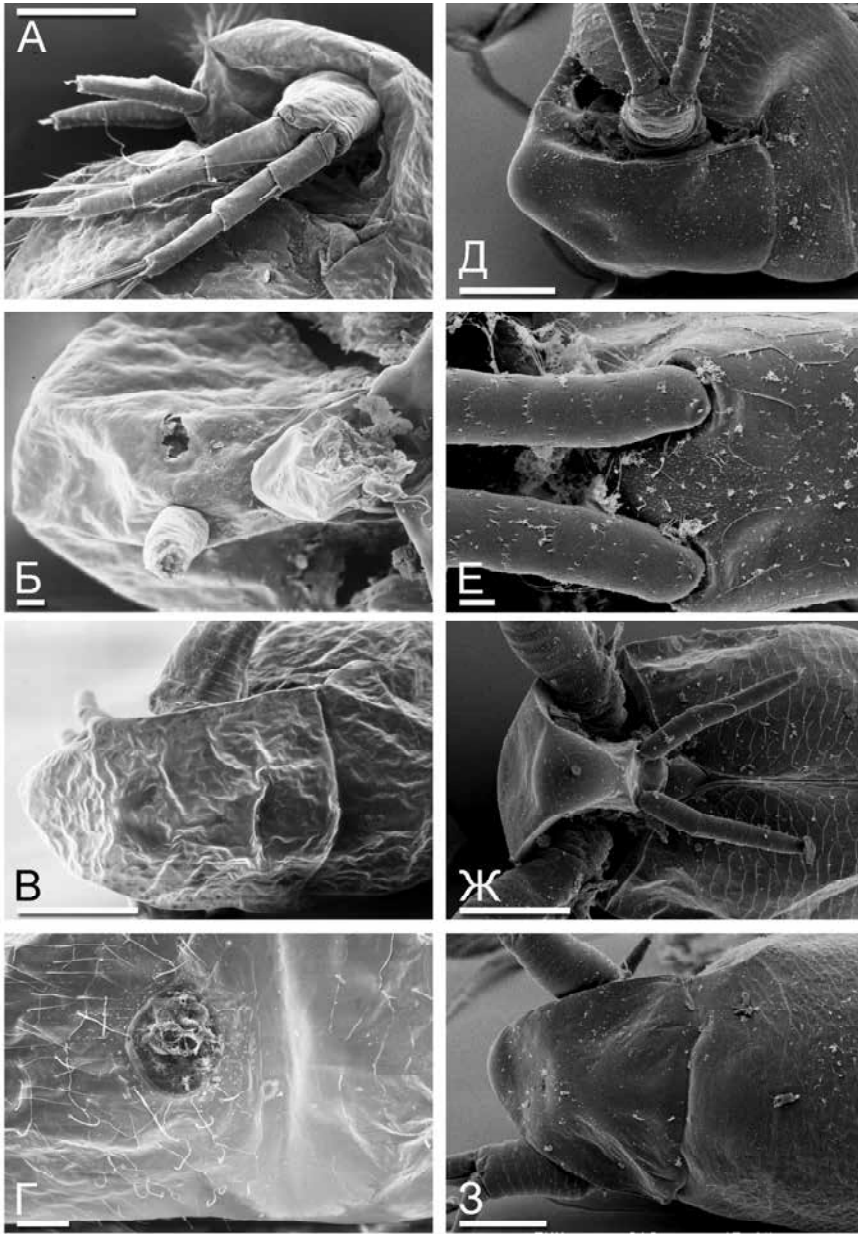


Рисунок 76. Голова Moinidae:
А-В — *Moina chankensis*, вид сбоку, с брюшной и со спинной стороны; Г — *M. weismanni*, вид со спинной стороны; Д-Е — *M. dumonti*, вид со спинной стороны и основания антенн I; Ж-З — *Moinodaphnia macleayi*, вид с брюшной и со спинной стороны. Масштаб: А, В, Д, Ж-З — 0.1 мм; Б, Г, Е — 0.01 мм.

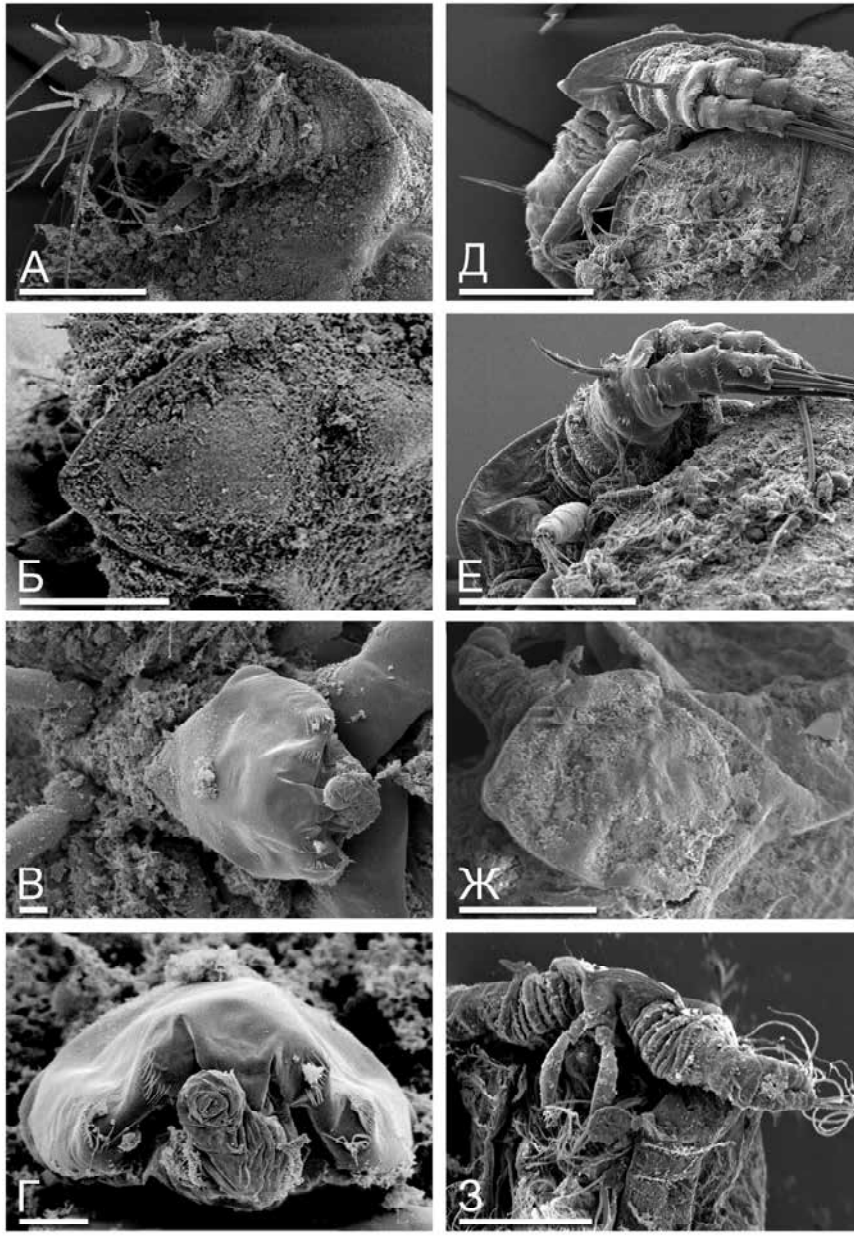


Рисунок 77. Голова *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae):
А-Г — *I. paranaensis inarmatus,* вид сбоку и со спинной стороны; лабрум, вид с брюшной и с дистальной стороны; Д-Е — *I. uenoi*, вид сбоку и с брюшной стороны; Ж-З — *I. isanensis*, вид со спинной и с брюшной стороны. Масштаб: А-Б, Д-З — 0.1 мм; В-Г — 0.01 мм.

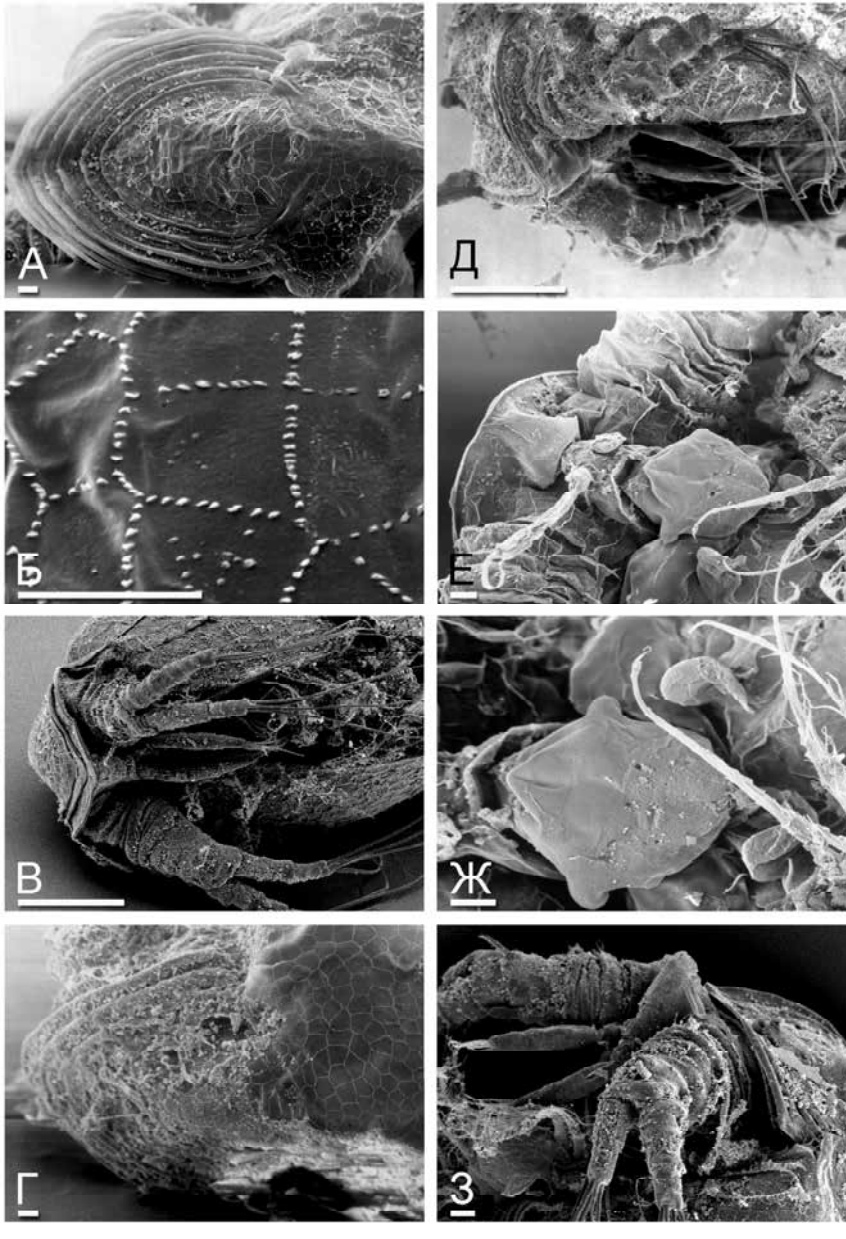


Рисунок 78. Голова *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae):
А-Б — *I. spinifer*, вид со спинной стороны и скульптура на голове; В — *I. spinifer*, другая популяция, голова, вид с брюшной стороны; Г-Ж — *I. cuneatus*, вид со спинной стороны, сбоку и с брюшной стороны, лабрум; З — *I. gouldeni*, вид сбоку. Масштаб: В, Д — 0.1 мм; А-Б, Г, Е-З — 0.01 мм.

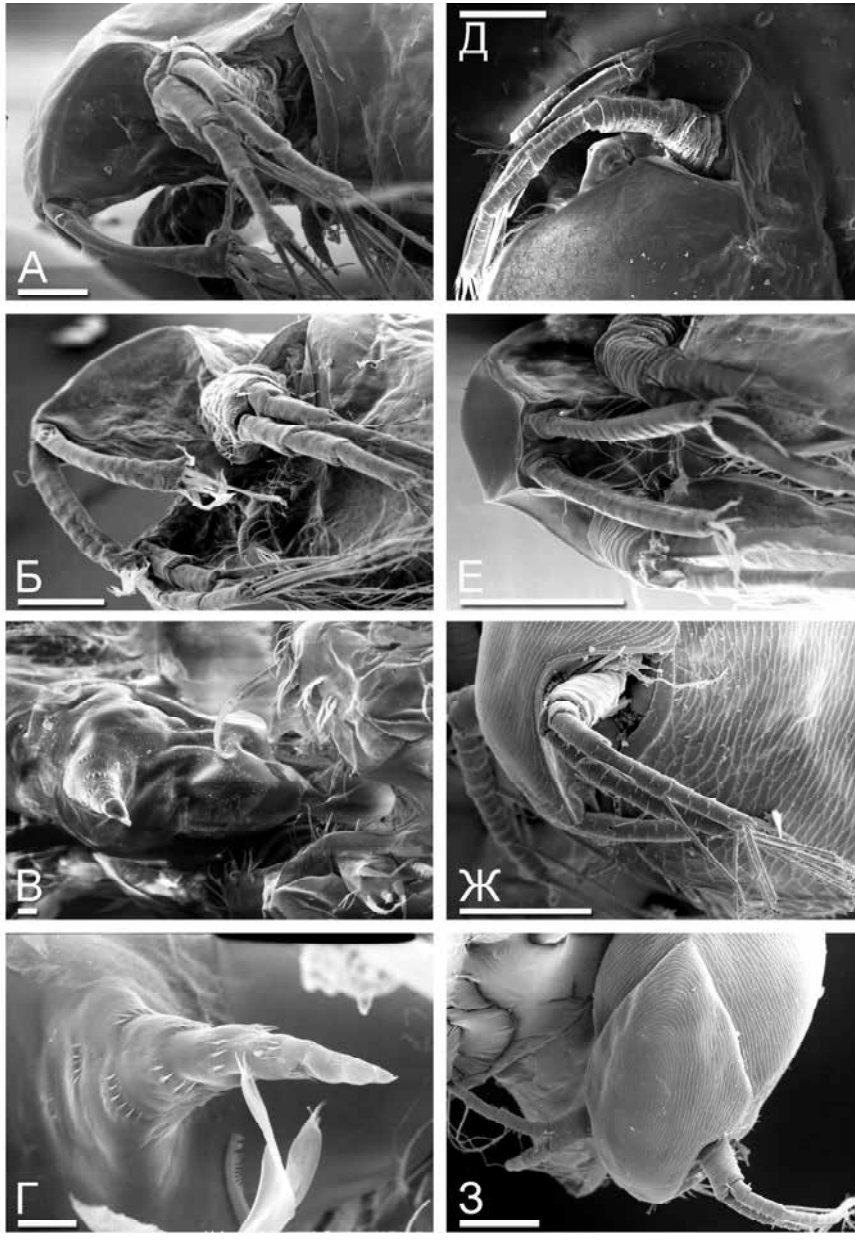


Рисунок 79. Голова Acantholeberidae, Ophryoxidae и Macrothricidae:
А-Б — *Acantholeberis curvirostris*, вид сбоку и с брюшной стороны, лабрум и шип на нем; Д-Е — *Ophryoxus gracilis*, вид сбоку и с брюшной стороны; Ж-З — *Grimaldina brazzai*, вид сбоку и спереди. Масштаб: А-Б, Д-З — 0.1 мм; В-Г — 0.01 мм.

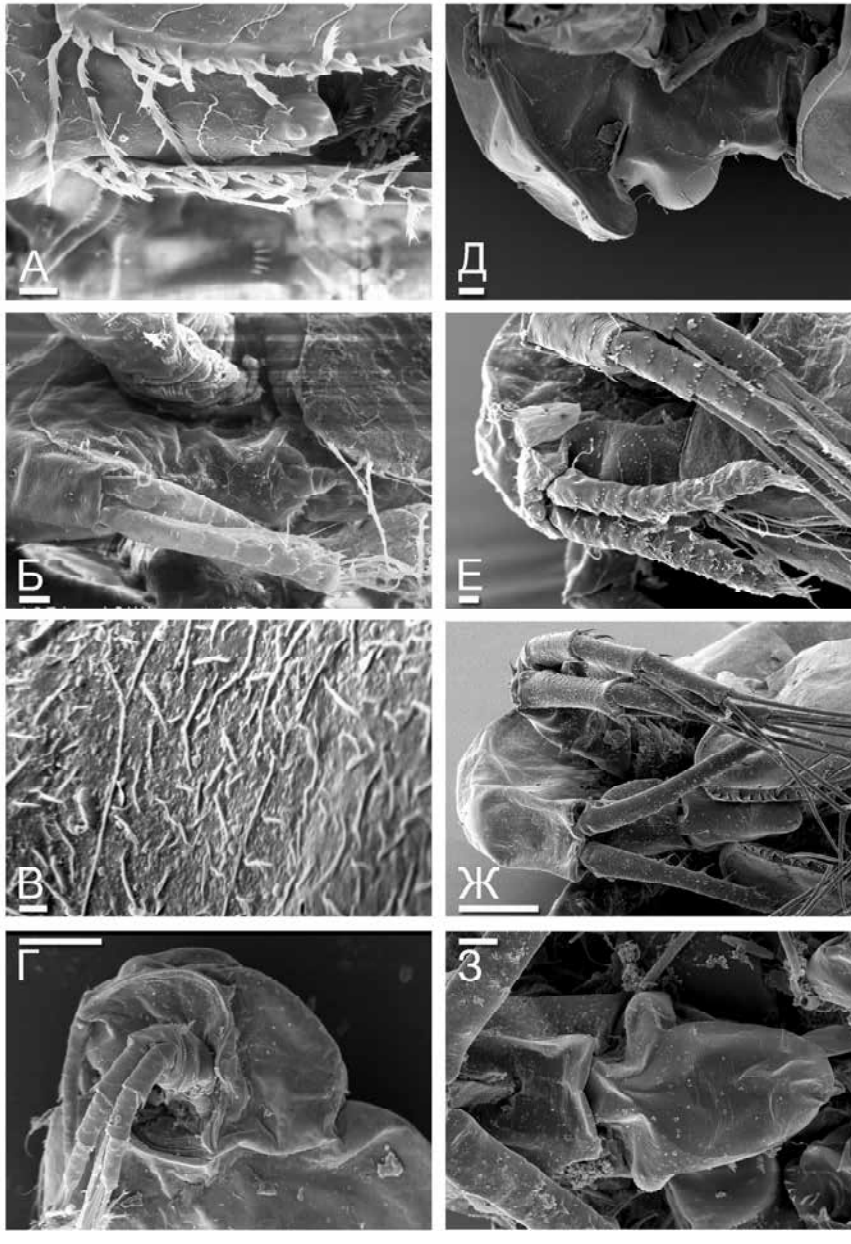


Рисунок 80. Голова *Macrothrix* (Macrothricidae):
А — *Macrothrix rosea*, лабрум, вид с брюшной стороны; Б-В — *M. laticornis*, вид с брюшной стороны и скульптура на спинной части; Г-Е — *M. pholpunthini*, вид сбоку и с брюшной стороны; Ж-З — *M. paulensis*, голова с брюшной стороны, лабрум с брюшной стороны. Масштаб: Г, Ж — 0.1 мм; А-Б, Д-Е, З — 0.01 мм; В — 0.001 мм.

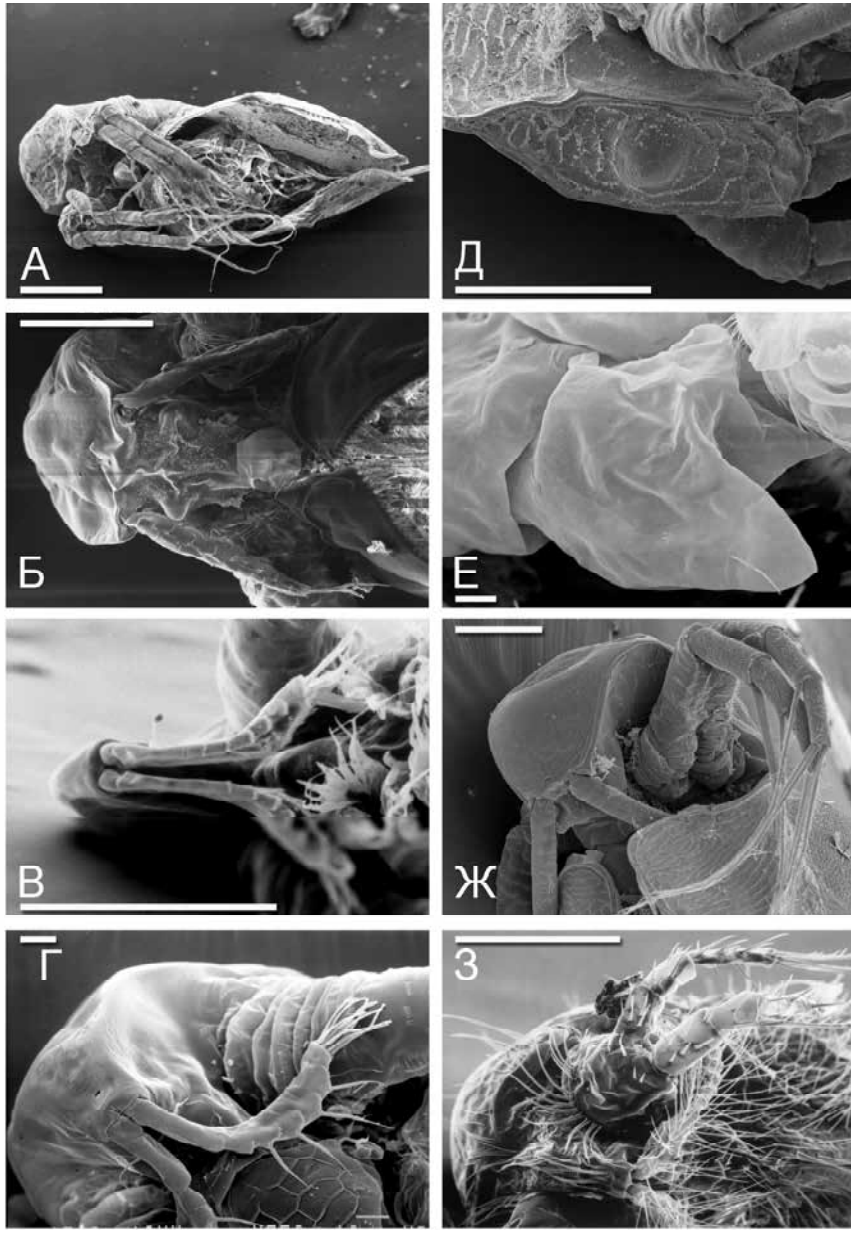


Рисунок 81. Голова Macrothricidae:
А-Б — *Lathonura rectirostris*, вид с брюшной стороны и голова с брюшной стороны; В — *Drepanothrix dentata*, вид с брюшной стороны; Г — *Streblocerus serricaudatus*, вид с брюшной стороны; Д-Е — *Bunops serricaudata*, голова, вид спереди и лабрум; Ж — *Wlassicsia pannonica,* вид с брюшной стороны; З — *Neothrix armata*, вид с брюшной стороны. Масштаб: А-В, Д-З — 0.1 мм; Г, Е — 0.01 мм.

89-В), загнутого назад (при взгляде сбоку!) (Рис 86-З; Рис. 89-Г) или вперед (Рис. 89-Д) до очень короткого, округлого (Рис. 86-Д-Е), а иногда срезанного (Рис. 86-Ж; Рис. 89-А). В целом, он более разнообразно устроен в пределах подсемейства Aloninae, чем в пределах Chydorinae.

У Daphniidae (*Scapholeberis*, *Megafenestra*, *Daphnia*) на брюшной стороне головы имеется вырост, который также обычно называется рострумом (Рис. 18-19; Рис. 21). При взгляде сбоку на голову Ilyocryptidae видно, что ее наиболее передняя часть оттянута в передне-брюшном направлении (Рис. 25-26). Но, однако, этот "рострум" не имеет никакого отношения к истинному рострумуна голове Anomopoda 2-3 типа, поскольку антенны I у Daphniidae и Ilyocryptidae расположены на задней или задне-брюшной

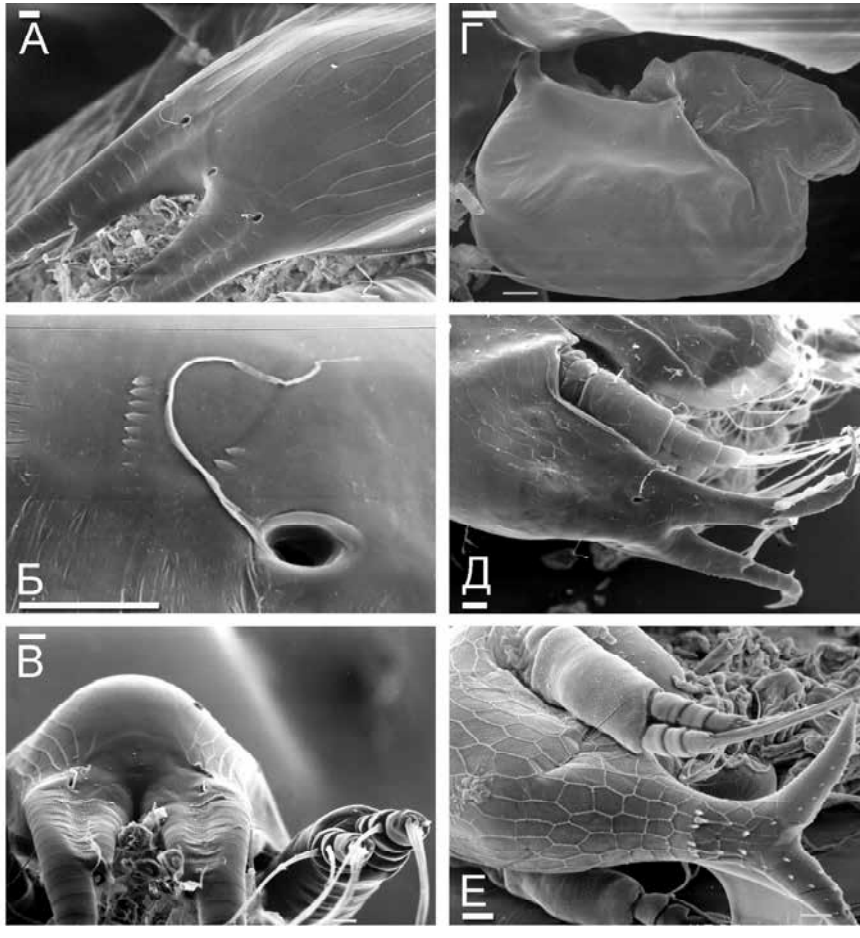


Рисунок 82. Голова Bosminidae:
А-Г — *Bosmina* cf. *longispina*, передне-дорсальный вид, щетинка основания антенны I, приросшего к голове, голова спереди, и лабрум; Д — *B. longirostris*, антеро-латеральный вид; Е — *Bosminopsis deitersi*, антеро-латеральный вид. Масштаб: 0.1 мм.

поверхности головы, которая выражена у трех вышеупомянутых родов, а не при основании рострума.

"Рострум" партеногенетической самки *Bosmina* и *Bosminopsis* (Рис. 82) является производным от 2-ого типа. Отметим, что применение самого термина "рострум" ко всему "клюву" Bosminidae не совсем оправдано, поскольку в его состав входит как собственно рострум, так и основания антенн I, приросшие к последнему. Об этом свидетельствует положение чувствительной щетинки антенны I непосредственно на "роструме" самок (Рис. 82-Б). При этом у самцов с отчлененной от головы антенной I эта щетинка находится на последней, как у всех прочих Anomopoda.

Головная капсула. В состав головы Anomopoda, как и всех прочих Branchiopoda, входят преантеннальный сегмент, а также сегменты антенн I, антенн II, мандибул, максилл I и максилл II. Однако все эти сегменты уже у позднего эмбриона слиты. Anomopoda сильно различаются по степени развития головной капсулы (по терминологии: Dumont, Negrea, 2002): у Daphniidae, и, особенно, Chydoridae – Eurycercidae – Bosminidae она прочная и толстая, а у макротрицидоподобных Anomopoda и, особенно, Moinidae – тонкая.

Особенности строения головы. Относительный размер и пропорции головы различаются в разных семействах. Лишь у некоторых Anomopoda голова относительно округлая (*Ceriodaphnia*), а у большей их части можно выделить ее нижний и верхний край (при взгляде сбоку). Чаще всего их разделяет рострум, так что нижний край головы идет от рострума до осно-

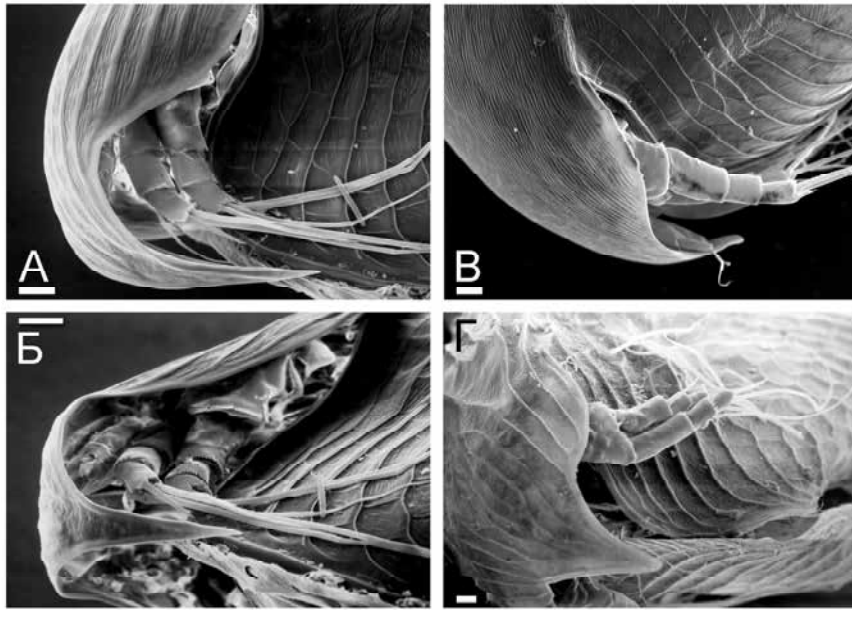


Рисунок 83. Голова Chydorinae (Chydoridae):
А-Б – *Disparalona acutirostris*, вид сбоку и с брюшной стороны; В – *Disparalona rostrata*, вид сбоку; Г – *Alonella excisa*, вид с брюшной стороны. Масштаб: 0.01 мм.

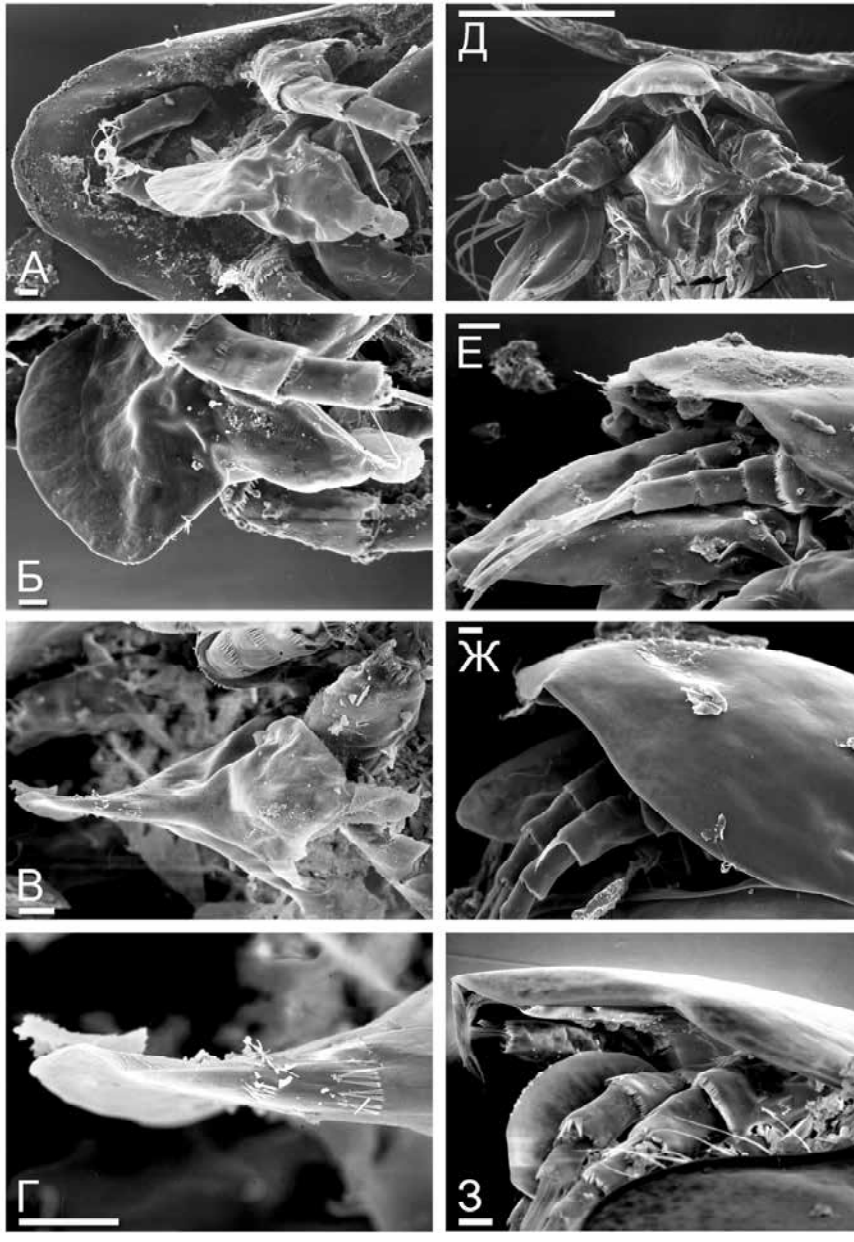


Рисунок 84. Голова *Alona* и *Phreatalona* (Chydoridae: Aloninae):
А-Г — *A. kendallensis*, вид с брюшной стороны, лабрум, вид сбоку и с дистальной стороны, лабральный киль, вид с дистальной стороны; Д — *A. setosocaudata*, вид с брюшной стороны; Е — *Phreatalona labrosa,* вид сбоку; Ж — *Alona* sp., вид сбоку; З — *A. quadrangularis*, вид сбоку. Масштаб: Д — 0.1 мм; А-Г, Е-З — 0.01 мм.

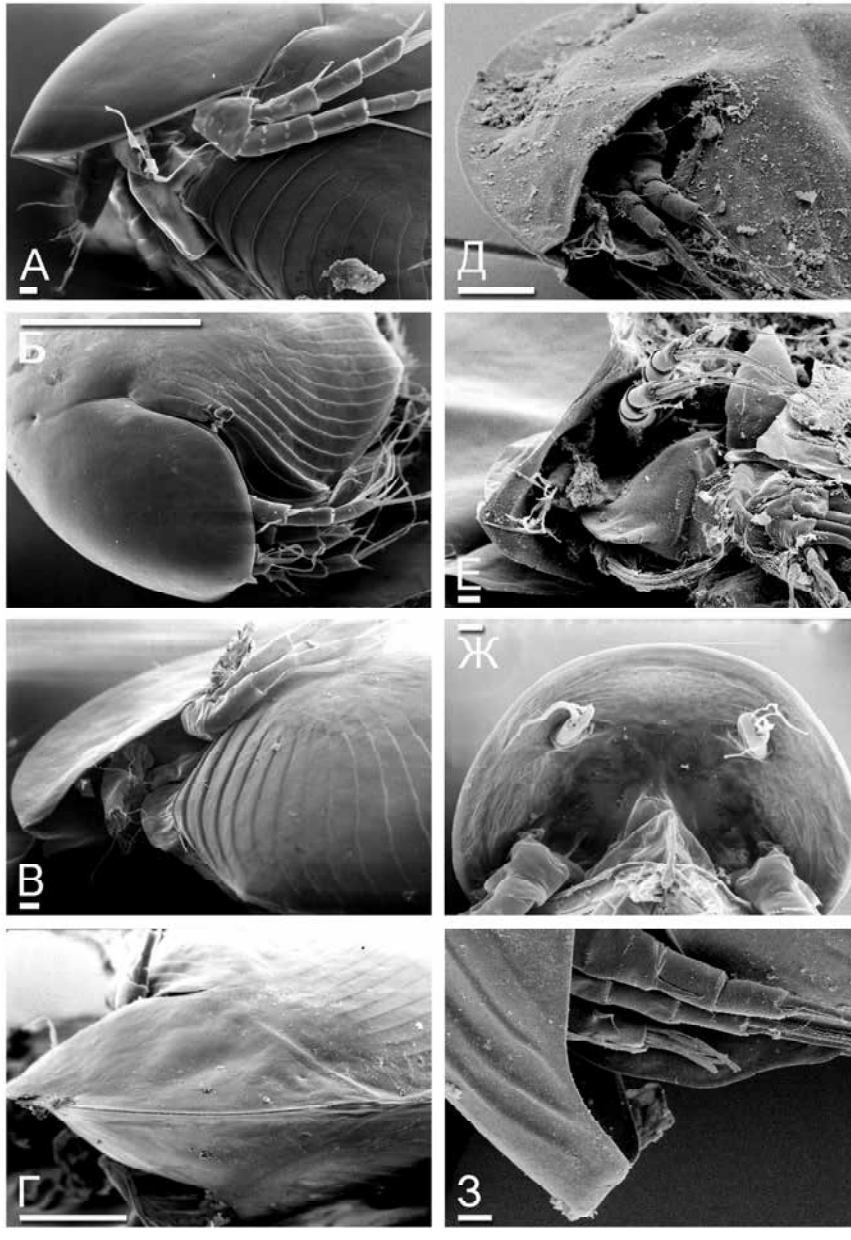


Рисунок 85. Голова Aloninae (Chydoridae):
А-Б — *Alonopsis elongatus*, вид сбоку и спереди; В-Г — *Acroperus harpae*, вид с брюшной и со спинной стороны; Д-Е — *Camptocercus dadayi*, вид сбоку и с брюшной стороны; Ж — *Graptoleberis testudinaria*, вид с брюшной стороны; З — *Leberis davidi*, вид сбоку. Масштаб: Б, Г-Д — 0.1 мм; А, В, Е-З — 0.01 мм.

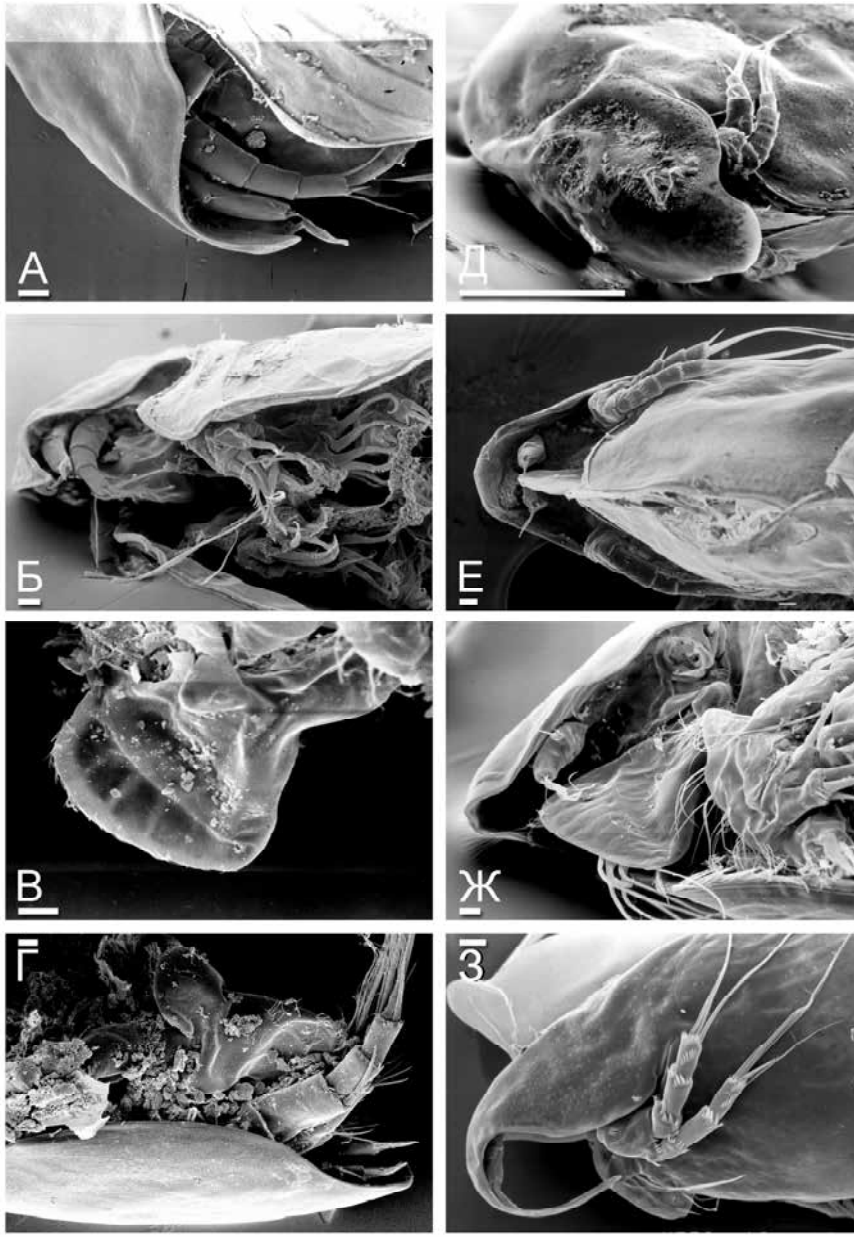


Рисунок 86. Голова Aloninae (Chydoridae):
А-Б — *Kurzia polyspina*, вид сбоку и с брюшной стороны; В — *Leydigia leydigi*, лабрум, вид сбоку; Г — *L. ciliata*, голова, вид сбоку; Д-Е — *Oxyurella singalensis*, вид спереди и с брюшной стороны; Ж — *Tretocephala ambigua*, вид с брюшной стороны; З — *Rhynchotalona falcata*, вид сбоку. Масштаб: Д — 0.1 мм; А-Г, Е-З — 0.01 мм.

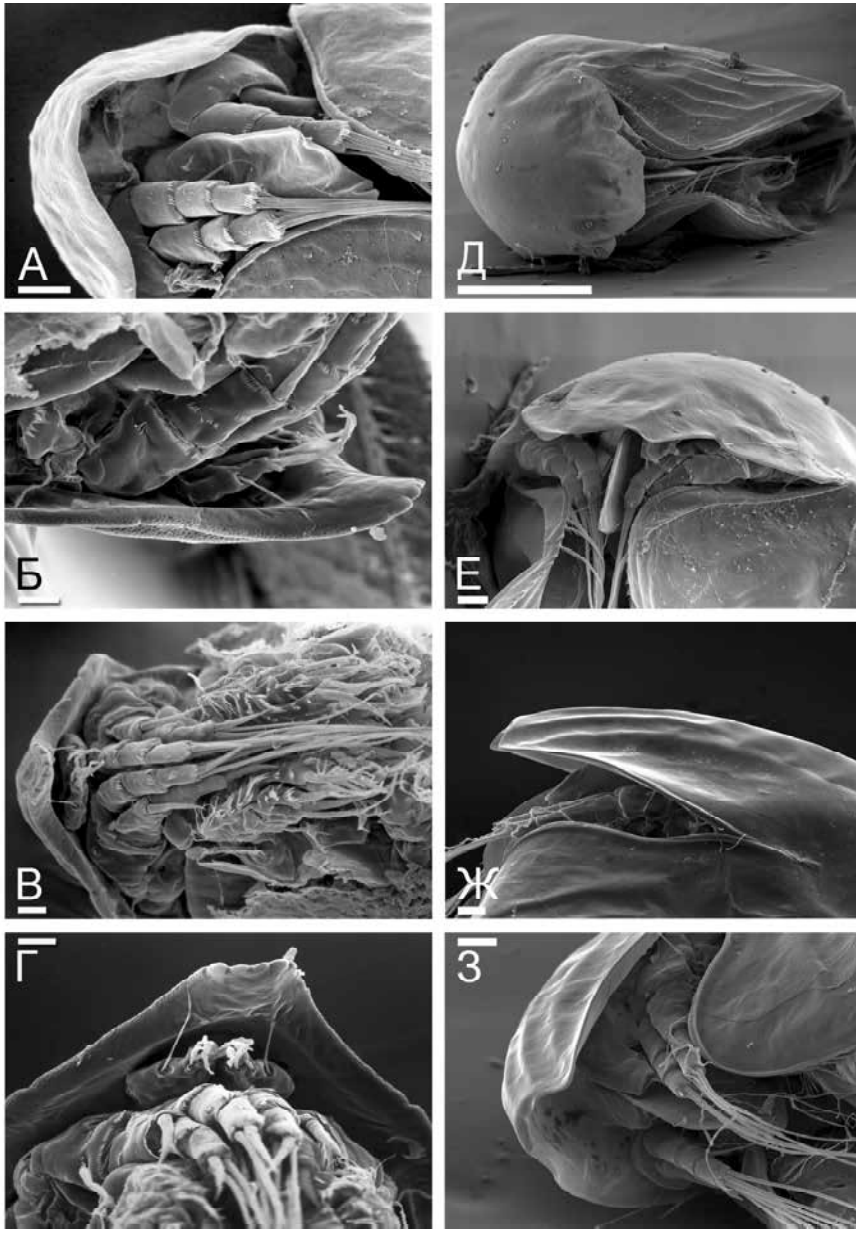


Рисунок 87. Голова Aloninae (Chydoridae):
А — *Indialona ganapati*, вид с брюшной стороны; Б-Г — *Monospilus dispar*, вид сбоку, с брюшной стороны и спереди; Д-Е — *Notoalona* cf. *globulosa*; Ж-З — *Celsinotum maronyx*. Масштаб: А-Д — 0.01 мм; Е-З — 0.001 мм.

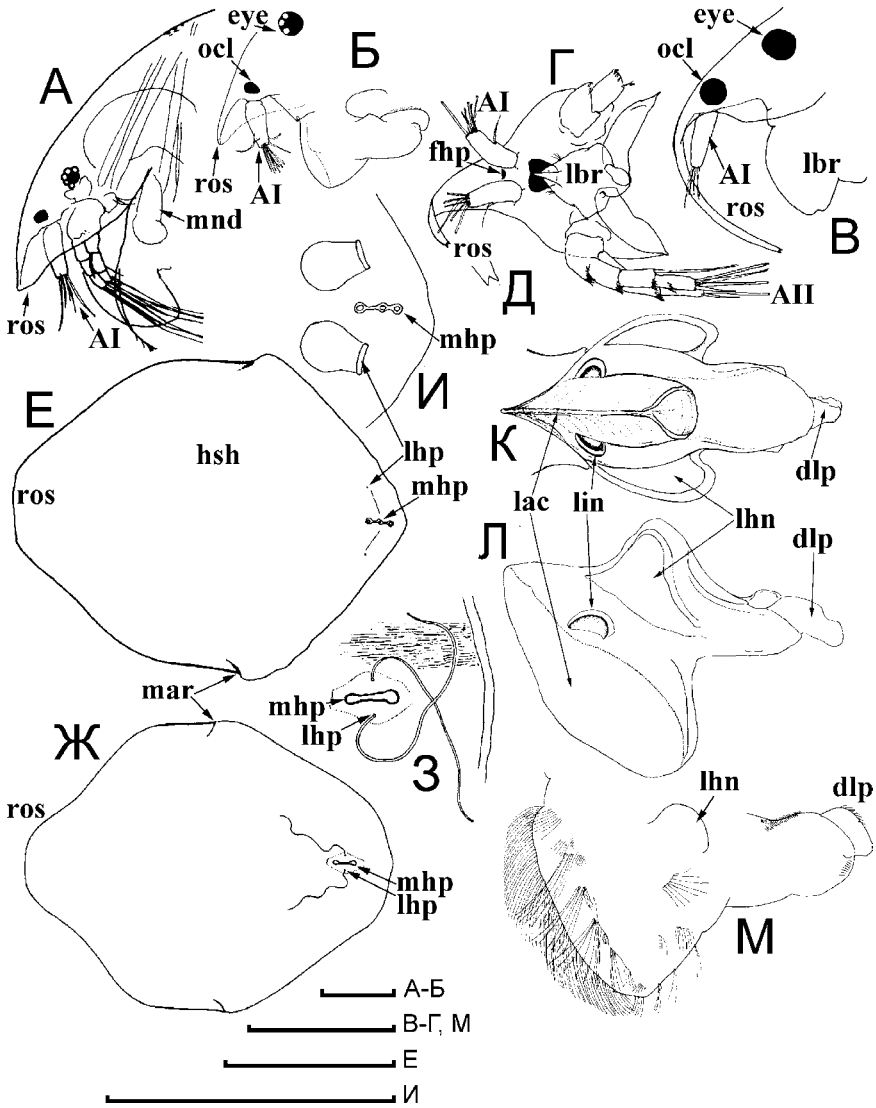


Рисунок 88. Морфология головного отдела Anomopoda на примере Aloninae (Chydoridae):

А, Е — *Leberis diaphanus,* голова (вид сбоку) и головной щит; Б — *Euryalona orientalis*, голова, вид сбоку; В-Д — *Rhynchotalona falcata*, голова (вид спереди и с брюшной стороны), кончик рострума; Ж-З — *Tretocephala ambigua,* головной щит и головные поры (по: Alonso, 1996); И — *Alona costata,* головные поры (по: Sinev, 1999); К-Л — *Karualona karua*, лабрум, вид с брюшной стороны и сбоку. (по: Dumont. Silva-Briano, 2000); М — *Leydigia laevis*, лабрум сбоку. Масштаб: 0.1 мм.

вания лабрума, он может быть выпуклым, прямым или вогнутым. У некоторых видов *Macrothrix* на нем имеется вырост, функция которого не ясна. У *Daphnia* здесь расположен медиальный гребнь (не путать с медиальным килем на спинной части головы!), форма, размер и положение которого относительно антенн I — важнейший признак для различения близких видов в ряде групп (Ishida et al., 2006; Глаголев, 1986, 1995; Кирдяшева, Котов, 2013а).

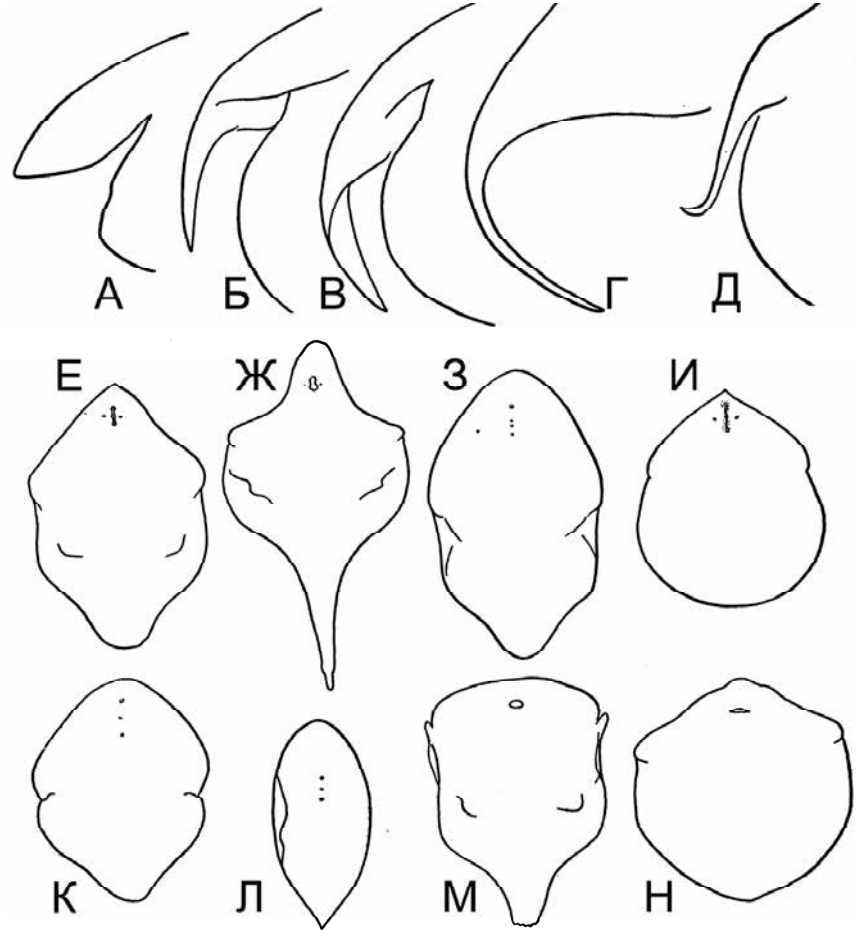


Рисунок 89. Рострум Chydoridae, вид сбоку:
А — *Alonopsis elongatus*; Б — *Pleuroxus trigonellus*; В — *Picripleuroxus striatus*; Г — *Rhynchotalona falcata*; Д — *Pleuroxus uncinatus*.
Головные щиты Chydoridae (Е-М) и Eurycercidae (Н): Е — *Alona quadrangularis*; Ж — *Rhynchotalona falcata*; З — *Oxyurella tenuicaudis*; И — *Graptoleberis testudinaria*; К — *Dunhevedia crassa*; Л — *Picripleuroxus striatus*; М — *Monospilus dispar*; Н — *Eurycercus lamellatus*. Без масштаба. По: Смирнов, 1971а.

У ряда Anomopoda глаз велик и занимает положение непосредственно под покровами головы. В таком случае над глазом часто имеется специальный надглазничный купол (*Bosminopsis deitersi*, *Bunops*, *Onchobunops*, Рис. 29-В, Е: помечено стрелкой). При этом при взгляде сбоку позади купола видна супра-окулярная борозда. У ряда Anomopoda разных семейств имеется так называемая цервикальная борозда или впадина, пересекающая спину поперек (Рис. 21-А-Б, Д-Е; Рис. 22-А-Б, Г; Рис. 23-А, Г-Ж; Рис. 26-А, Д; Рис. 27-А, Д), однако, это не задняя граница головы, поскольку головной щит продолжается назад и за нее. В случае выраженности борозды, главная головная пора обычно располагается недалеко перед ней.

Выросты на голове. На голове у Anomopoda, преимущественно Daphniidae, имеются крупные выросты. Наиболее известен направленный вперед шлем (Рис. 18-Д-З; Рис. 73-А-Б), разнообразной формы и размеров, причем, его выраженность иногда сильно различается в одной популяции, подвержена сезонным колебаниям и зависит от присутствия хищников в водоеме (см. главы 6-7). Аналогом шлема является роговидный вырост на передней поверхности головы у некоторых видов *Scapholeberis* (Рис. 21-Д-Ж).

У некоторых видов *Simocephalus* (группа видов *S. acutirostratus*) имеется направленный вперед вырост на голове (Рис. 20-Д), у других представителей рода (группа видов *S. serrulatus*) на переднем крае головы сидят шипики, значение которых неизвестно (Orlova-Bienkowskaja, 2001).

У части видов *Daphnia* имеется медиальный киль (не путать с медиальным гребнем!), иногда высокий или даже гипертрофированно развитый, рассматриваемый как элемент системы обороны от хищников (см. главы 6-7). У *Daphnia magna*, помимо вышеупомянутого медиального киля на голове, имеются еще и парные вторичные кили (Brooks, 1957; Alonso, 1996; Рис. 73-Д: помечено стрелкой). Киль имеется на голове у части Chydoridae, причем виды рода *Acroperus* имеют более или менее развитый киль (Рис. 51-Д-Ж), а таксоны ближайшего к нему род *Alonopsis* — нет (Рис. 51-В-Г). У ряда видов рода *Daphnia* на спинной стороне головы во взрослом и ювенильном (а чаще только в ювенильном) состоянии располагается система так называемых шейных шипиков (хотя никакой "шеи" у Anomopoda выделить не удастся при всем желании), иногда они расположены на особом возвышении (Рис. 18-Б-Г).

У некоторых *Macrothrix* (*M. hirsuticornis* s.lat., *M. odontocephala, M. mexicanus*) задняя часть головы оттянута в массивный зубец (Smirnov, 1992b), причем, его размер сильно варьирует. По-видимому, "виды" с этим зубцом представляют собой лишь особые морфотипы, а у других особей того же вида зубец может отсутствовать (Silva-Briano, 1998) (Рис. 34-К-Л). Наконец, к выростам головы относятся и форниксы (см. ниже).

Головной щит и мандибулярный сустав. В данной работе в применении термина "головной щит" я пытался следовать традиции исследователей Anomopoda, называя так упрочненные покровы верхней стороны головы, сбрасываемые при линьке отдельно от прочих частей экзувия (см. главу 7 для дальнейшего обсуждения).

Головной щит вполне отчетлив только у рачков, голова которых более или менее сжата дорсовентрально, имеет хорошо выраженные верхнюю и нижнюю поверхности, сходящиеся друг с другом в в виде ребра. При этом покровы верхней поверхности более сильно хитинизированы по сравнению с нижней поверхностью и отбрасываются при линьке в виде цельного

куска отдельно от створок (Рис. 6; Рис. 8-В; Рис. 16-17; Рис. 88-Е-Ж: hsh). Именно такой "кусок" традиционно и называется головным щитом. Он характерен для Eurycercidae (Рис. 89-Н; Рис. 90-А), Chydoridae (Рис. 89-Е-М; Рис. 90-Б-Е; Рис. 91-А), Bosminidae (Рис. 91-Б) и Daphniidae. В то же время, имеются другие варианты сочетаний описанных выше признаков головного щита. Так, у Ilyocryptidae на голове также хорошо выражены спинная и брюшная поверхности, и первая более хитинизирована, но на линочной шкурке (как сброшенной в случае полной линьки, так и оставшейся на теле в случае неполной линьки) покровы спинной части головы и створок не разделяются (Рис. 90-Ж). При этом на экзувии (в случае полной линьки!) мандибулы остаются причлененными к выросту на голове, что является некоей аналогией с Chydorinae. Поэтому нельзя говорить про "головной щит" у *Ilyocryptus*. Наблюдений за линькой у Macrothricidae не проводилось. Поэтому понятие "головного щита" условно и "работает" только в случаях наличия всех вышеупомянутых признаков.

В результате изучения линочных экзувиев Anomopoda с явным головным щитом мной были выявлены два принципиально различных типа его организации:

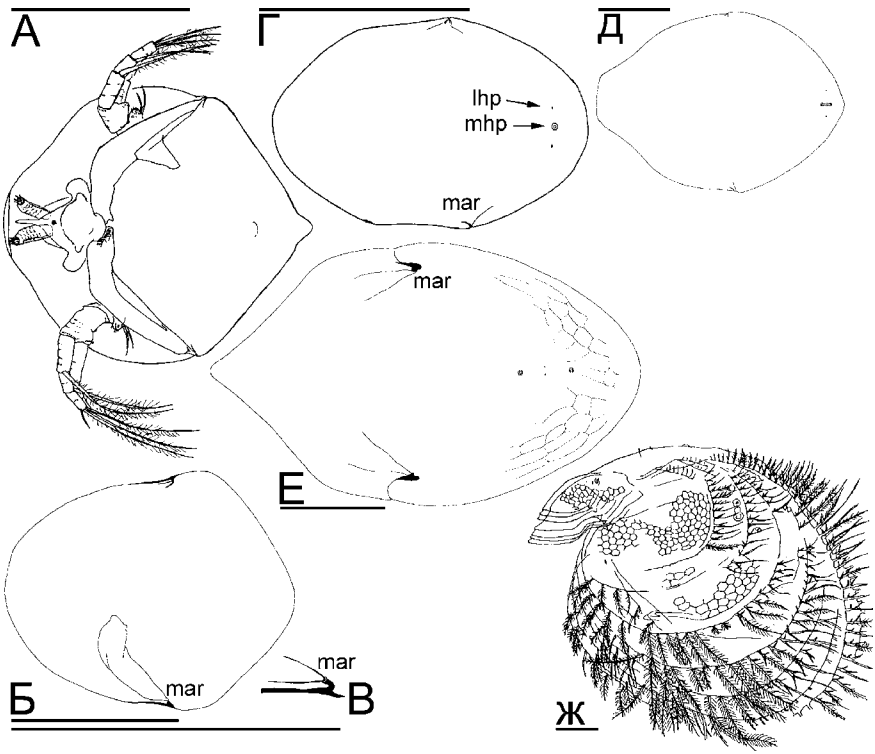


Рисунок 90. Головные щиты (А-Е) и линочные экзувии (Ж) Eurycercidae (А), Chydoridae (Б-Е), Ilyocryptidae (Ж):
А – *Eurycercus lamellatus*; Б-В – *Alona dentifera*; Г – *Indialona ganapati*; Д – *Leberis davisi*; Е – *Pleuroxus wittsteini*; Ж – *Ilyocryptus spinifer*. Масштаб: 0.1 мм.

1. "Дафнидный" головной щит характеризуется тем, что мандибулярный сустав к нему не причленяется. Головной щит при линьке Daphniidae отбрасывается отдельно от створки, но при этом мандибулы (как и прочие головные и торакальные конечности) оказываются присоединенными к тонкой мембране, ассоциированной со створками (Рис. 91-В-Г).

2. "Хидоридный" головной щит с прикрепленными к его краю мандибулами — это специализированное состояние, характерное для Chydoridae и Eurycercidae. При этом у Eurycercidae (Рис. 90-А), Sayciinae (Рис. 91-А) и Aloninae (Рис. 90-Г-Д) мандибула прикрепляется к краю головного щита, так что ее проксимальный конец располагается в специальном мандибулярном суставе внутри хитиновой "чаши" на краю головного щита (Fryer, 1963). Даже если мандибулярный сустав расположен непосредственно на границе головного щита и створки, при линьке он остается прикрепленным к головному щиту. У *Alona dentifera* (Aloninae) мандибулярный сустав расположен на небольшом отдалении от точки контакта головного щита и створок (Рис. 90-Б-В).

У Chydorinae мандибулярный сустав расположен заметно медиальней, мандибула причленяется на нижней поверхности головного щита (Рис. 90-Е). У *Bosmina* (Рис. 91-Б) мандибула по типу Aloninae и Eurycercidae, в то время как у *Bosminopsis*, другого рода Bosminidae, лишенного головного

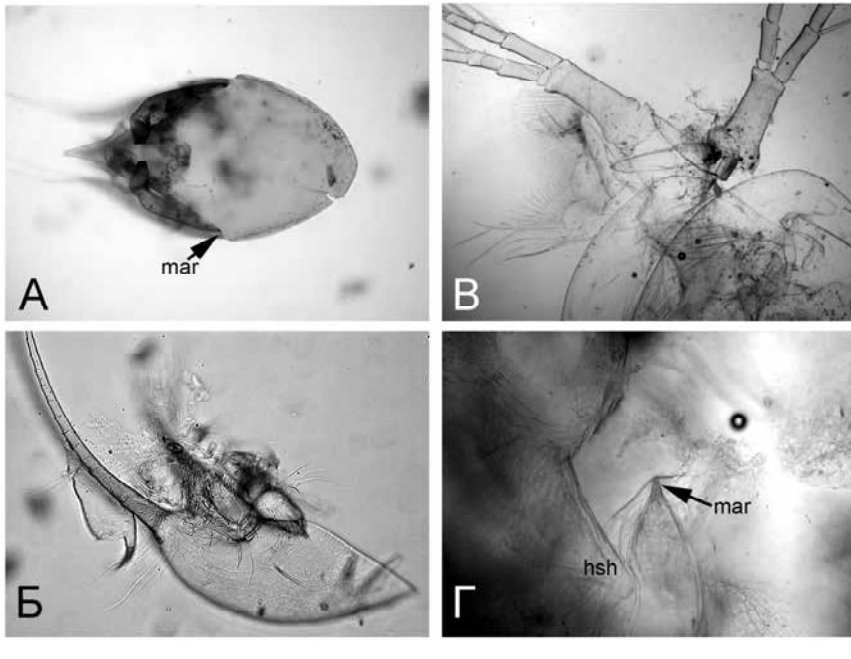


Рисунок 91. Линочные экзувии Anomopoda:
А — *Saycia cooki* (Chydoridae: Sayciinae), головной щит; Б — *Bosmina coregoni* (Bosminidae), головной щит; В-Г — *Daphnia magna* (Daphniidae), линочный экзувий и район мандибулярного сустава у животного незадолго до линьки. Без масштаба.

щита, мандибулярный сустав находится на внешней поверхности головы на специальном возвышении (Рис. 37-А-В).

Форниксы. В случае явно выраженного головного щита, его боковой край нависает над основанием антенны II в виде выроста, называемого форниксом. Обычно принято обсуждать форниксы применительно к Daphniidae, но они есть и у Chydoridae и Ilyocryptidae. У *Daphnia* подрода *D.* (*Ctenodaphnia*) форниксы хорошо развиты (Рис. 73-Е), часто заострены (Рис. 73-Ж: помечено стрелкой). У немногих видов *Ceriodaphnia* форниксы оттянуты в мощные крючья.

Фронтальная головная пора. Шодлер (Schödler, 1846) был первым исследователем, указавшим на наличие поры при основании антенны I у *Acantholeberis.* Впоследствии она была найдена у *Bosmina* (Goulden, Frey, 1963; Kořínek, 1971), *Scapholeberis* и *Megafenestra* (Dumont, Pensaert, 1983), *Ceriodaphnia* (Berner, 1987), *Simocephalus* (Alonso, 1996). Однако до последнего времени не было ясности по поводу распространенности этой структуры среди Anomopoda.

Фронтальная головная пора (Рис. 88-Д; fhp; Рис. 92-97: помечено стрелкой) найдена мной у всех исследованных Anomopoda за исключением всего трех родов: *Daphnia* (Рис. 92-А-Б) (причем было изучено много видов последнего рода, и ни у одного из них никаких следов этой поры выявлено не было), *Moinodaphnia* (Рис. 76-Ж) и *Moina* (Рис. 76-Б, Е) (однако у последнего, достаточно обширного, рода на предмет ее обнаружения было обследовано ограниченное число видов). У всех Anomopoda она расположена чуть впереди антенн I (Котов, 1996), что говорит о ее принадлежности к преантеннальному сегменту.

Фронтальная головная пора у разных Anomopoda имеет вид окаймленной (или не окаймленной) поперечной или продольной щели, полулунного или округлого отверстия. У разных представителей одного семейства (и даже рода и подрода) она может иметь различную форму и положение на роструме (если таковой имеется). Так, у разных видов *Bosmina* (*Liederobosmina*) она либо округлая, либо полулунная, расположена либо на фронтальной поверхности головы далеко от ее края (Рис. 96-В-Д), либо на нижней поверхности между основаниями антенн I (Paggi, 1979). Эта пора уже имеется у эмбрионов *Bosmina* 4-ого возраста (см. главу 4). Дюмон и Пенсэр (Dumont, Pensaert, 1983) продемонстрировали, что два рода подсемейства Scapholeberinae (Daphniidae) различаются, в том числе, по положению головной поры.

Мной показано, что положение фронтальной головной поры на роструме (если таковой имеется) различно не только у Daphniidae (Рис. 92) и Bosminidae (Рис. 96), но и Macrothricidae и близких к ним Acantholeberidae и Ophryoxidae (Рис. 93-95). Рострум у Macrothricidae выражен обычно весьма слабо. У *Macrothrix*, *Streblocerus*, *Drepanothrix*, *Bunops*, *Grimaldina* фронтальная головная пора расположена на дорсальной стороне рострума, у *Guernella* — в точности на "ребре" рострума (Рис. 93-З). У *Acantholeberis,* со слабо развитым, и *Ophryoxus, Neothrix, Lathonura, Wlassiscia,* с явно выраженным рострумом, пора открывается на его вентральной стороне. У *Neothrix* рострум по типу Chydoridae: это плоский вырост, слегка прикрывающий основания антенн I, пора расположена чуть впереди их основания и прикрыта нависшим рострумом (Рис. 94-З). У *Streblocerus* она расположена на дорсальной поверхности рострума, но гораздо дальше от основания антенн I , чем у

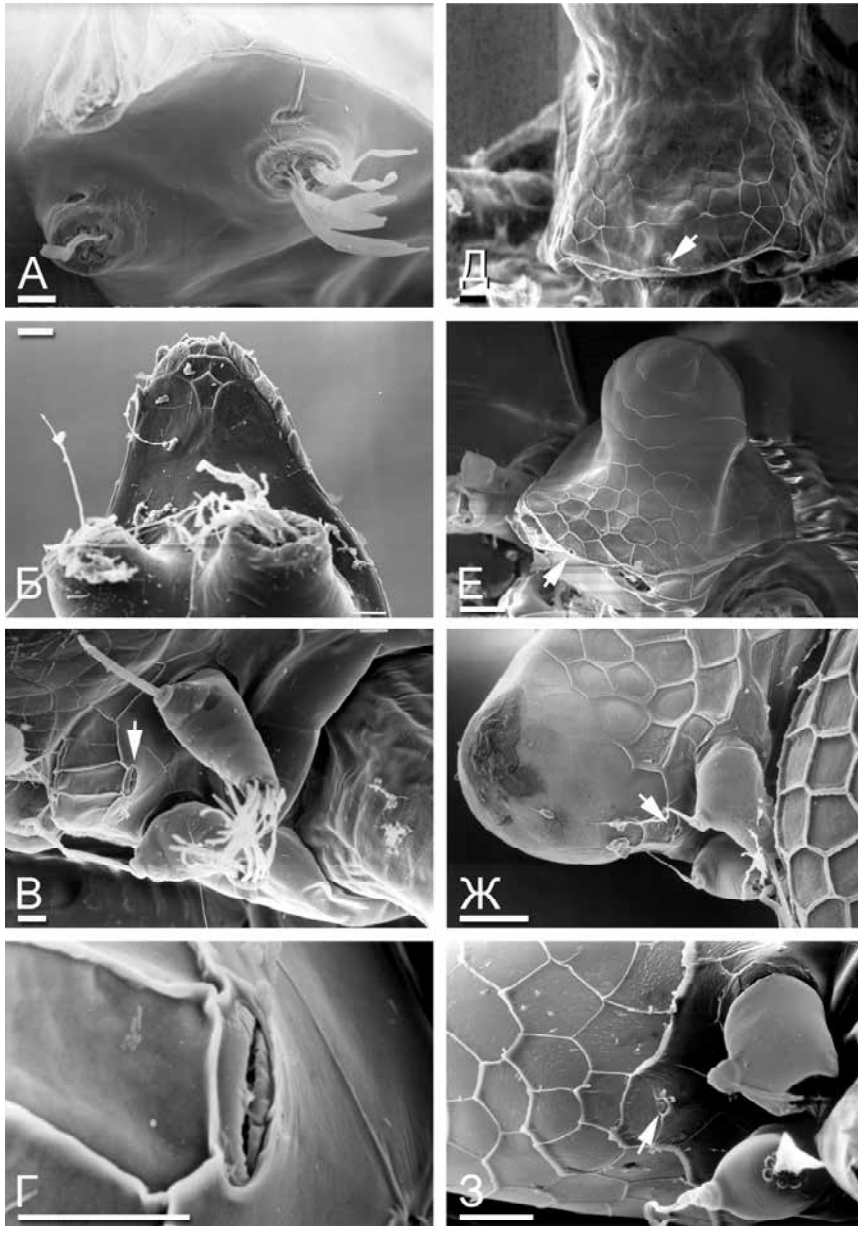


Рисунок 92. Фронтальная головная пора у Daphniidae (помечена стрелкой):
А — *Daphnia pulex*, задняя поверхность головы без фронтальной поры; Б — *D. magna*, задняя поверхность головы без фронтальной поры; В-Г — *Simocephalus vetulus*, задняя поверхность головы и фронтальная пора; Д — *Scapholeberis mucronata*; Е — *Scapholeberis microcephala*; Ж — *Ceriodaphnia* cf. *laticaudata*; З — *Ceriodaphnia* sp. Масштаб: 0.01 мм.

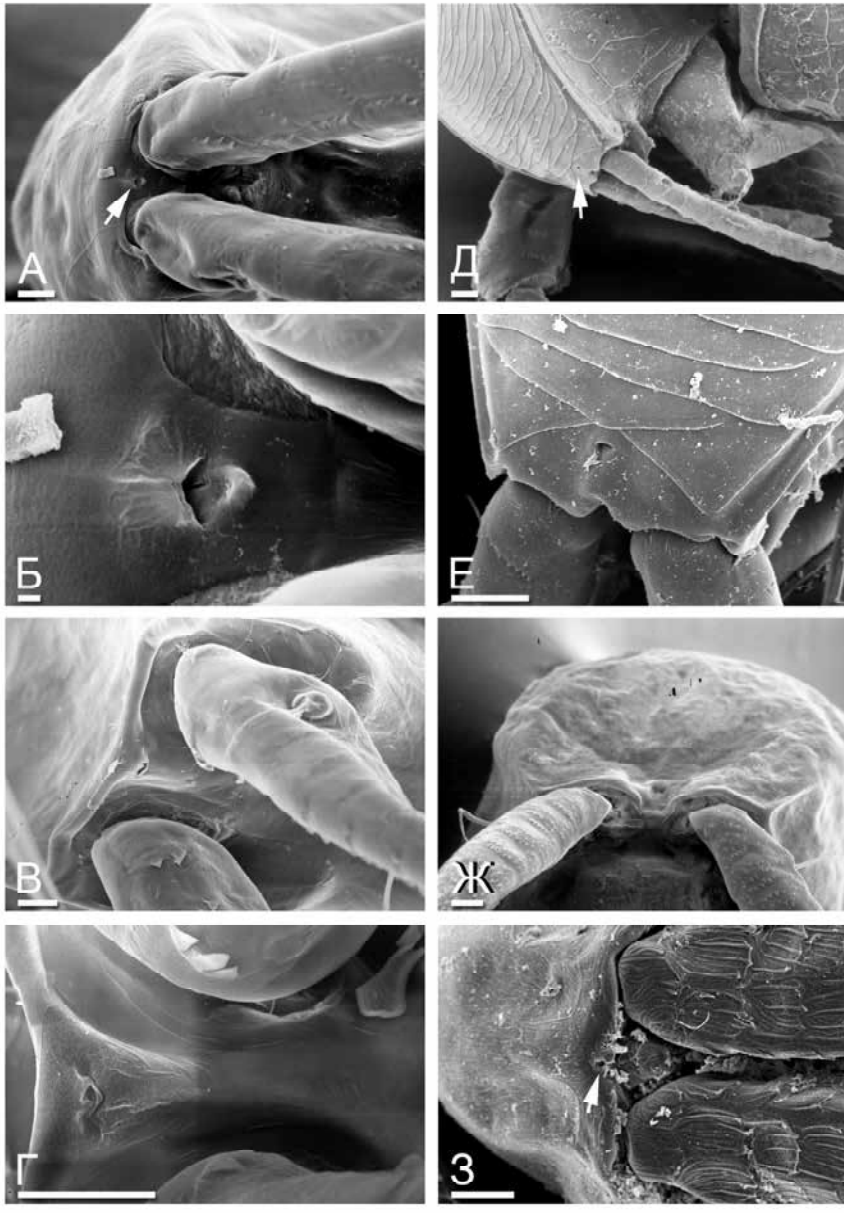


Рисунок 93. Фронтальная головная пора у Acantholeberidae, Ophryoxidae и Macrothricidae (помечена стрелкой):
А-Б — *Acantholeberis curvirostris*; В-Г — *Ophryoxus gracilis*; Д-Е — *Grimaldina brazzai*; Ж — *Pseudomoina lemnae*; З — *Guernella rephaelis*. Масштаб: А, В-З — 0.01 мм; Б — 0.001 мм.

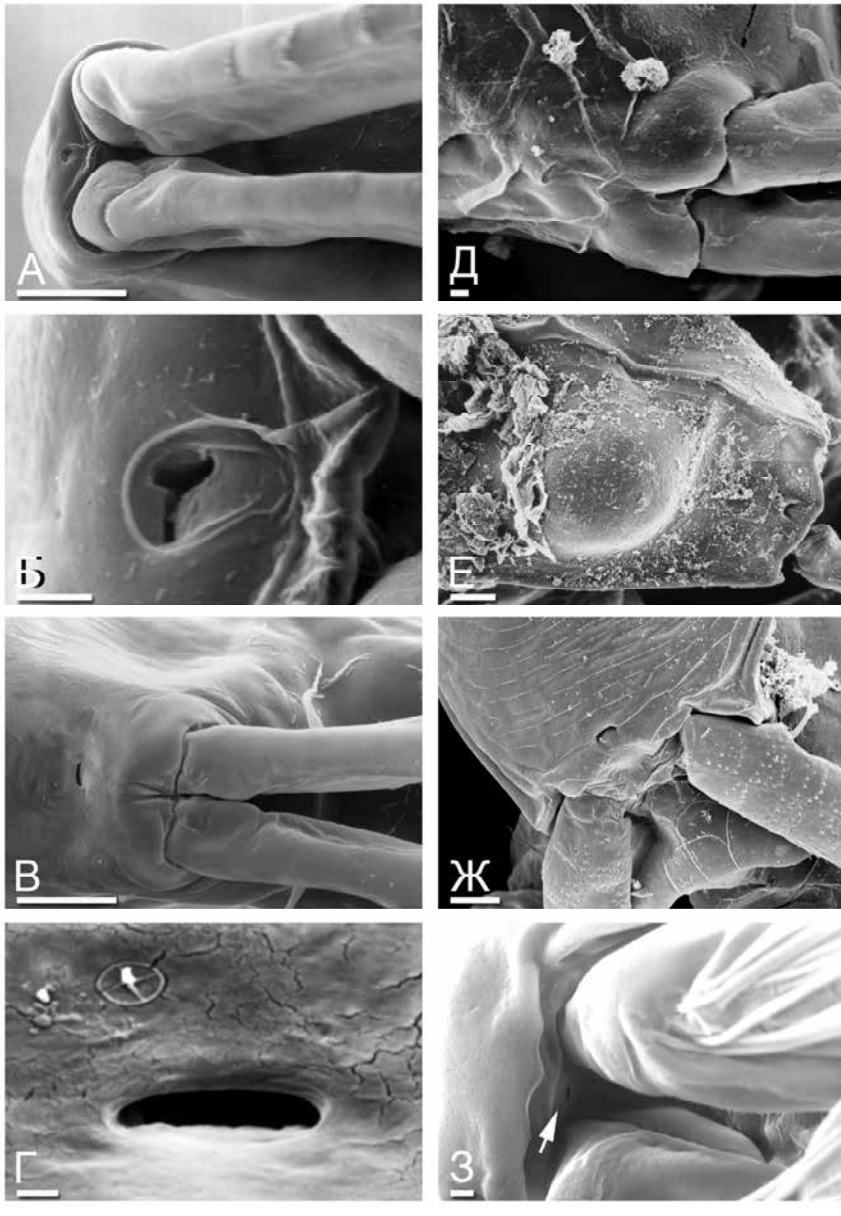


Рисунок 94. Фронтальная головная пора у Macrothricidae:
А-Б — *Drepanothrix dentata*; В-Г — *Streblocerus serricaudatus*; Д — *Streblocerus pygmaeus*; Е — *Onchobunops tuberculatus*; Ж — *Wlassicsia pannonica*; З — *Neothrix armata*. Масштаб: А, В, Е-Ж — 0.01 мм; Б, Г-Д, З — 0.001 мм.

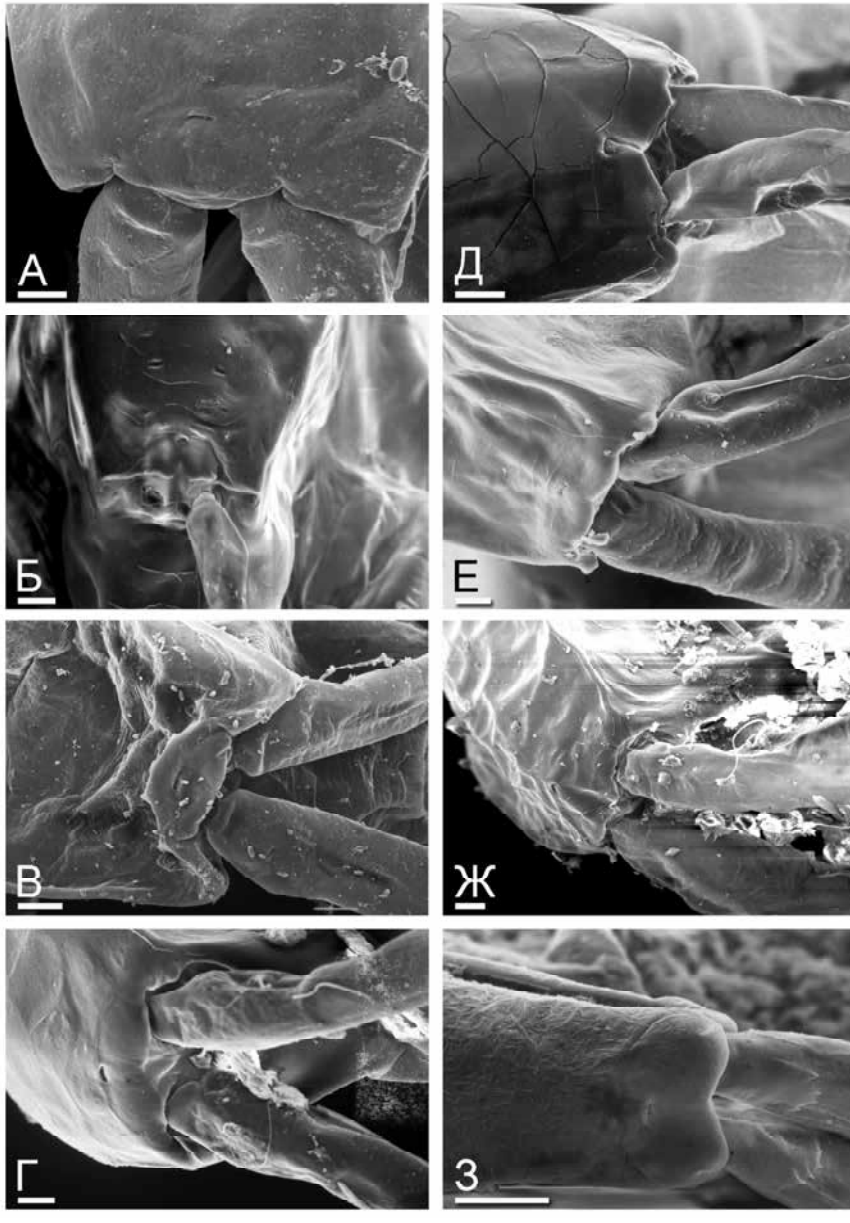


Рисунок 95. Фронтальная головная пора у *Macrothrix* (Macrothricidae):
А — *M. tabrizensis*; Б — *M. rosea*; В — *M. capensis*; Г — *M. indistincta*; Д — *M. breviseta*; Е — *M. pectinata*; Ж — *M. flagellata*; З — *M. laticornis*. Масштаб: 0.1 мм.

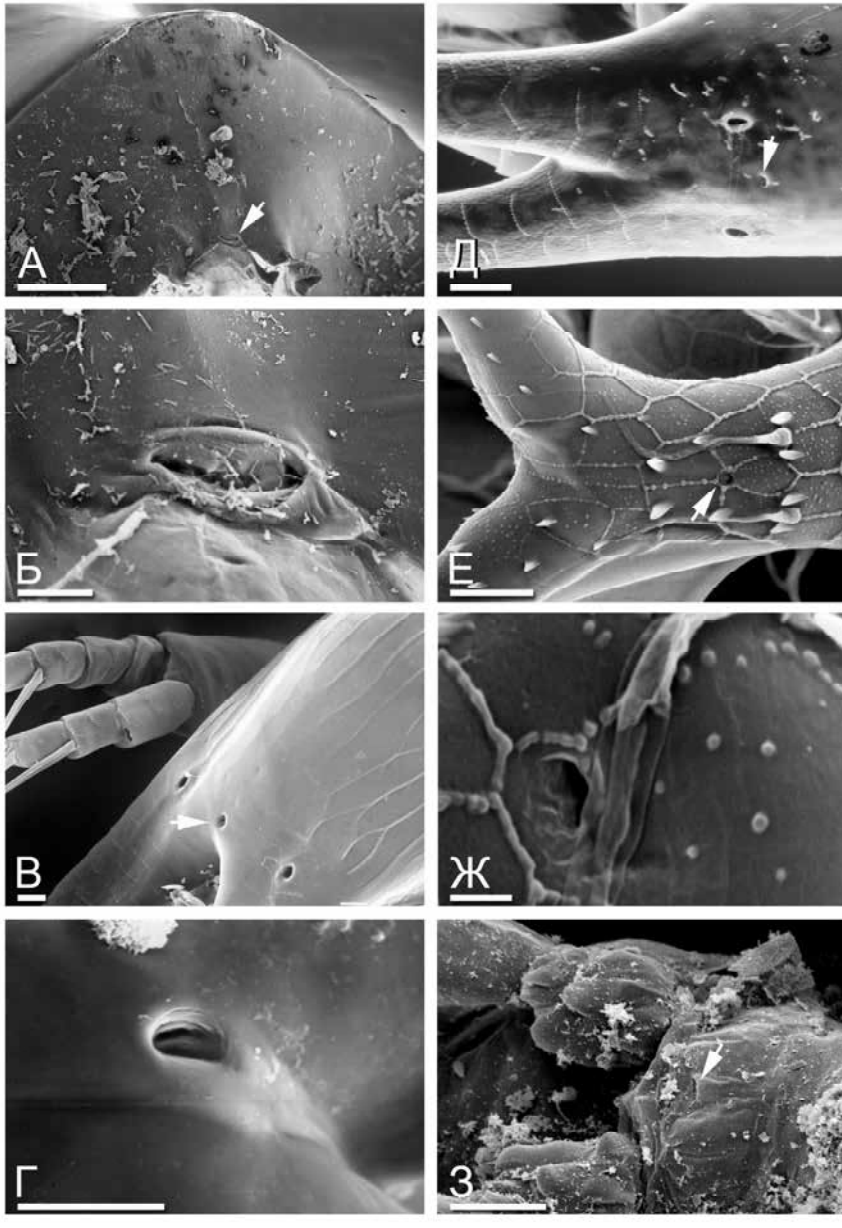


Рисунок 96. Фронтальная головная пора у Eurycercidae, Bosminidae и Ilyocryptidae (помечена стрелкой):
А-Б — *Eurycercus* cf. *lamellatus*; В-Г — *Bosmina* cf. *longispina*; Д — *Bosmina* cf. *liederi*; Е-Ж — *Bosminopsis deitersi*; З — *Ilyocryptus gouldeni*. Масштаб: А — 0.1 мм; Б-Е, З — 0.01 мм; А-Е, Ж — 0.01 мм.

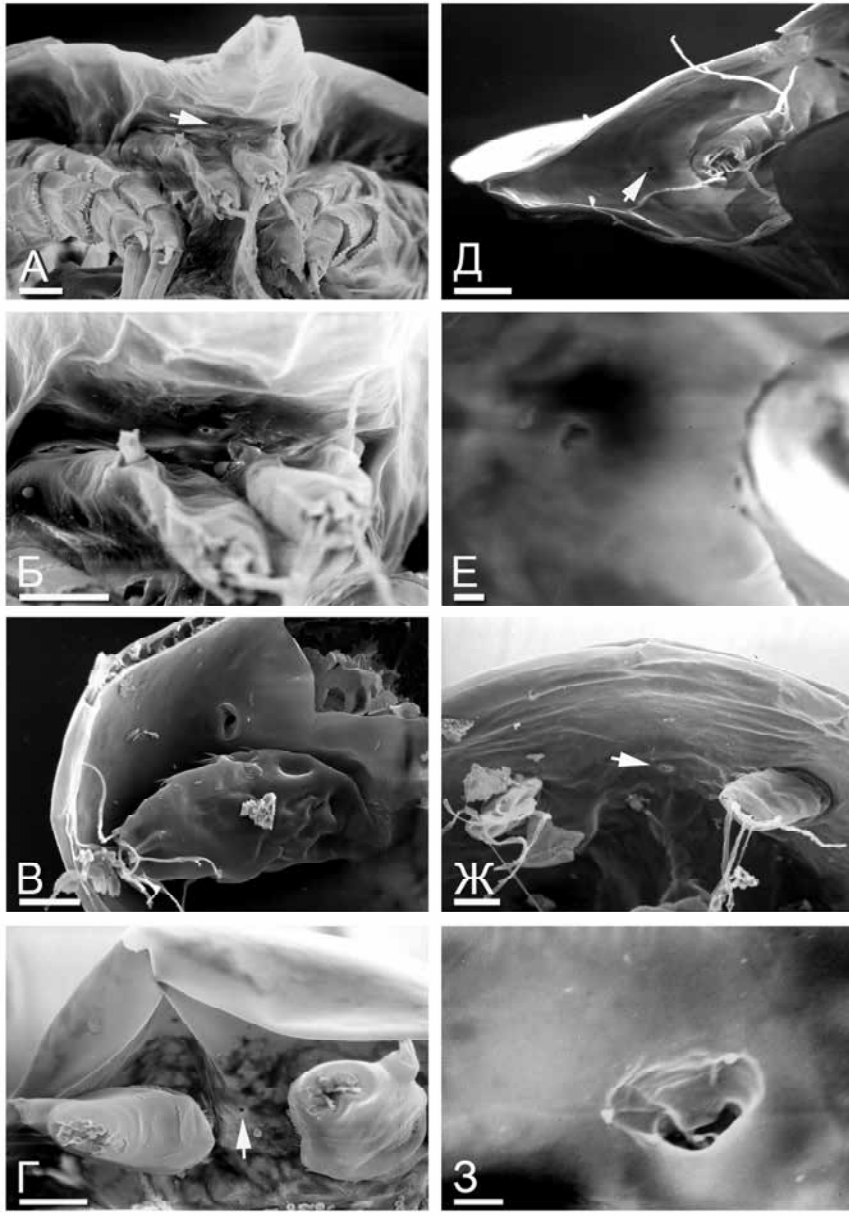


Рисунок 97. Фронтальная головная пора у Chydoridae (помечена стрелкой): А-Б — *Pleuroxus uncinatus*; В — *Alona* sp.; Г — *Euryalona orientalis*; Д-Е — *Acroperus harpae*; Ж-З — *Graptoleberis testudinaria*. Масштаб: А-Д, Ж — 0.01 мм; Е, З — 0.001 мм.

других Anomopoda (Рис. 94-В). Признак положения фронтальной головной поры перспективен для включения в диагнозы родов Macrothricidae.

У многих Chydoridae передний край головного щита оттянут вперед в виде большого рострума, и фронтальная головная пора расположена в неудобном для исследования районе, прикрытом сверху головным щитом, а снизу — антеннами I и лабрумом (Рис. 97). Именно поэтому пора ранее не была описана у этих относительно хорошо изученных рачков. Фронтальная головная пора у Chydoridae расположена немного впереди уровня антенн I и также имеет вид небольшой поперечной щели, по ее краям иногда имеется утолщение кутикулы в виде окаймляющего валика. У *Eurycercus* (Рис. 96-А-Б) ее длина примерно равна диаметру антенны I (Котов, 1996).

Главные и латеральные дорсальные поры. В системе спинных пор (Рис. 90; Рис. 98-114) можно выделить главные поры (или единственную пору), связанные (-ую) в своем происхождении с эмбриональным дорсальным органом и пару латеральных пор. Важно отметить, что главные (не латеральные!) поры никогда не являются сквозными перфорациями, а лишь понижениями (иногда ведущими в маленькие полости, см. Смирнов, 1971а), дно которых выстлано тонкой кутикулой, каждая такая структура ниже называется мной простой порой.

У взрослых Daphniidae я выделяю три варианта строения главных пор и пороподобных структур спинной части головы:

1. "Окно" особой кутикулы: *Megafenestra,* часть видов *Ceriodaphnia*. Эта структура иногда называется "fenestra" (Dumont, Pensaert, 1983). Она явно является прямым производным дорсального органа (Dejdar, 1930), у некоторых *Ceriodaphnia* эта структура обычно присутствует у животных ранних возрастов и исчезает у поздних возрастов. Также для последнего рода продемонстрированы различия в строении кутикулы, покрывающей "окно" (Berner, 1987).

2. Отсутствие у взрослых рачков каких-либо структур на месте дорсального органа: *Daphnia*, *Scapholeberis*, часть *Ceriodaphnia* (Рис. 22-Б, Д-Ж; Рис. 98Д-Е). При этом у жиавотного первого возраста дорсальный орган имеется, что может рассматриваться как эмбриональный признак. У некоторых *Daphnia* остаток дорсального органа имеется и у рачков второго возраста (Глаголев, 1986).

3. Три главные поры образуют ряд в неглубоком желобке, перпендикулярном длинной оси тела, и расположенном на особом окаймленном поле со специальной скульптурой: *Simocephalus* (Рис. 98-А-Г, см. также: Dumont, Van de Velde, 1976; Орлова-Беньковская, 1996). При этом вышеописанное окаймленное поле явно является прямым производным дорсального органа. У *S. exspinosus* (Рис. 98-А-Б), *S.* sp. из Новой Зеландии (Meyer-Rochow, 1979) и *S. acutirostratus* (Dumont, Van de Velde, 1976) ободок представляет собой борозду, внутри него хорошо различима дополнительная скульптура (слабые борозды по границам подстилающих клеток). У *S. vetulus* ободок, напротив, возвышается над поверхностью кутикулы, внутри ободка контуры клеток почти не заметны (Рис. 98-В-Г). Таким образом, у *Simocephalus* область головных пор может быть использована для различения видов. К сожалению, в повседневной практике определения представителей рода подобные признаки неприменимы из-за трудности расположения особи (уплощенной латерально) спиной кверху. Представители подрода *Simocephalus* (*Coronocephalus*) лишены спинных пор (Орлова-Беньковская,

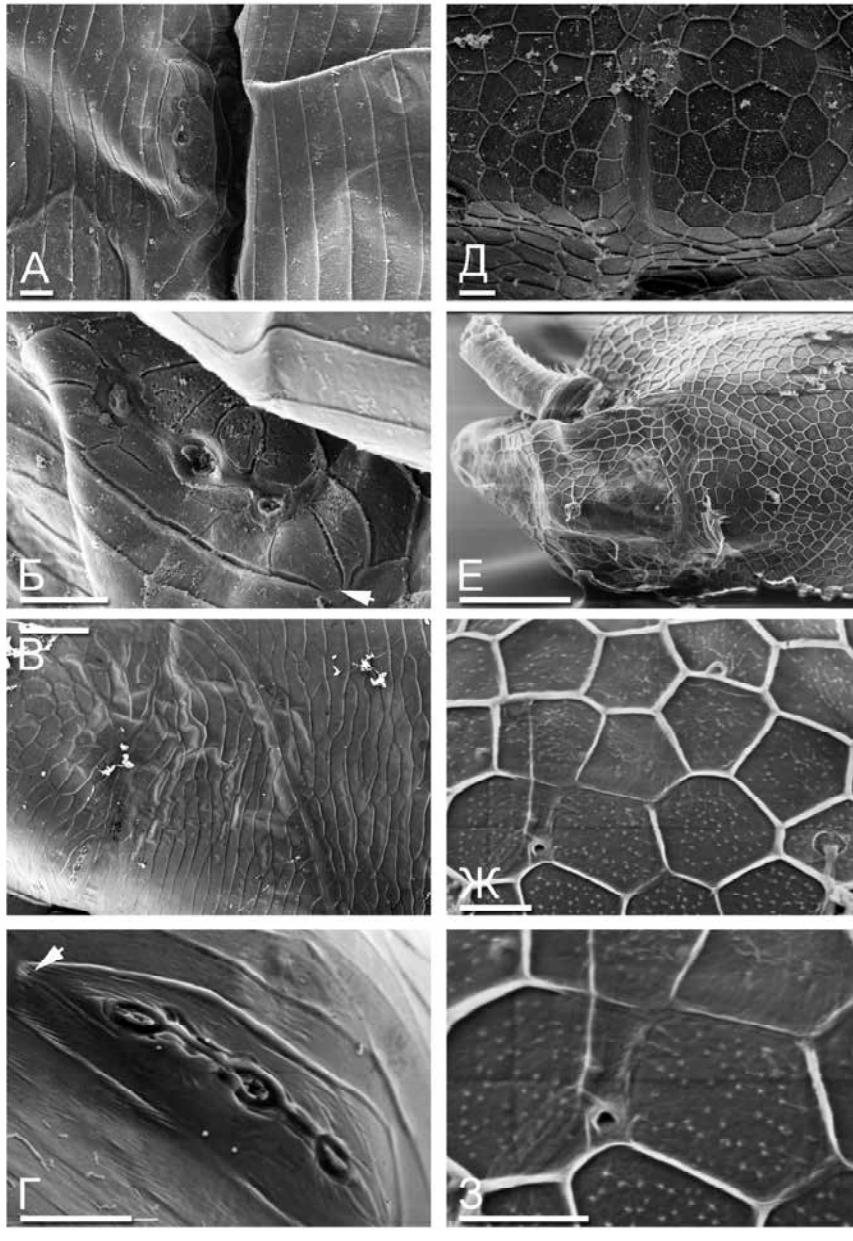


Рисунок 98. Дорсальные поры Daphniidae (положение латеральных пор помечено стрелкой):
А-Б — *Simocephalus exspinosus*; В-Г — *Simocephalus vetulus*; Д — *Ceriodaphnia cornuta*, голова, лишенная пор; Е-З — *Ceriodaphnia* cf. *laticaudata*, голова, лишенная больших пор, малые поры. Масштаб: Е, З — 0.1 мм; А-Д, Ж — 0.01 мм.

1996). Гипотеза о секрете, выделяемом головными порами и принимающим участие в прикреплении *Simocephalus* спинной стороной к различным предметам (Meyer-Rochow, 1979; Olesen, 1998), не подтверждена прямыми наблюдениями (Orlova-Bienkowskaja, 1998, 2001). Поздний эмбрион *Simocephalus* снабжен большим дорсальным органом (см. главу 4), именно на его месте и возникает у взрослого животного система головных пор. Ободок района головных пор, видимо, соответствует границе эмбрионального дорсального органа.

При этом у всех рачков с главной порой по 3-ему типу, части рачков 1-ого и 2-ого типов (*Simocephalus*, *Scapholeberis*, часть видов *Ceriodaphnia*) имеется пара латеральных пор, причем, у двух последних родов она присутствует не у всех рачков из одной популяции (Dumont, Pensaert, 1983; Berner, 1987).

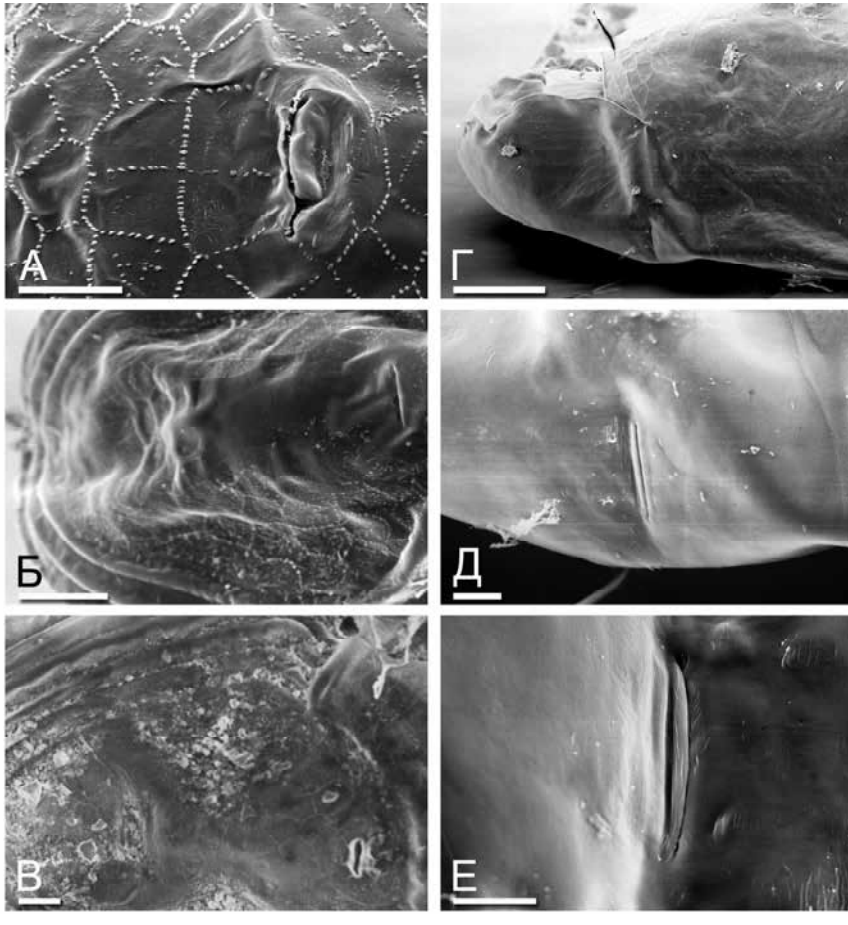


Рисунок 99. Дорсальные поры Ilyocryptidae и Ophryoxidae:
А — *Ilyocryptus spinifer*; Б — *I. sarsi*; В — *I. smirnovi*; Г-Е — *Ophryoxus gracilis*. Масштаб: А-В, Д-Е — 0.1 мм; Г — 0.01 мм.

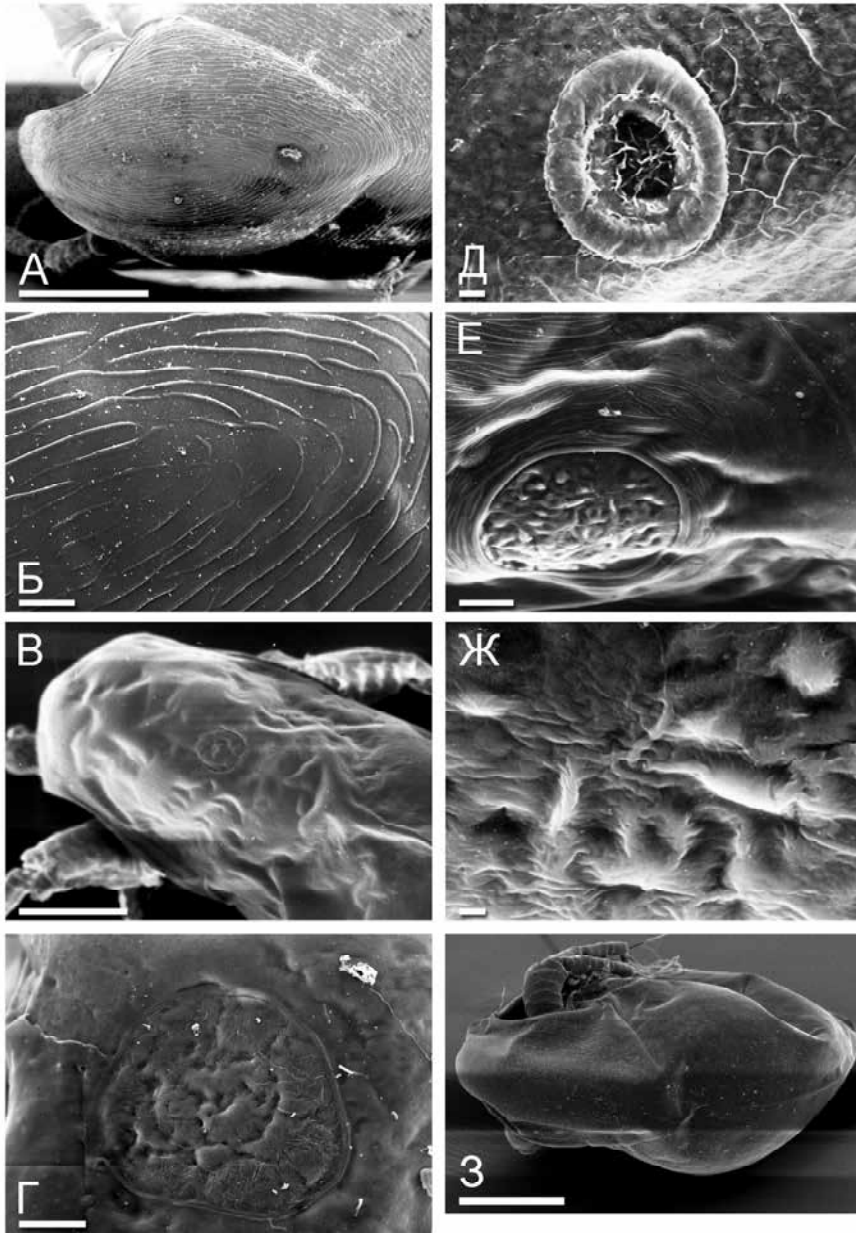


Рисунок 100. Дорсальные поры Macrothricidae:
А-Б — *Grimaldina brazzai*, голова, вид со спинной стороны; В-Г — *Lathonura rectirostris*, вид со спинной стороны и главная головная пора; Д — *Pseudomoina lemnae*, головная пора; Е-З — *Guernella raphaelis*, головная пора, фрагмент ее поверхности и общий вид самки со спинной стороны. Масштаб: А, В — 0.1 мм; Б, Г, Е — 0.01 мм; Д, Ж — 0.001 мм.

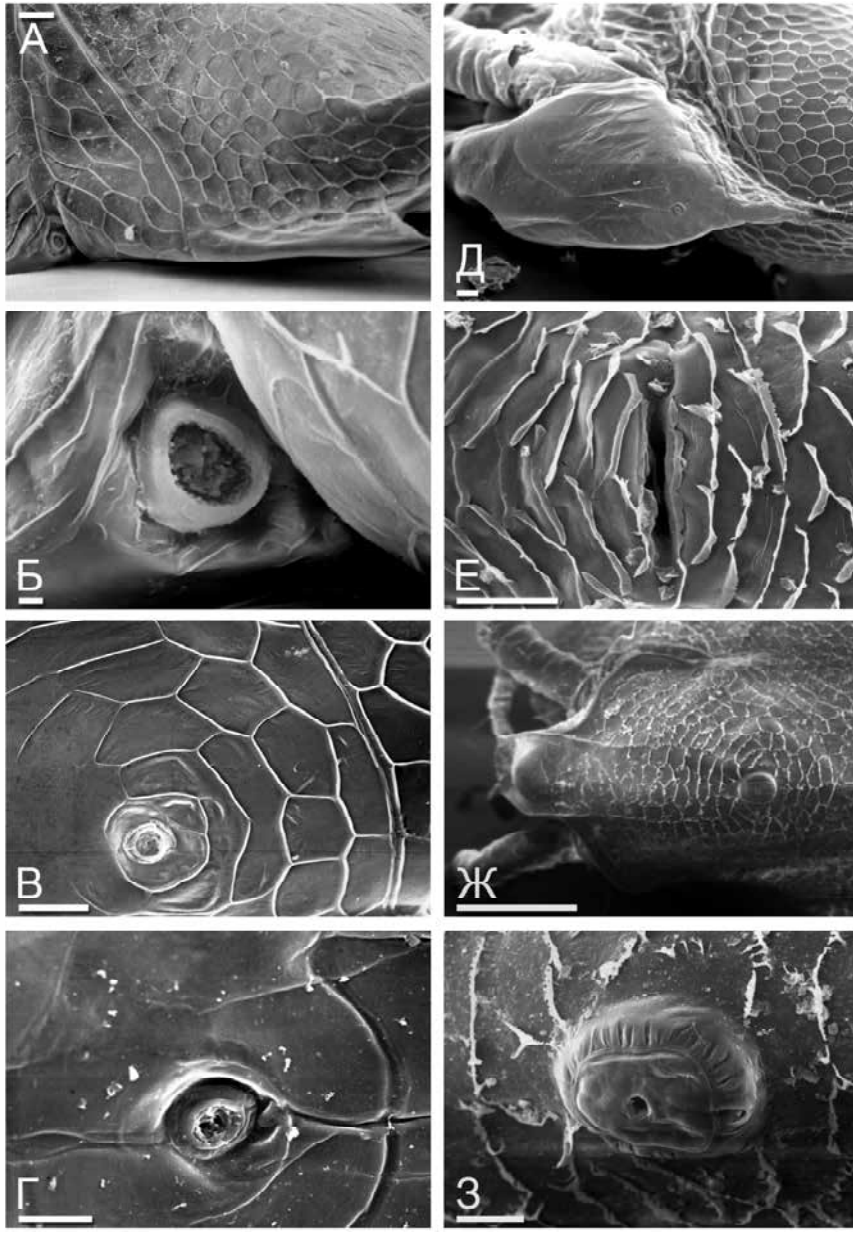


Рисунок 101. Дорсальные поры Macrothricidae:
А-Б — *Drepanothrix dentata*; В — *Streblocerus* cf. *serricaudatus,* Канада; Г-Д — *S. serricaudatus*, Карелия; Е — *Streblocerus pygmaeus*; Ж-З — *Onchobunops tuberculatus*. Масштаб: Ж — 0.1 мм; А, В-Г — 0.01 мм; Б, Д, Е, З — 0.001 мм.

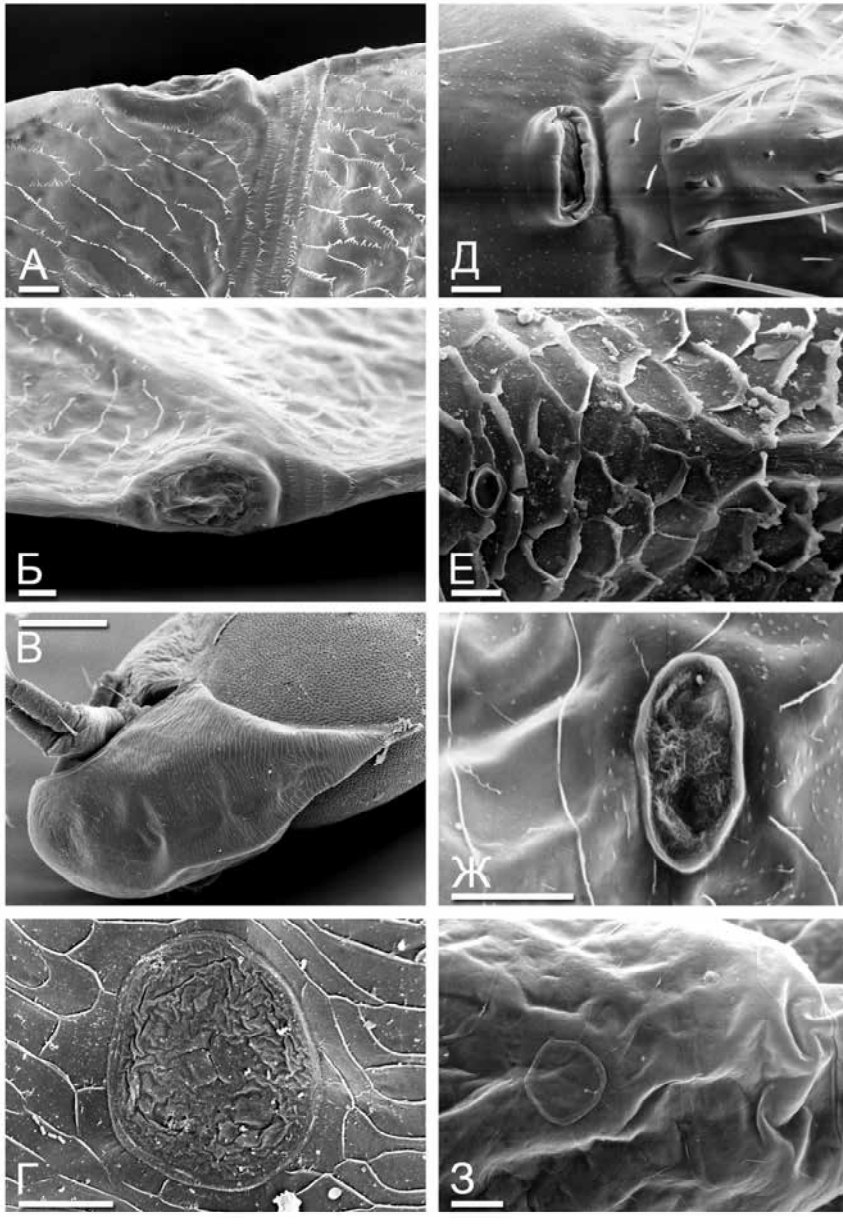


Рисунок 102. Дорсальные поры Macrothricidae:
А-Б — *Bunops serricaudata*, вид сбоку и со спинной стороны; В-Г — *Wlassicsia pannonica*; Д — *Neothrix armata*; Е — *Macrothrix spinosa*; Ж — *M. rosea*; З — *M. capensis*. Масштаб: В — 0.1 мм; А-Б, Г-З — 0.01 мм.

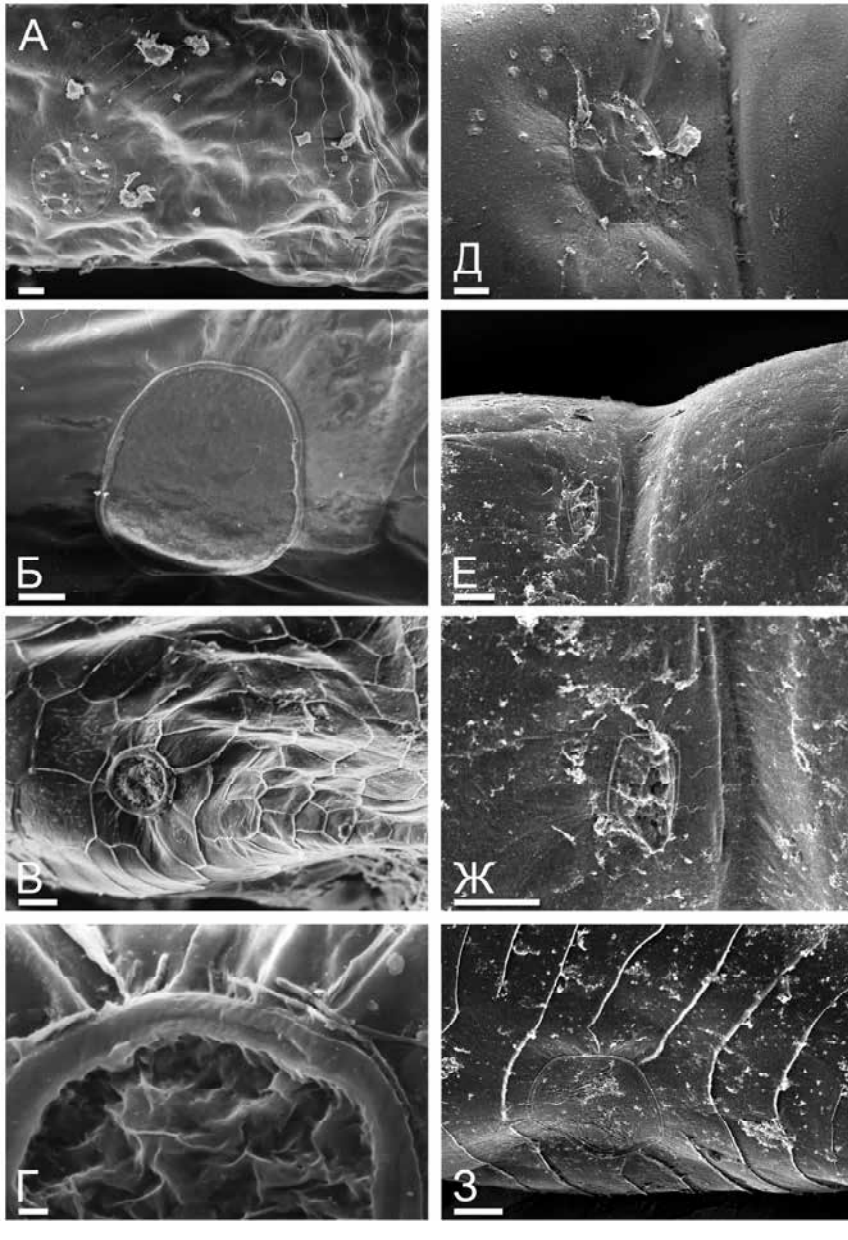


Рисунок 103. Дорсальные поры *Macrothrix* (Macrothricidae):
А — *M. flagellata*; Б — *M. dadayi*; В-Г — *M. laticornis*; Д — *M. pholpunthini*; Е-Ж — *M. paulensis*; З — *M. superaculeata*. Масштаб: А-В, Д-З — 0.01 мм; Г — 0.1 мм.

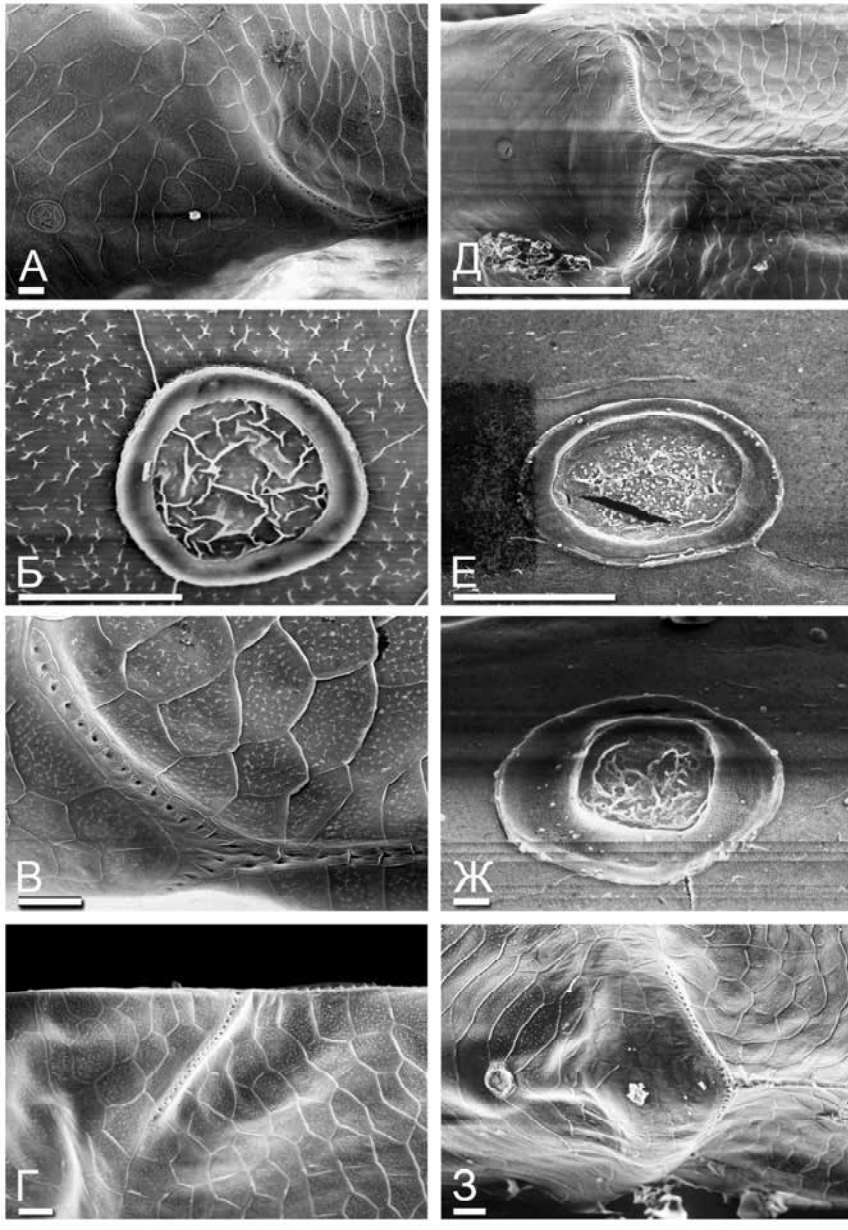


Рисунок 104. Голова *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-Г — *M. indistincta*, задняя часть головы, вид со спинной стороны; главная головная пора, малые поры по задней границе головы; они же, вид сбоку; Д-Ж — *M. breviseta*, задняя часть головы, вид со спинной стороны; главная пора у двух разных самок; З — *M. pectinata*, задняя часть головы. Масштаб: Д — 0.1 мм; А-Г, Е, З — 0.01 мм; Ж — 0.001 мм.

У части видов Moinidae (например, у *Moina macrocopa*) имеется во взрослом состоянии дериват дорсального органа в виде большого "окна" (Рис. 76-Г), в то время как у других видов (Рис. 76-Д, З) никаких пор на спине не имеется, латеральных пор у Moinidae не найдено.

У макротрицидоподобных Anomopoda латеральные поры отсутствуют, зато я различаю несколько типов строения главной поры на спине:

1. "Окно" особой кутикулы ("window" по: Dumont, Van de Velde, 1976), явно являющееся производным эмбрионального дорсального органа: *Macrothrix*, *Wlassiscia, Bunops, Lathonura*, *Guernella* (Рис. 101-104; см. также: Смирнов, 1976; Dumont, Van de Velde, 1976; Olesen, 1996). Этот тип соответствует 1-ому типу у Daphniidae. У разных родов и видов Macrothricidae "окно" различается по выраженности каймы вокруг него и скульптуре самого "окна". У *Guernella* "окно" необычно велико для взрослых Anomopoda. У *Onchobunops* это "окно" расположено на специальном выросте (Рис. 29-В-Г; Рис. 101Ж-З, см. также: Fryer, Paggi, 1972), аналогично расположен дорсальный орган у многих Spinicaudata (Martin, Laverack, 1992).

2. Отсутствие каких-либо пор или пороподобных структур на спине (*Grimaldina*, Рис. 27-Ж), что также соответствует 2-ому типу у Daphniidae.

3. Небольшая пора в центре пластинки, соответствующей вышеупомянутому "окну": *Drepanothrix, Streblocerus serricaudatus* (Рис. 101А-Д). Этот тип аналогичен строению поры у *Cyclestheria*.

4. Продольная щель на месте дорсального органа: *Ophryoxus* (Рис. 99-Г-Е), *Ilyocryptus* (Рис. 99-А-В), *Streblocerus pygmaeus* (Рис. 101-Е; см. также: Olesen, 1996). При этом *Acantholeberis* (Рис. 27-Б) несет складку на границе головы и створок, но мной поры в этом районе не найдено.

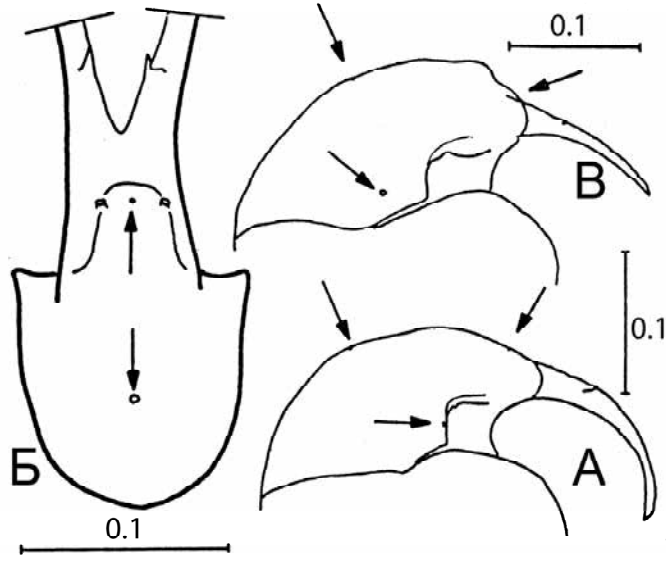


Рисунок 105. Схема расположения головных пор *Bosmina* (Bosminidae): А-Б — *Bosmina longirostris*; В — *B. tubicen* (По: Kořínek, 1971).

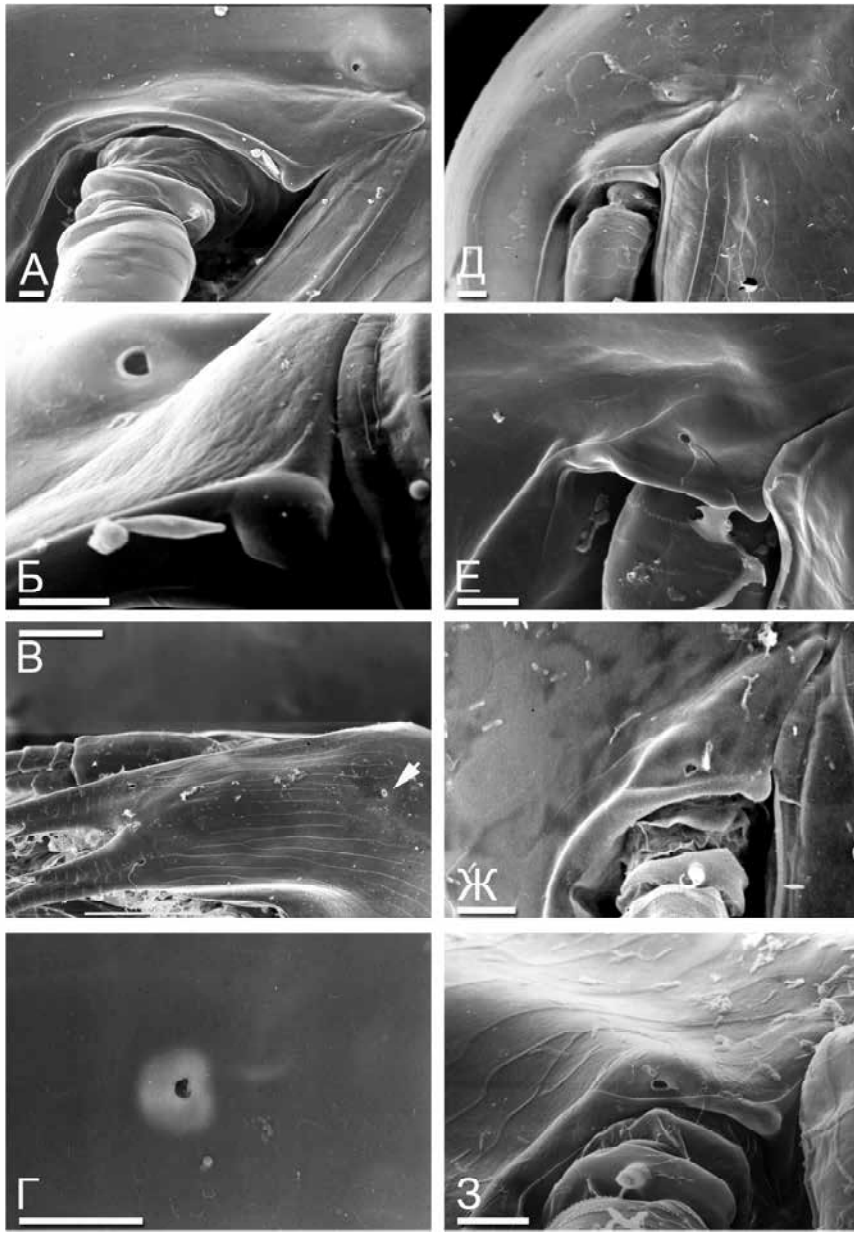


Рисунок 106. Дорсальные поры *Bosmina* (Bosminidae):
А-Б — *Bosmina* cf. *longispina*, латеральная пора; В-Г — непарная медиальная пора (помечена стрелкой); Д — *B. coregoni*, латеральная пора; Е — *B.* cf. *cyanopotamia*, латеральная пора; Ж — *B.* cf. *liederi*, латеральная пора; З — *B. longiorostris*, латеральная пора. Масштаб: 0.01 мм.

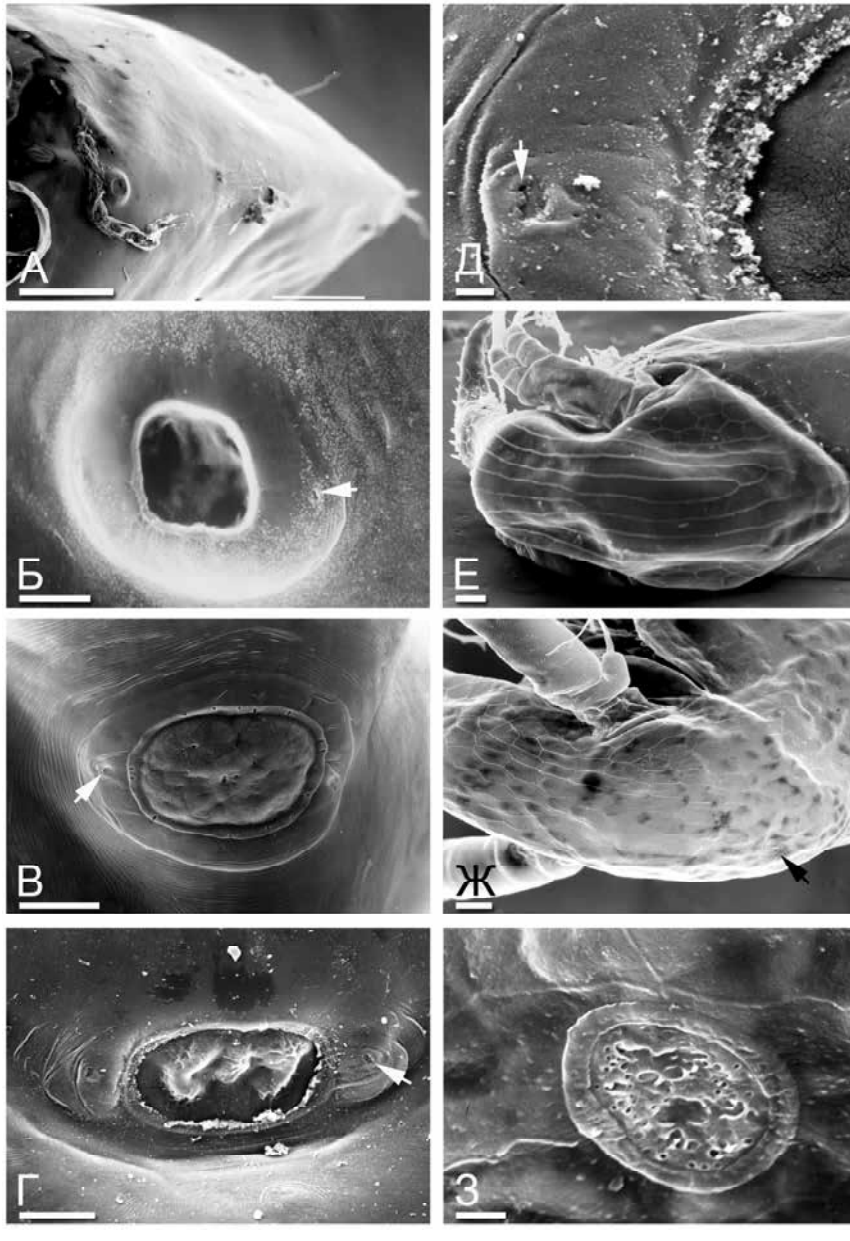


Рисунок 107. Дорсальные поры Eurycercidae (А-Д) и Bosminidae (Е-З), латеральные поры помечены стрелками:
А-Б — *Eurycercus longirostris*; В — *E. norandinus*; Г-Д — *E.* cf. *lamellatus*; Е — *Bosminopsis deitersi*, голова взрослой самки без пор; Ж-З — голова ювенильной самки I возраста с дорсальной порой. Масштаб: А — 0.1 мм; Б-Ж — 0.01 мм; З — 0.001 мм.

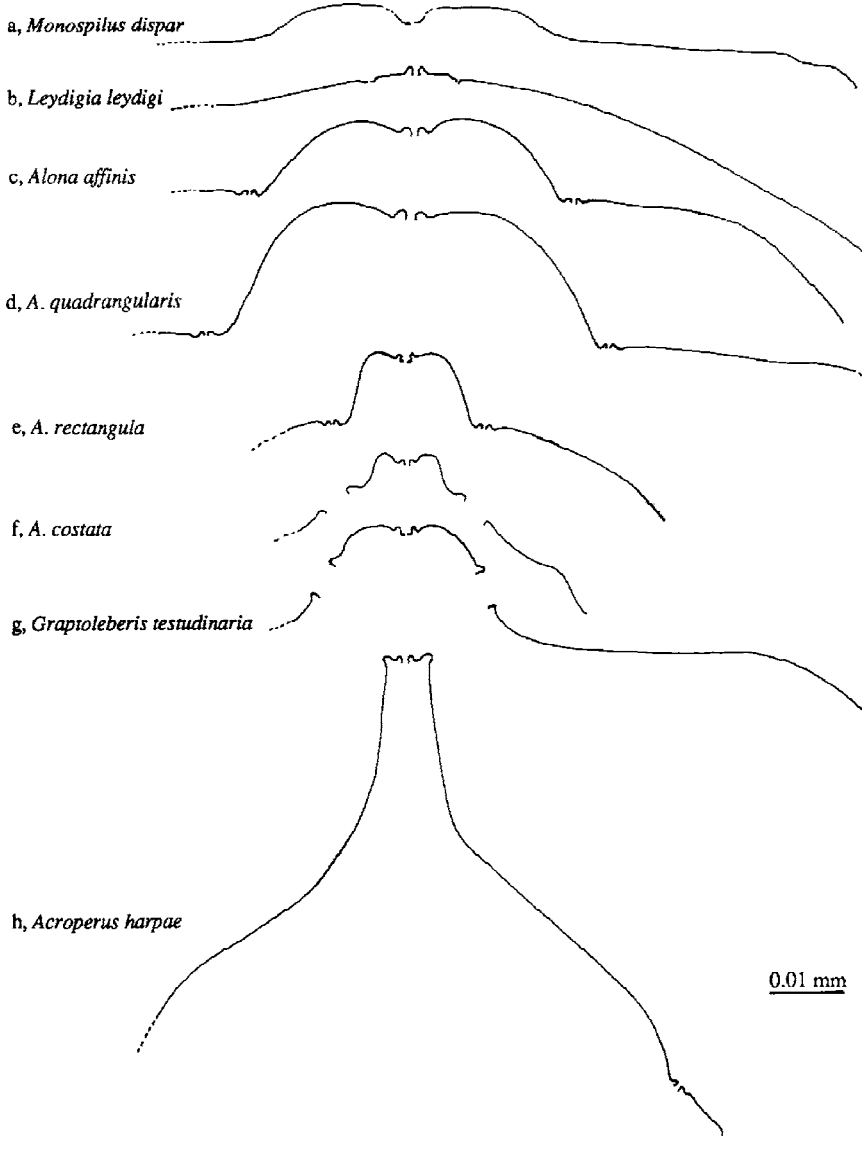


Рисунок 108. Расположение главных и латеральных головных пор у различных Aloninae (Chydoridae) на поперечном срезе тела. (По: Masson, Amoros, 1992b).

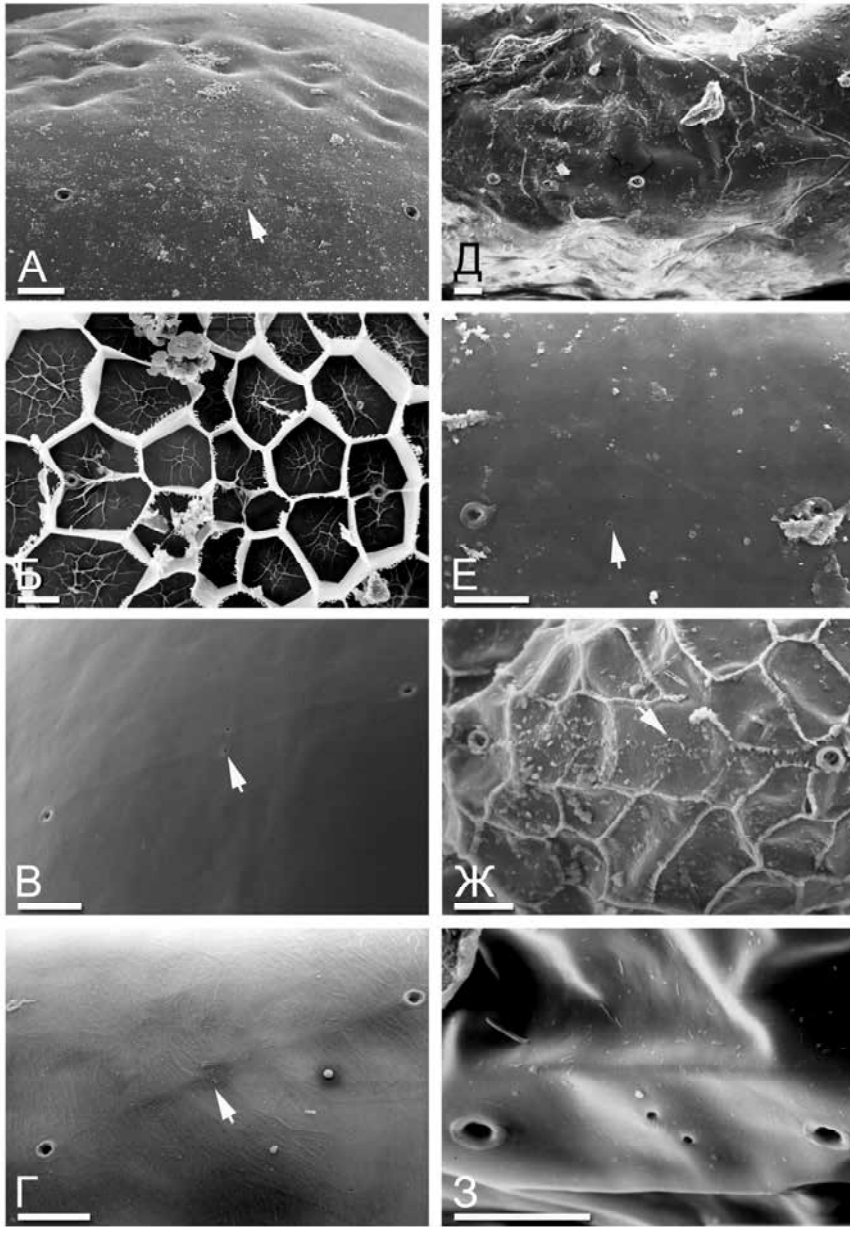


Рисунок 109. Дорсальные поры Chydorinae (Chydoridae):
А — *Chydorus* sp., Юкатан; Б — *C. obscurirostris tasekberae*; В — *Chydorus parvus*; Г — *Paralona pigra*; Д — *Pleuroxus trigonellus* (неретикулизованный морфотип); Е — *Pleuroxus caca*; Ж — *P. uncinatus*; З — *P. truncatus*. Масштаб: 0.01 мм.

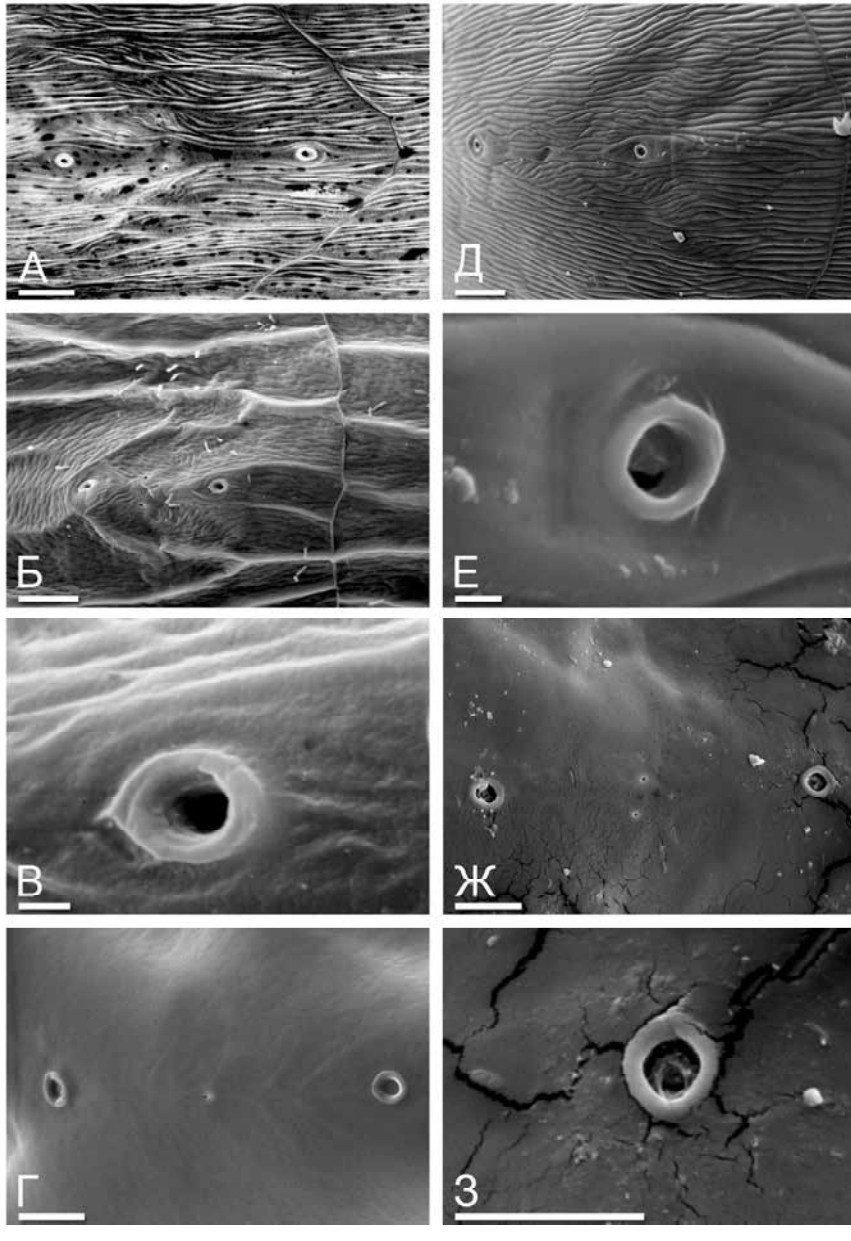


Рисунок 110. Дорсальные поры Chydorinae (Chydoridae):
А — *Disparalona acutirostris*; Б-В — *Disparalona rostrata*; Г — *Dunhevedia serrata*; Д-Е — *Alonella excisa*; Ж-З — *Dumontiellus africanus*. Масштаб: А-Д, Ж-З — 0.01 мм; Е — 0.001 мм.

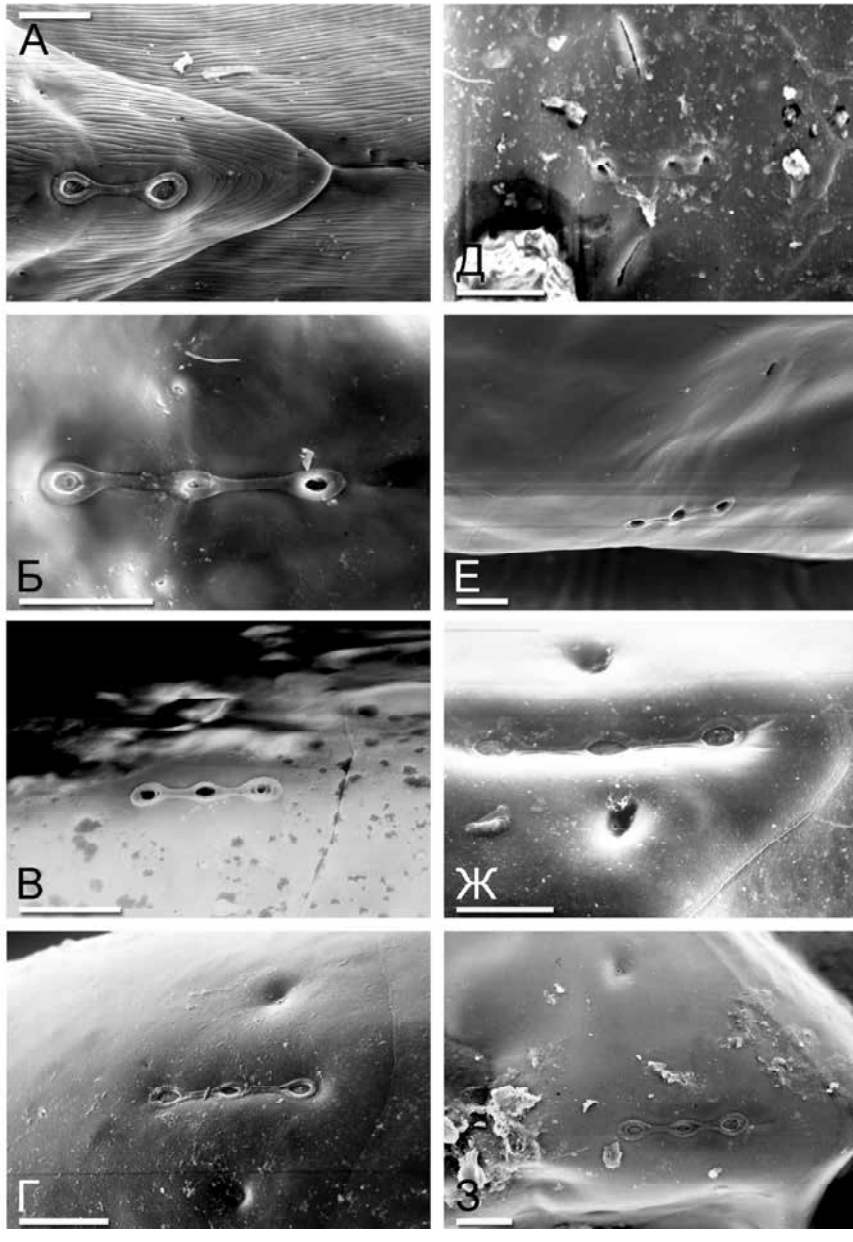


Рисунок 111. Дорсальные поры Aloninae (Chydoridae):
А — *Alona kendallensis*; Б — *A. setosocaudata*; В — *Alona cneni*; Г — *Phreatalona labrosa*; Д — *Alona costata*; Е — *Ovalona meridionalis*; Ж — *Kozhowia kozhowi*; З — *K. gajewskajae*. Масштаб: 0.01 мм.

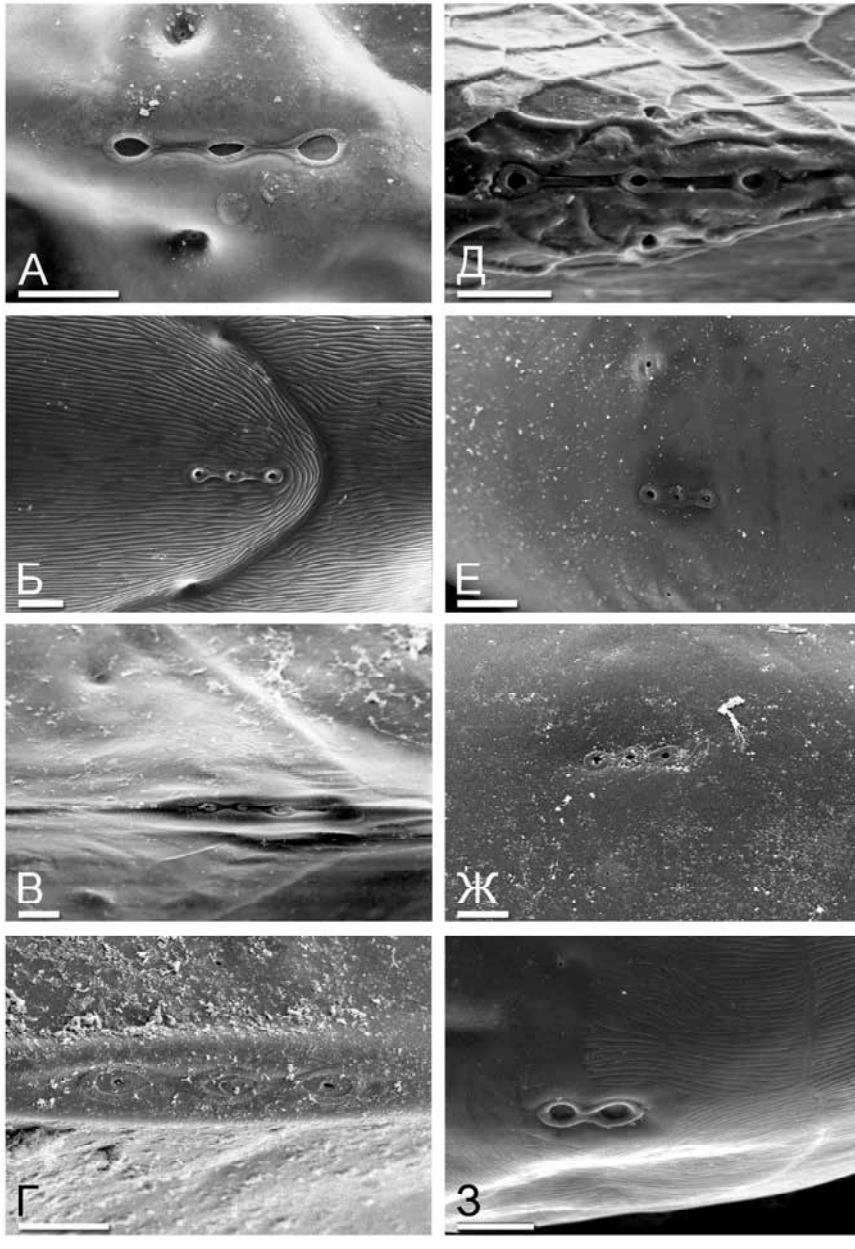


Рисунок 112. Дорсальные поры Aloninae (Chydoridae):
А — *Parakozhowia baikalensis*; Б — *Alonopsis elongatus*; В — *Acroperus harpae*; Г — *Camptocercus dadayi*; Д — *Graptoleberis testudinaria*; Е — *Nicsmirnovius eximius*; Ж — *Leberis davidi*; З — *Karualona karua*. Масштаб: 0.01 мм.

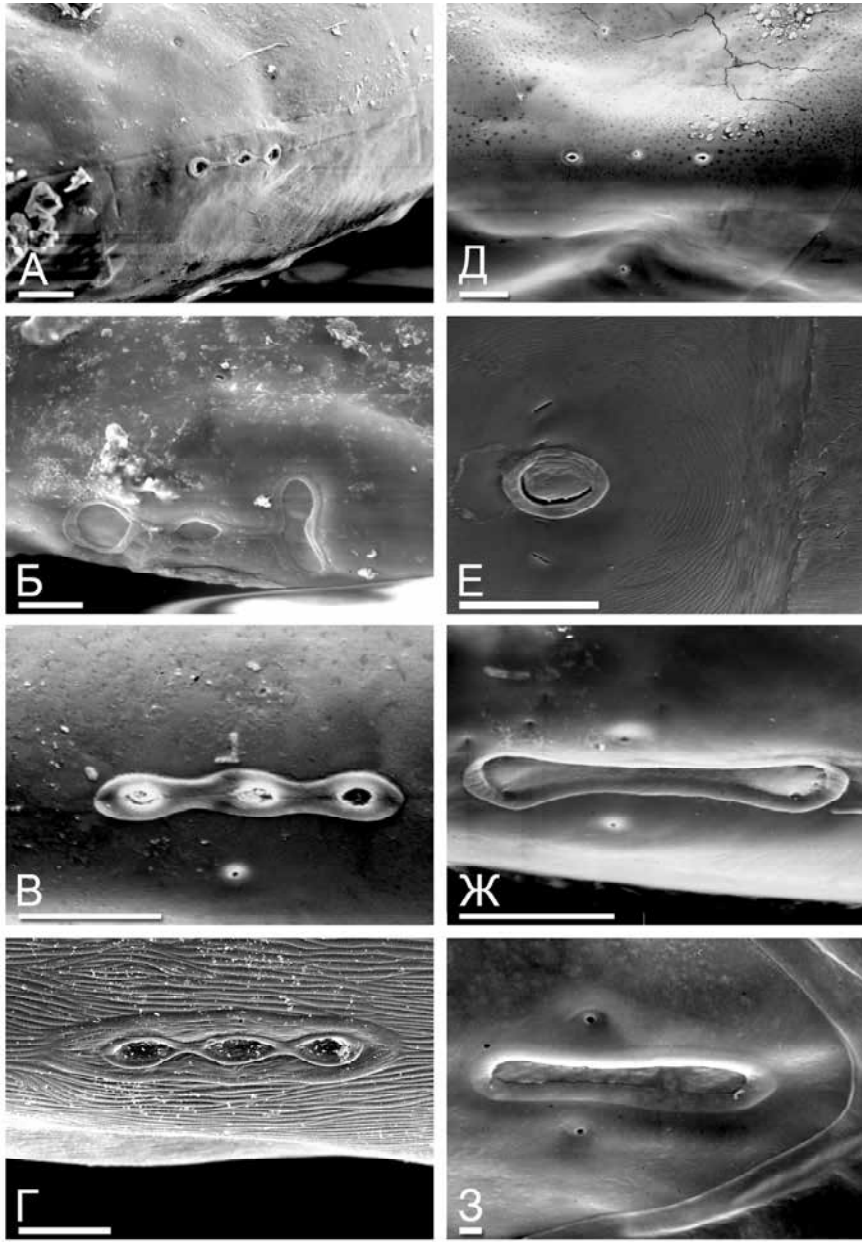


Рисунок 113. Дорсальные поры Aloninae (Chydoridae):
А – *Kurzia polyspina*; Б – *K. longirostris*; В – *Leydigia leydigi*; Г – *L. ciliata*; Д – *Oxyurella singalensis*; Е – *Euryalona orientalis*; Ж – *Tretocephala ambigua*; З – *Rhynchotalona falcata*. Масштаб: А-Ж – 0.01 мм; З – 0.001 мм.

Интересно, что тип 1 (видимо, анцестральный) характерен среди макротрицидоподобных Anomopoda только для Gondwanotrichidae и кажущихся более продвинутыми Macrothricidae s.str. и не представлен в семействах Ophryoxidae, Acantholeberidae и Ilyocryptidae, ранее рассматривавшихся как архаичные группы Macrothricidae. Полностью соответствует современным представлениям о степени родства внутри семейства сходство пор *Streblocerus serricaudatus* и *Drepanothrix*, поскольку многие авторы считают их ближайшими родственниками на основании наличия петли кишечника, строения конечностей и т.д. (Смирнов, 1976; Smirnov, 1992b). Однако у *S. pygmaeus* пора устроена совсем по другому типу, что может говорить в пользу выведения этого вида из состава рода *Streblocerus*.

У взрослых *Bosmina* имеется непарная медианная пора на спинной стороне тела (Рис. 105-106), явно негомологичная дорсальному органу, поскольку она расположена намного впереди от позиции дорсального органа у эмбриона. При этом у особей первого возраста имеется еще одна "пора", как раз на месте дорсального органа (см. главу 4). Однако показано, что это лишь углубление без перфорации (Kořínek et al., 1997), по-видимому, это лишь нефункционирующий рудимент поры. Также имеются латеральные поры по краям головного щита (Рис. 106-А-Б, Д-З), положение которых относительно края щита — важнейший признак для систематики *Bosmina* (Goulden, Frey, 1963; Uéno, 1968; Kořínek, 1971; Havel, 1979; Paggi, 1979; Kořínek et al., 1997), в частности, ключевой признак при разбиении рода на подроды. Мной найдено, что у эмбрионов *Bosmina* последнего возраста

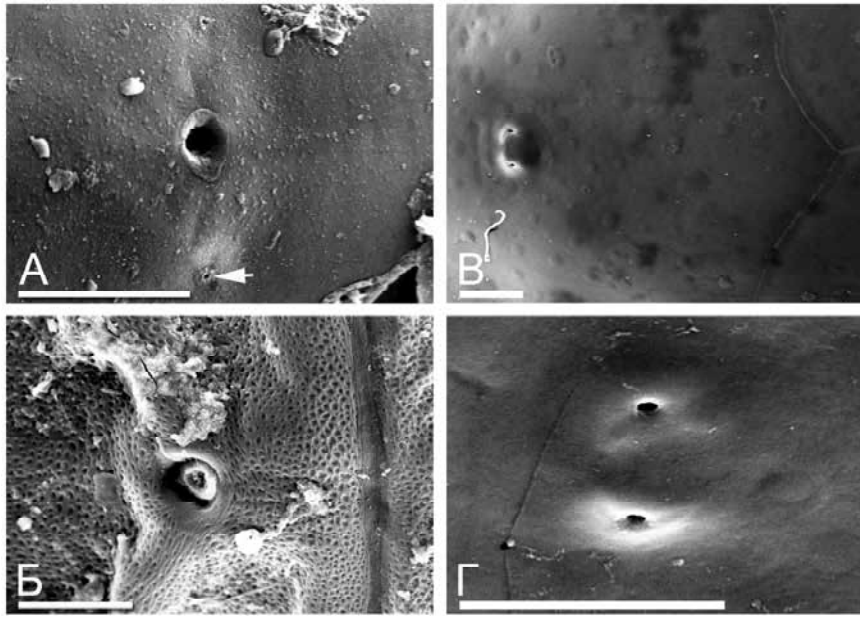


Рисунок 114. Дорсальные поры Aloninae (Chydoridae):
А — *Indialona ganapati* (латеральные поры помечены стрелками); Б — *Monospilus dispar*; В-Г — *Notoalona* cf. *globulosa*. Масштаб: 0.01 мм.

уже присутствуют все поры, имеющиеся у рачка первого постэмбрионального возраста, причем пора на месте дорсального органа у первых имеет перфорацию.

У другого рода Bosminidae, *Bosminopsis*, дорсальный орган имеется только в течение первого постэмбрионального возраста (Рис. 107-Ж-З), у последующих возрастов какие-либо поры на спине отсутствуют (Рис. 107-Е; см. также: Kotov, 1997c), в том числе и латеральные поры, ошибочно указанные Фраем (Frey, 1959).

У Chydoridae и Eurycercidae описана подробно для многих видов сложная система пор спинной части головного щита (Frey, 1959, 1962b; Смирнов, 1971a; Smirnov, 1996a и много последующих работ).

У *Eurycercus* на спине расположено окаймленное "окно" специальной кутикулы, причем, на поверхности последнего имеется "квадрат" пороподобных структур (Olesen, 1996), не всегда хорошо выраженный, см. тот же "квадрат" у *E. longirostris* (Рис. 107-Б). В непосредственной близости от дорсального "окна" располагается пара латеральных пор (Беккер, 2011, 2012; Bekker et al., 2010, 2012).

У Sayciinae имеются только широко разнесенные латеральные поры, главных пор не обнаружено (Frey, 1971). Для прочих Chydoridae характерно два основных варианта строения системы головных пор, в целом специфичных для подсемейств Chydorinae (Рис. 109-110) и Aloninae (Рис. 111-114). Однако в обоих подсемействах есть исключения, связанные, в первую очередь, со случаями полной или частичной редукции части главных пор, латеральных пор или системы в целом.

Различия между подсемействами Aloninae и Chydorinae связаны, в первую очередь, с положением латеральных пор (Рис. 88: lhp; Рис. 90). У первых латеральные поры, оправдывая свое название, расположены латеральней главных пор на бóльшем или меньшем удалении от продольной оси головного щита. У вторых латеральные поры максимально сближены одна с другой, лежат почти на средней линии головного щита и разрывают систему главных пор. При этом они, все же, также оправдывают свое название, располагаясь по бокам от продольной оси тела. По мнению Ульсена (Olesen, 1996, 1998) пара пор у средней линии головного щита Chydorinae — это дериват дорсального органа, то есть часть системы главных пор. Я не согласен с этим мнением и рассматриваю последние как гомологи латеральных пор.

Хотя ряд признаков, связанных с порами, важен для систематики подсемейства Chydorinae (Frey, 1959; Smirnov, 1996a), следует признать универсальность принципиальной схемы организации системы их головных пор. У подавляющего большинства Chydorinae (*Archepleuroxus*, *Plurispina*, *Chydorus*, *Pseudochydorus*, *Pleuroxus*, *Picripleuroxus*, *Alonella*, *Disparalona*, *Anchistropus*) имеются две простые главные поры, лежащие на средней линии головного щита и далеко отнесенные друг от друга, между которыми расположена пара малых пор (Рис. 109-110), которые я в любом случае называю латеральными. Однако у представителей родов *Rak* и *Estatheroporus* имеется всего одна главная пора и пара латеральных пор, расположенных на заметном отдалении от средней линии (Alonso, 1996; Smirnov, 1996a) (признак Aloninae). У *Ephemeroporus* имеется в течение первого возраста только одна простая главная пора (явно на месте дорсального органа), а у взрослого животного нет пор на спине. У *Dadaya, Monope, Rhynchochydorus*

(Rajapaksa, Fernando, 1982; Smirnov, Timms, 1983) имеется одна главная пора, а латеральных пор не найдено. У *Australochydorus* пор нет (Smirnov, 1996a).

У большей части Aloninae имеются три простые главные поры (Рис. 88: mhp; Рис. 90), лежащие вдоль средней линии головного щита, а по сторонам от них расположены латеральные поры (Рис. 111-113), причем они лежат на разном удалении от средней линии тела (Рис. 108). Иногда главные поры изолированы (*Oxyurella,* некоторые *Alona,* см. Рис. 113-Д), но чаще каждая из пор окаймлена валиком кутикулы и эти валики соединяются перемычками (*Leydigia*, *Spinalona*, *Kozhowia*, *Acroperus*, *Camptocercus*, часть *Alona* и др.). Имеются промежуточные состояния, когда две передние поры соединены перемычкой, а задняя изолирована от них, см. *Alona anastasia* (Sinev et al., 2012). У *Oxyurella* в одной популяции могут быть встречены особи как с тремя, так и четырьмя главными порами (Michael, Frey, 1983).

У части видов *Kurzia* три поры сильно различаются по размеру (Рис. 113-Б), хотя у других видов рода все три поры сходного размера (Рис. 113-А, В-Г). У *Camptocercus* и части видов *Acroperus*, сильно сжатых с боков и несущих медиальный киль на голове, главные головные поры расположены на узкой и плоской площадке на вершине киля (Рис. 85-Г; Рис. 108).

У ряда Aloninae имеются только две главные поры, иногда лежащие в отдалении (часть *Alona, Acanthalona*), недалеко друг от друга (*Matralona*), а иногда — очень тесно, например, у *Anthalona*, *Karualona*, *Miralona*, *Armatalona, Geoffreya* (Sinev, Hollwedel, 2005; Van Damme, Dumont, 2009; Kotov et al., 2010; Sinev et al., 2011l Sinev, Kobayashi, 2012). В последнем случае их "пора" представляет собой как бы переход от гантелеобразно вытянутого деривата дорсального органа к состоянию с двумя отдельными порами. Согласно Ван Дамме и Синеву (Van Damme, Sinev, 2011), состояние с двумя очень близко расположенными порами плезиоморфно, а отдаление двух главных пор — апоморфно, например, для рода *Anthalona.*

Смирнов (1971a) отделил от обширного рода *Alona* все виды с двумя порами в специальный род *Biapertura.* Однако впоследствии выяснилось, что вариант строения с двумя и тремя главными порами возникал независимо в разных группах рода *Alona* (Margaritora, Onorati, 1995; Sinev, 1999), и этот род был упразднен. По аналогии можно предположить, что переход от 2-порового к 3-поровому состоянию (или наоборот) мог происходить неоднократно в пределах алонин. У недавно описанного рода *Geoffreya* в одной популяции встречаются особи с двумя сходными по размеру порами, тесно расположенными порами, образующими гантелеобразную структуру, с двумя неравными по размеру порами, и с задней порой, которая вытянута и "сдавлена" в центральной части так, что сама по себе формирует гантелеобразную фигуру, и в этом случае можно заключить, что пор у такой особи три (Kotov et al., 2010).

У *Bryospilus* (Aloninae) две поры далеко отнесены друг от друга и лишены какого-либо соединения (Frey, 1980b), и этот тип строения напоминает таковой у некоторых Chydorinae (см. выше). Также среди Aloninae есть роды с одиночной простой (*Indialona*, *Monospilus*, Рис. 114-А-Б) или более широкой (*Euryalona,* Рис. 113-Е) главной порой. У *Notoalona* главная пора отсутствует, при этом латеральные поры имеются, вокруг них имеются специфические утолщения кутикулы бобовидной формы (Rajapaksa, Fernando, 1987) (Рис. 114-В-Г). У части Aloninae (*Leydigiopsis, Rhynchotalona*,

Tretocephala, см. Рис. 113-Ж-З) "головная пора" имеет вид вытянутого гантелеобразного "окна", причем, на его поверхности присутствуют четыре малые поры, не всегда хорошо заметные. Ульсен (Olesen, 1996) справедливо заметил, что такая структура свидетельствует о прямой гомологии "поры" вышеперечисленных родов таковой у *Eurycercus*. У вышеупомянутых представителей Chydoridae с главной порой в виде гантелеобразного "окна", в непосредственной близости от нее располагается пара латеральных пор.

Наконец, среди Aloninae есть виды без спинных пор во взрослом состоянии (например, *Alona dentifera* (Рис. 90-Б)), хотя рачки первого возраста этого вида имеют две главные головные поры (Elías-Gutiérrez et al., 2001; Sinev et al., 2004). Ближайший родственник *A. dentifera*, *A. siamensis*, имеет три головные поры (Sinev, Sanoamuang, 2007).

Латеральные поры Aloninae расположены по бокам от главных пор и чаще всего представлены простыми отверстиями, у ряда видов открывающимися в специальных понижениях. Однако у *Alona costata,* близких к ней видов (Смирнов, 1971а; Sinev 1999, 2008, 2009c) и некоторых более отдаленных таксонов (Sinev, 2006), они щелевидные, у *Pseudomonospilus* - длинные и полулунные (Griggs, 2001). У *Nicsmirnovius*, *Anthalona* и представителей группы видов *Alona costata* поры ведут в особые мешки, форма которых специфична для этих групп (Sinev, 1999; Sinev, Hollwedel, 2002; Van Damme et al., 2003; Kotov, Sanoamuang, 2004a; Van Damme, Sinev, 2011). Ван Дамме и Синевым (Van Damme, Sinev, 2011) реконструировали филогению рода *Anthalona* и продемонстрировали усложнение формы мешков от маленьких округлых до больших и дольчатых. Положение латеральных пор у разных Aloninae варьирует от сравнительно медиального (близкого к главным порам) до сильно смещенного к краю головного щита (Frey, 1959; Masson, Amoros, 1992b; Olesen, 1996).

Имеются все основания для противопоставления латеральных пор Anomopoda главным порам. От латеральных пор у Aloninae вглубь тела уходят каналы (Рис. 88-Ж-З; см. также: Смирнов, 1971а), около них расположена секреторная (Havel, 1978), а не осморегуляторная ткань, характерная для дорсального органа (Halcrow, 1982; Aladin, 1991). Возможно, описанная Хавелом секреторная ткань около них — это дериват антеннальной железы, но это предположение должно быть подтверждено гистологическим исследованием. Положение латеральных пор у Bosminidae, подобно Chydoridae, варьирует от латерального (у самого бокового края головного щита) до более медиального. Как мне представляется, латеральные поры Chydoridae, для которых их присутствие рассмотрено Ульсеном (Olesen, 1996) как плезиоморфия, и Bosminidae гомологичны, но не ясно до конца, не появились ли латеральные поры независимо у Daphniidae.

У крупных Branchiopoda на ободке дорсального органа иногда имеются малые поры, их присутствует несколько, либо всего одна пара. Однако латеральные поры Anomopoda негомологичны им и не происходят от дорсального органа. Это доказывает, например, анализ строения спинной части тела *E. norandinus* (Рис. 107-В), у которого имеются как мелкие поры на ободке дорсального органа, так и пара более крупных латеральных пор, расположенных также на этом ободке.

Малые поры на голове и створках. У двух родов Anomopoda, явно далеких друг от друга, *Ceriodaphnia* и *Macrothrix*, найдены малые поры на голове и даже на створках, являющиеся явными новообразованиями, не имею-

щие аналогов среди Branchiopoda. Так у нескольких (далеко не всех!) видов *Ceriodaphnia*, а именно: *C. dubia*, *C. lacustris*, *C. reticulata*, найдены крошечные поры на форниксе, вдоль вентрального края створки и в центре створки (Berner, 1987; см. также Рис. 98-Е-З). Эти поры — протоки неких желез, расположенных в створках и хорошо заметных под оптическим микроскопом (Berner, 1987). Несомненно, что эти многочисленные поры не могут быть гомологизированы с латеральными головными порами, встречающимися у многих Anomopoda.

У трех видов австралийских *Macrothrix* (*M. indistincta*, *M. breviseta* и *M. pectinata*) мной впервые выявлены многочисленные поры, расположенные на спине по заднему краю головы (Рис. 104-А, В-Д, З). Не исключено, что это поровое поле — важнейшая синапоморфия этих трех видов. Причем, еще у одного австралийского вида, *M. flagellata*, в этом же районе расположены поля особой скульптуры в виде многочисленных точек, которые могут быть поставлены в соответствие поровым полям у двух предыдущих видов. Описанные поры *Macrothrix* также не имеют каких-либо аналогов среди Anomopoda и прочих Branchiopoda.

В то же время, указание на находку малых пор у *Monospilus* (Masson, Amoros, 1992a) является ошибочным, авторы приняли за поры ямки на его толстом и скульптурированном головном щите (Рис. 113-Б).

Верхняя губа (лабрум). Тело лабрума у Anomopoda округлое или прямоугольное в продольном сечении, с боков оно в целом "топорообразно сжато" (Бенинг, 1941, С. 9). При этом на нем могут иметься парные боковые выросты (Рис. 77В; Рис. 88-К-Л: lhn; Рис. 115-Г, И) в проксимальной и/или дистальной части, иногда сильно развитые и видоспецифичные (Dumont, Silva-Briano, 2000), видимо, возникавшие неоднократно в пределах разных групп отряда. У некоторых Chydoridae, помимо выростов, найдены и впадины на боковых сторонах (Рис. 88-К-Л: lin), имеющие систематическое значение (Dumont, Silva-Briano, 2000). К сожалению, большинство авторов исследовали лабрум Anomopoda только в латеральном положении, и эти выросты при таком подходе остались без внимания, так что их наличие в разных родах должно быть специально проверено. На дистальном конце лабрума всегда имеется дистальный лабральный придаток (Рис. 88-К-Л: dlp) (posteriorly directed protuberance по: Martin, 1989; ventral plug по: Dumont, Negrea, 2002), обычно покрытый мелкими сетулами, мощно развитый (его длина у самки не менее половины длины тела лабрума) у Daphniidae (Рис. 72-Б, Д-Ж; Рис. 73-З; Рис. 115-А) и Moinidae (Рис. 115-Б) и относительно небольшой у прочих Anomopoda (Рис. 77-Г; Рис. 84-Б; Рис. 115Г-И).

На брюшном крае лабрума Anomopoda разных семейств часто имеются выросты, иногда весьма крупные (Рис. 115). У *Acantholeberis* тело лабрума снабжено роговидным выростом в его проксимальной части, отраженным в названии рода (Рис. 79-В-Г). У *Ilyocryptus* на том же месте имеется более или менее оттянутый вырост (Рис. 115-В-Г), у многих Macrothricidae на лабруме имеется мощный треугольный вырост (Рис. 115-Д), аналогичный вырост имеется и у *Moina macrocopa* (Alonso, 1996), в то время как для большинства Moinidae каких-либо выростов на лабруме не найдено (Рис. 76-Б, см. также: Смирнов, 1976; Kotov et al., 2005a).

Разновидностью подобных выростов является продольный медиальный киль, хорошо развитый у Eurycercidae и подавляющего большинства Chydoridae (Рис. 84-А-Г, Е-З; Рис. 85-А, В, Е, З) (пластинчатый придаток по:

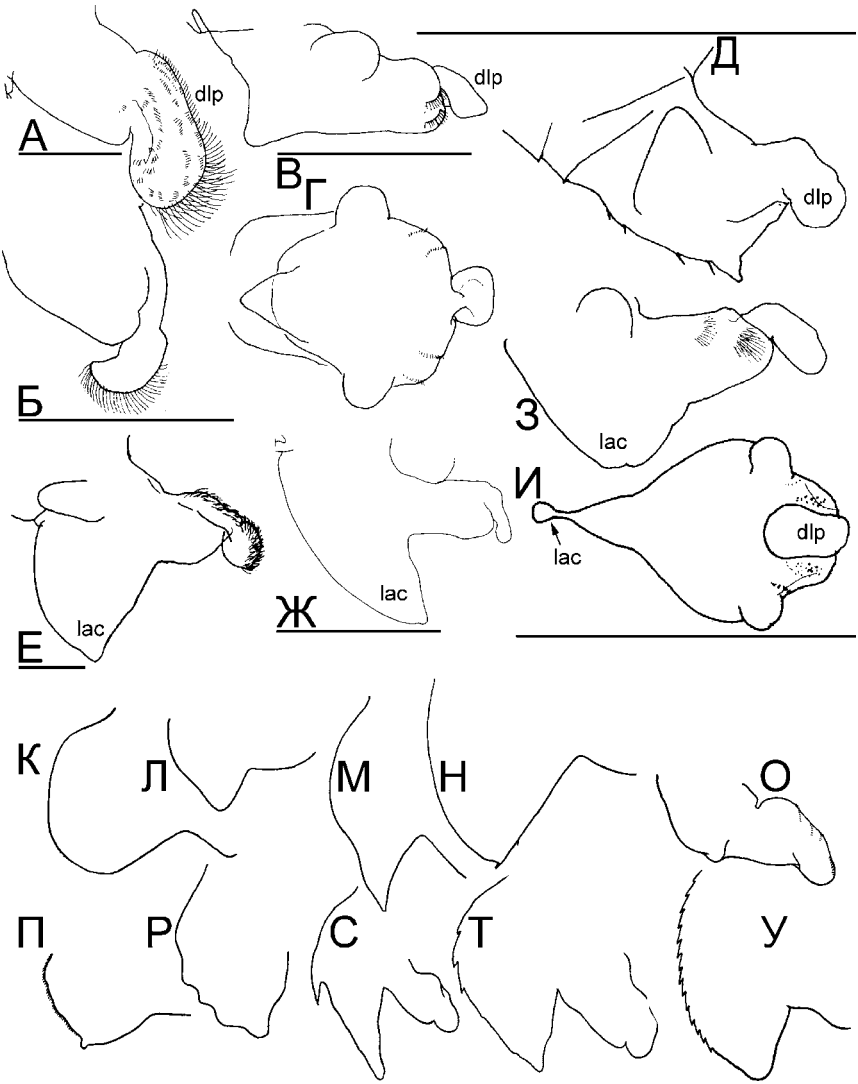


Рисунок 115. Лабрум Anomopoda: А — *Daphnia curvirostris* (Daphniidae), вид сбоку; Б — *Moina dumonti* (Moinidae), вид сбоку; В-Г — *Ilyocryptus brevidentatus* (Ilyocryptidae), вид сбоку и с брюшной стороны; Д — *Macrothrix spinosa* (Macrothricidae), вид сбоку; Е — *Eurycercus lamellatus* (Eurycercidae), вид сбоку; Ж — *Pleuroxus wittsteini* (Chydoridae), вид сбоку; З-И — *Spinalona anophtalma*, вид сбоку и с брюшной стороны. Масштаб: 0.1 мм. Схематичные рисунки лабрального киля Chydoridae: К — округлый (*Oxyurella tenuicaudis*); Л — треугольный с закругленной вершиной (*Alonopsis elongatus*); М — треугольный с заостренной вершиной (*Chydorus sphaericus*); Н — треугольный с сетулами на вершине (*Camptocercus lilljeborgi*); О — редуцированный (*Pseudochydorus globosus*); П — округлый, опушенный (*Leydigia leydigi*); Р — с волнистым краем (*Karualona inkiti*); С — с зубцом *(Chydorus brevidentatus*); Т — с немногими зубцами (*Ephemeroporus barroisi*); У — пильчатый (*Dunhevedia serrata*). Без масштаба. (По: Смрнов, 1971а).

Смирнов, 1971a), являющийся важной синапоморфией двух семейств. Киль у Chydoridae разнообразен по размеру и строению, иногда на нем имеются зубчики (*Ephemeroporus*, *Dunhevedia*, часть *Chydorus*, немногочисленные виды рода *Alona, Camptocercus vietnamensis*), щетинки, часто его апекс оттянут в виде острого угла (Рис. 115-К-У). Лишь у немногих Chydoridae лабральный киль вторично редуцирован в связи с крайне специфичным образом жизни, например, у "падальщика" *Pseudochydorus* (Рис. 115-О), а также у ряда видов *Disparalona*.

Ван Дамме и Синев (Van Damme, Sinev, 2011) нашли в пределах рода *Anthalona* морфологический ряд: гладкий киль — низкий вырост на переднем крае — серия мелких зубчиков на последнем — единственный большой зубчик, который хорошо коррелирует с филогенетическим деревом рода и может быть истолкован как ряд усложнения организации лабрального киля. Несомненно, что появление зубчиков на киле независимо произошло у разных родов Chydoridae.

На переднем и/или на заднем крае лабрального киля Chydoridae иногда имеются пучки сетул (Sinev, 2008; Kotov et al., 2010; Van Damme, Dumont, 2008d; Sinev, 2012). У немногочисленных представителей нескольких родов Chydoridae сетулы на переднем крае длинные. У части видов рода *Leydigia* помимо маргинального ряда сетул имеются и субмаргинальные пучки (Kotov, 2009b; Kotov, Alonso, 2010).

3.5. Раковинка

Общее строение. Раковинка (карапакс) разных Anomopoda изображен и описан во многих работах (Leydig, 1860; Claus, 1876; Lilleborg, 1901; Смирнов, 1971a; Alonso, 1996). Форма створки сильно варьирует: от округлой у *Chydorus* до вытянутой у *Acroperus* или *Daphnia.* Фрайером (Fryer, 1963, 1968, 1974, 1991b) проанализировано строение и вооружение края створки у представителей многих родов Chydoridae, Macrothricidae и Daphniidae в связи с образом их жизни. Ключ для определения Anomopoda Евразии в донных отложениях исключительно по створкам составлен Смирновым (1984).

На створке различают спинной край (где створки слиты) и свободный край. Последний, в свою очередь, может быть несколько условно подразделен на задний, брюшной и передний край (Смирнов, 1971a), поскольку у многих анопопод (например, у шарообразных *Chydorus*) никаких физических границ между ними нет и задний и (или) передний край выражены слабо. Задний край створки сходится со спинным, образую задне-спинной угол, а с брюшным составляет задне-брюшной угол, но эти углы выражены только у части Anomopoda, часто они широко-округлые или отсутствуют. Например, у шарообразных *Chydorus* нельзя указать ни заднего края, ни вышеупомянутых углов. У *Daphnia* также отсутствует задний край створки и задне-брюшной угол, спинной и брюшной края сходятся в задне-спинном углу. В то же время, у Ilyocryptidae и части Chydoridae задний край хорошо выражен и несет особое вооружение.

Спинной край выпуклый или прямой, по-видимому, первое состояние является анцестральным. Брюшной край обычно слабовыпуклый, почти прямой, у немногочисленных Chydoridae — вогнутый. У нейстонных

Scapholeberis и *Megafenestra* (Scapholeberinae) вентральный край створок прямой и снабжен специализированными щетинками, что необходимо для надежного контакта с поверхностной плёнкой воды (Fryer, 1991b). У *Anchistropus* на передней половине брюшного края имеется выемка, а позади нее — вырост, на котором по мнению одних авторов открывается специальная железа (Смирнов, 1971a), в то время как другие исследователи не нашли таковую (Fryer, 1968; Van Damme, Dumont, 2007). У многих Ctenopoda створки вентрально загибаются внутрь, часто образуя лопасти (Коровчинский, 2004), но у Anomopoda ничего подобного не найдено.

У ряда Chydoridae и Bosminidae передний край створки имеет приспособления для ее плотного смыкания с головой. У *Bosmina* передняя часть створки "переломлена", образуя специальный фланец (Рис. 68-А). У *Chydorus* и *Paralona* на внутренней поверхности створки у ее переднего края имеются "складки" (фланцы) различной формы (Рис. 44-Ж; см также: Fryer, 1968; Smirnov, 1999b), у *Chydorus dentifer* — мощный зубовидный вырост (Рис. 39-Ж; см. также: Smirnov, 1996a). У *Rhynchotalona* передне-брюшная часть створок оттянута вперед. Важными приспособлениями для плотного замыкания створок Chydoridae также являются краевые ребра, описанные у ряда родов.

Крупные выросты на створках. У ряда видов на створках имеются более или менее мощные выросты. Так, *Drepanothrix dentata* (Macrothricidae) несет необычный медиальный роговидный вырост на спинной части створок (Рис. 101-А), отраженный в ее названии. Не исключено, что и у *Macrothrix camjatae* зубец на спине расположен на створках, как у *Drepanothrix*, а не гомологичен таковому у *Macrothrix* с оттянутым задним краем головы, упомянутых выше. К сожалению, описания и рисунки Хардинга (Harding, 1955) слишком неподробны для окончательного вердикта.

У ряда видов из разных семейств — *Ilyocryptus cornutus*, *I. paranaensis* (Ilyocryptidae) (Рис. 26-Б), *Macrothrix pennigera* (Macrothricidae), *Chydorus bicornutus*, *C. bicollaris*, *Pleuroxus pamirensis* (Chydoridae), *Simocephalus lusaticus* (Daphniidae) на створках имеются мощные боковые "рога". У *Macrothrix laticornis* на передней части створок имеются небольшие выросты, усиливающие раковинку в местах, где прикрепляются мускулы-аддукторы. Возможно, именно из аналогичных выростов развились роговидные выросты на створках вышеперечисленных Anomopoda.

Разновидностью выроста на створке является так называемый "вторичный форникс" у ряда *Daphnia* подрода *Daphnia* (*Ctenodaphnia*). Это киль, иногда снабженный зубчиками, идущий по створке в продольном направлении от ее переднего края, где он как бы продолжает форникс на голове (Рис 19-Б).

Вооружение свободного края створки. В пределах одного рода Anomopoda могут иметься как виды с полным рядом щетинок вдоль вентрального края (*Daphnia cavicervix*), так и полностью лишенные щетинок (группа видов *D. longispina*), с рядами сетул между щетинками на брюшном крае (*Leydigia leydigi*) или без них (*L. microps*), с зубчиками на заднебрюшном углу (*Chydorus nitidulus*) или без них (*C. sphaericus*), и т.д.

У многих Anomopoda вентральный край створки лишен какого-либо вооружения. У других, напротив, тут имеются хорошо развитые и часто весьма специализированные щетинки, сетулы и зубцы (Рис. 116-А-Д, 117-119).

Число краевых щетинок брюшного края сильно различается у разных Anomopoda, даже из одного семейства, например, у Chydoridae: около 68 у

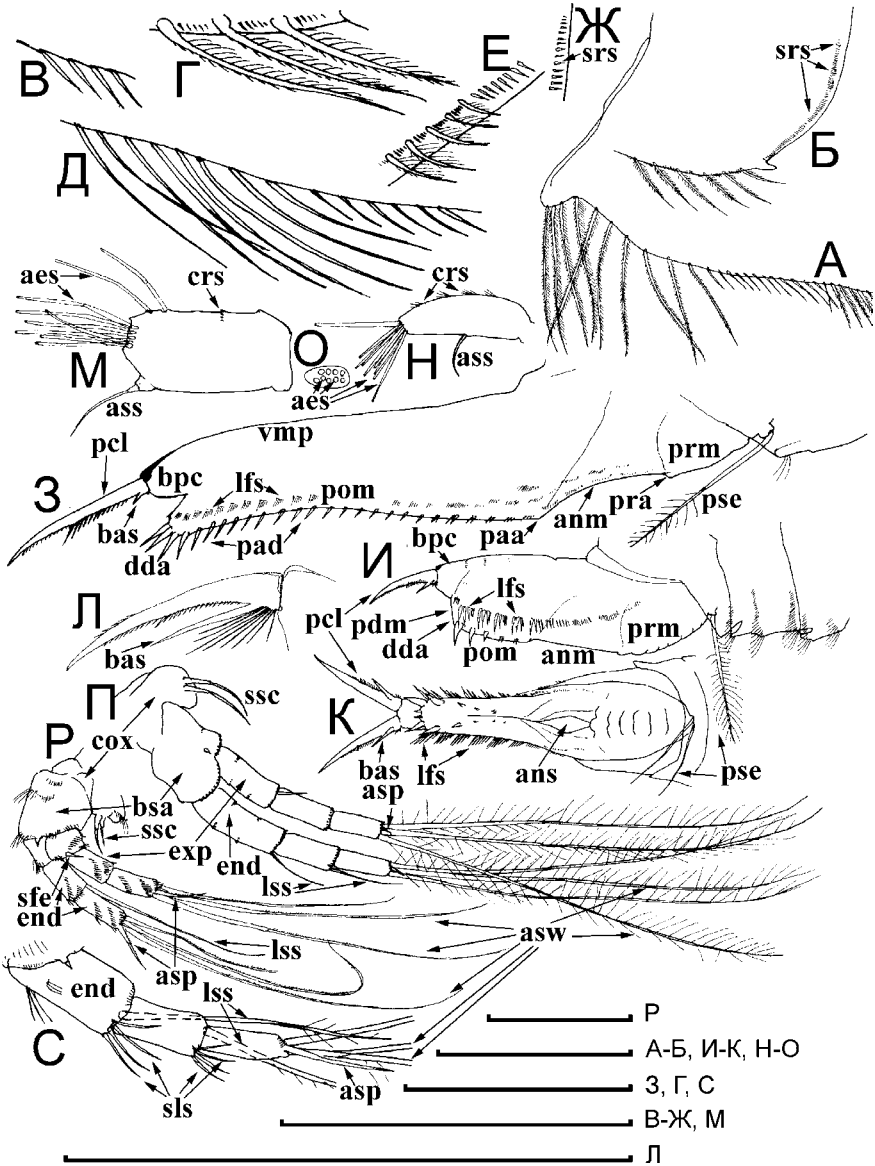


Рисунок 116. Морфология Anomopoda на примере Aloninae (Chydoridae): А-Б, И-К, Н-О, Р — *Rhynchotalona falcata*, переднебрюшная и заднебрюшная часть створки, постабдомен, вид сбоку и со спинной стороны; антенна I, вид сбоку и с дистального конца; антенна II; В-Ж, З, М, П — *Euryalona orientalis,* различные районы створки, вид изнутри; постабдомен, вид сбоку; антенна I; антенна IIV; Л — *Spinalona anophtalma*, постабдоминальный коготок; С — *Leydigia laevis*, экзоподит антенны II. Масштаб: 0.1 мм.

Alonopsis elongata, 51-58 у *Acroperus,* 88-90 у *Pleuroxus truncatus* (Fryer, 1968), 74-81 у *Pleuroxus hastirostris*, 167-203 у *Planicirclus alticarinatus* (Frey, 1991c). Можно выделить три основных типа ряда щетинок брюшного края (Smirnov, Kotov, 2009) (Рис. 117):

1. Относительно однообразное строение на протяжении всего брюшного края. Хотя при этом обычно щетинки в передней и задней части ряда несколько уменьшены в размерах, они устроены аналогично таковым в середине ряда. При этом щетинки могут быть как маленькими, так и мощными, иногда специализированными, как у родов, приспособленных к жизни в ассоциации с субстратом (*Graptoleberis*, *Lathonura*) или нижней стороной поверхностной пленки воды (*Scapholeberis*, *Megafenestra*).

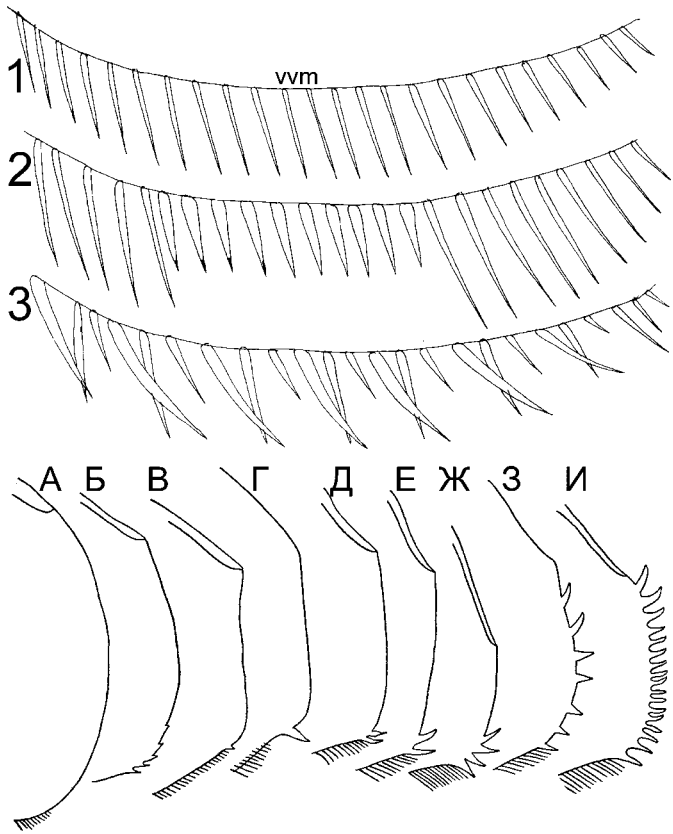


Рисунок 117. Створки Anomopoda.
Сверху — три типа вооружения брюшного края створки (ориг.).
Снизу — вооружение заднего края створки: А — *Alona costata*; Б — *Camptocercus rectirostris*; В — *Picripleuroxus striatus*; Г — *Dunhevedia crassa*; Д — *Pleuroxus aduncus*; Е-Ж — *P. uncinatus*; З — *P. procurvus*; И — *P. truncatus* (Задне-нижний угол не выраженный — А, Б; выраженный — В; без зубцов — А; с терминальными зубцами — Б, Д, Е, Ж; с субтерминальными зубцами — В, Г; задне-верхний угол не выраженный — А; выраженный — Б-И). Без масштаба. (По: Смирнов, 1971а).

2. Различная специализация щетинок на разных частях брюшного края. Алонсо (Alonso, 1996) выделил на створках Chydoridae переднюю, среднюю и заднюю группы щетинок. Фрайером на примерах многих Chydoridae и макротрицидоподобных Anomopoda объяснена функциональная значимость той или иной специализации щетинок брюшного края (Fryer, 1968, 1974), поэтому я останавливаюсь только на двух вариантах эволюции вооружения края створки.

У некоторых Anomopoda, например, *Daphnia*, ряд щетинок смещен относительно далеко от края створки, однако, степень смещения различна в разных частях створки, обычно она максимальна в середине края. У *Chydorus* щетинки расположены субмаргинально только на задней половине брюшного края, а на передней — строго маргинально.

Разновидностью второго типа строения брюшного края является редукция щетинок в некоторых его частях. Например, для *Daphnia* исходной является створка с непрерывным рядом щетинок вдоль брюшного края (как у *D. cavicervix*), у некоторых форм в середине брюшного края имеется группа щетинок, которые гораздо длиннее прочих (*D. mediterranea*), а у многих видов остается только эта группа, в то время как щетинки в других местах редуцированы. Отметим, что у *Daphnia* сильно выражен половой диморфизм, и у самцов обычно имеется полный ряд щетинок, причем, их длина в разных частях створки сильно отличается от таковой у самок:

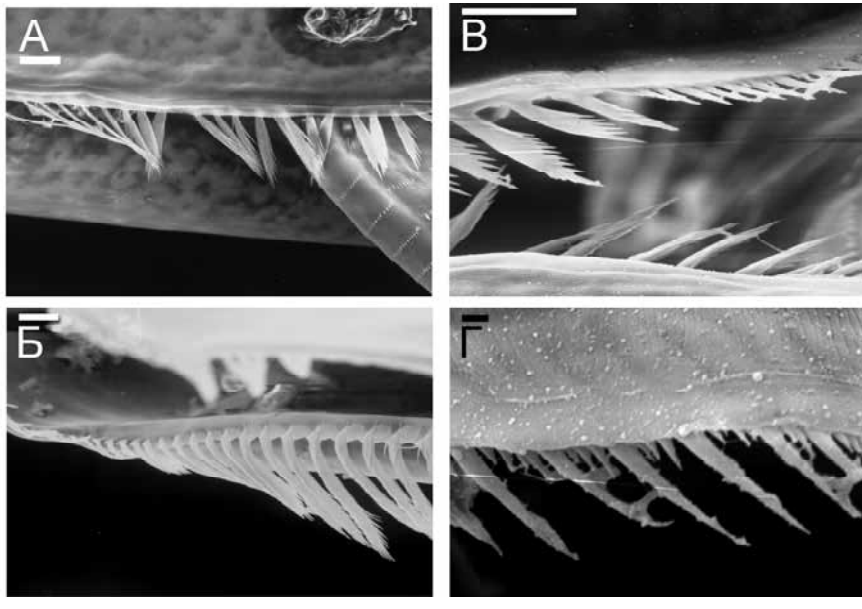


Рисунок 118. Створки *Eurycercus* (Eurycercidae):
А — *Eurycercus lamellatus*, брюшной край створки, вид снаружи; Б-Г — *Eurycercus longirostris*, брюшной край створки (вид изнутри), задне-брюшная часть створки, задний край створки. Масштаб: А-Б — 0.01 мм; В — 0.001 мм.

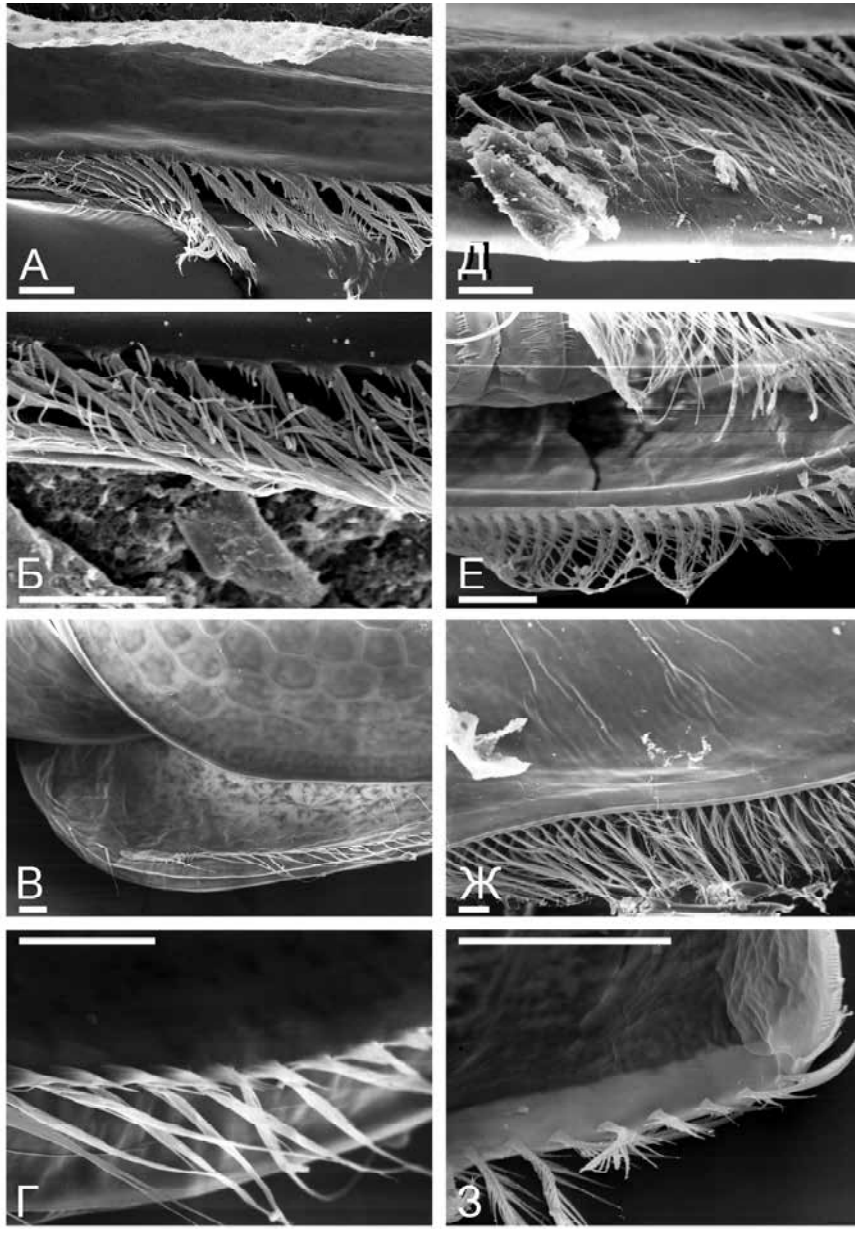


Рисунок 119. Створки Chydorinae (Chydoridae):
А-Б — *Chydorus* sp., вид изнутри; В-Г — *Chydorus* cf. *sphaericus*, вид снаружи и изнутри; Д — *Chydorus dentifer*, задне-брюшная часть створки, изнутри; Е — *Paralona pigra*, вид изнутри; Ж — *Pleuroxus trigonellus*, вид снаружи; З — *Pleuroxus caca*, задне-брюшной угол, вид изнутри. Масштаб: З — 0.1 мм; А-Ж — 0.01 мм.

обычно как раз в передней и задней части створок у них расположены наиболее длинные щетинки.

У Bosminidae имеются щетинки на передней части створки и так называемая Курциева щетинка на задне-брюшном углу (Рис. 68-Г, Е-Ж: помечено стрелкой). Это явные продукты распада непрерывного ряда. Однако, в отличие от *Daphnia*, полового диморфизма в вооружении створки у них нет.

3. "Метамерный" ряд щетинок, распадающийся на короткие серии, внутри каждой из которых наблюдается специализация, аналогичная в каждой короткой серии. Так, у Macrothricidae и Acantholeberidae ряд щетинок вентрального края распадается на пучки по нескольку штук (обычно по три), в каждом из которых они расположены под разными углами к телу (Рис. 63-А; Рис. 64-Е; Рис. 66-Г; Рис. 67-Д-Ж).

Между щетинками на вентральном крае створки часто имеются нежные сетулы (Рис. 69-70). Их ряды могут быть также дифференцированы так, что размер увеличивается кзади.

На брюшном крае створки *Daphnia* (Daphniidae) имеются небольшие зубчики (Рис. 58-Б), аналогичные зубчики имеются на спинном крае и на хвостовой игле (Рис. 58-В). Однако в популяциях без хвостовой иглы во взрослом состоянии обычно нет и зубчиков на створке. Другая группа Anomopoda с зубчиками на брюшном крае — Macrothricidae (*Drepanothrix*, *Macrothrix*). У *Acantholeberis* на вентральном крае имеются многочисленные выросты, каждый вооруженный пучком зубцов (Рис. 63-Б-В). У многих Chydorinae (*Pleuroxus*, *Ephemeroporus, Estatheroporus*) имеются зубчики на передней части створки. У всех этих животных зубчики на вентральном крае не связаны в происхождении с щетинками, первые расположены на створке строго маргинально, а ряд последних — субмаргинально на ее внутренней поверхности.

Особенно часто зубчики у Chydoridae имеются в задне-брюшной части створки, обычно их число варьирует (Смирнов, 1971; Smirnov, 1996a; Sinev, 2009; Van Damme et al., 2009; Sinev, Elmoor-Loureiro, 2010). Исследователями Chydoridae делаются попытки использовать признаки зубчиков (форму, направленность, ширину основания) в качестве диагностических признаков видов (Смирнов, 1971; Smirnov, 1996a; Sinev, 2009).

Задний край створки, если он выражен, часто имеет специальное вооружение. У Moinidae с замкнутой выводковой сумкой на заднем крае створки, непосредственно у задне-спинного угла, имеется специальный крюк ("зацепка" по терминологии Смирнова, 1976) — неотчлененный от створки вырост, покрытый волосками, иногда ошибочно называемый "щетинкой" (Goulden, 1968). Пара этих крюков служит для захвата и фиксации пары постабдоминальных щетинок, которые после их захвата обладают лишь одной степенью свободы (в отличие от всех остальных Anomopoda), что необходимо для обеспечения герметизации выводковой сумки.

У многих Anomopoda вдоль заднего края створки, на ее внутренней стороне, имеется субмаргинальный ряд сетул (Рис. 17-Е: srs; Рис. 58-Г; 59-В; Рис. 63-Ж; Рис. 68-В-Г; Рис. 70-Д-Ж). Иногда эти сетулы занимают строго маргинальную позицию, иногда они лежат на некотором отдалении от края, но простираются за него, поскольку относительно длинны. Эти сетулы часто различаются по размеру в разных частях заднего края. На задне-брюшной части створки они часто организованны в группы, то есть их ряд олигомеризован, например, у *Simocephalus* (Рис. 59-В) и *Moina*. У Moinidae их сгруппированность — важный видоспецифический признак. У части

Chydoridae в середине заднего края эти сетулы имеют наибольший размер и расположены более редко, чем таковые в задне-брюшной и задне-спинной областях. У немногих Anomopoda, например *Dunhevedia* (Chydorinae), сетулы на нижней части заднего края многочисленны и не организованы в один ряд (см.: Alonso, 1996).

У A*cantholeberis* на задне-нижнем крае створки имеются особо длинные и крепкие щетинки. По мнению Фрайера (Fryer, 1974) — это оборонительные структуры, не позволяющие хищникам атаковать рачка сзади. Аналогичный пучок более тонких щетинок имеется и у *Pseudomoina*, но у этого малоизученного животного его функция неясна. У Ilyocryptidae на заднем крае сидят мощные щетинки с шиповидными сетулами (Рис. 61-А-Д), препятствующие проникновению в пространство между створками относительно крупных частиц субстрата, в котором живет рачок. Строение этих щетинок — важнейший систематический признак для рода.

У *Pleuroxus truncatus* и *P. procurvus* весь задний край оснащен рядом относительно крупных зубцов, у многих других Chydoridae (*Alonella*, *Chydorus*, *Ephemeroporus, Estatheroporus, Pleuroxus*, *Rak*, *Dunhevedia)* и Aloninae (*Camptocercus* и *Acroperus*) имеются зубчики или выросты в районе задне-брюшного угла (Рис. 69-А-Б, Е-Ж; Рис. 70-Б-Г). В некоторых случаях последние явно появились в результате олигомеризации системы сетул на внутренней поверхности заднего края створки, как у *Karualona alsafadii* (Dumont, Brancelj, 1994). У некоторых Anomopoda на этой части створки имеется мощный шиповидный вырост — мукро (Рис. 68-В-Ж).

Хвостовая игла и мукро. Наиболее известным выростом тела Anomopoda является хвостовая игла (= хвостовой шип = каудальная игла). Это направленный назад вырост карапакса, отходящий от задне-спинного угла в месте слияния двух его створок (Рис. 18-19). Он отмечен у представителей разных семейств Anomopoda, *Daphnia* — лишь самый известный пример. При этом, среди *Daphnia* есть и виды, совсем лишенные хвостовой иглы (ранее они помещались в род *Daphniopsis*). Особняком среди *Daphnia* стоит *D. lumholtzi*, у которой игловидный шлем на голове и хвостовая игла на задне-спинном углу настолько длинны и прочны, что защищают рачка от поедания молодью рыб (Swaffar, O'Brien, 1996). Рудиментарный шип имеется на задне-спинном углу некоторых видов *Ceriodaphnia* (Рис. 22-Г). У других *Ceriodaphnia* (Paggi, 1986) и всех *Simocephalus* задне-спинной угол оттянут в вырост (заостренный у первых и притупленный у вторых), иногда достаточно длинный (Рис. 21-А, Г). Орлова-Беньковская (1996) заключила, что этот вырост створки *Simocephalus* гомологичен хвостовой игле *Daphnia*.

Хвостовой шип относительно велик у молодых особей подвижного и способного к длительному плаванию рачка *Ophryoxus*, хотя с возрастом его длина сильно уменьшается (Sars, 1993 (1861)). У взрослых *Parophryoxus* задне-спинной угол заострен и оттянут, но молодые особи этого рода не исследованы. Очень короткий каудальный шип также несут некоторые представители рода *Macrothrix*, например *M. sioli*, *M. brandorffi*, *M. pholpunthini, M. malaysiensis*. Однако мной найдено, что в отличие от *Daphnia*, его относительная длина, напротив, обычно не меняется или даже возрастает с увеличением размера животного (Рис. 32, см. также: Kotov et al., 2005b).

Ювенильные особи *Bosminopsis* обладают также хвостовым шипом (Рис. 37), а *B. negrensis* имеет очень длинную хвостовую иглу (Brandorff, 1976), так что по своему облику он весьма сходен с мелкой *Daphnia*.

У *Bosmina* (Bosminidae) (Рис. 68-В-Д), *Megafenestra*, *Scapholeberis* (Daphniidae) (Рис. 21-Д-З; Рис. 59Е) имеется вырост задне-брюшного края створки, называемый мукро (термин по: Бенинг, 1941). У *Bosmina* мукро - это мощный треугольный задний вырост створки, вершина которого снабжена небольшими бугорками. На мукро часто имеются особые насечки с сериями мелких шипиков. В популяциях *Bosminopsis deitersi* из Амазонии створки вооружены рядом зубчиков по брюшному краю и мощным шипом, мукро, на задне-брюшном углу (Рис. 68-Е-Ж). Однако в популяциях из Азии, определяемых предварительно как "*B. deitersi*", но относящихся, по-видимому, к самостоятельному виду, имеется серия мукроподобных шипов на задне-брюшной части створки, являющаяся явным продолжением ряда зубчиков. Таким образом, мукро в этой группе видов явно происходит из простого зубчика на створке в результате удлинения последнего. При этом преобразование одного из шипиков в мукро-подобный вырост (= олигомеризация ряда шипиков) прошло уже в пределах рода, о чем свидетельствуют формы с разной степенью олигомеризованности вооружения брюшного края. У другого вида рода, *Bosminopsis brandorffi*, мукро нацело отсутствует. У *B. negrensis*, помимо мукро на задне-брюшном углу створки, имеется еще 1-3 небольших, тонких шипа.

Выводковая сумка. Створки карапакса формируют выводковую сумку. У большинства Anomopoda это полость на спинной стороне тела, сообщающаяся с внешней средой. Эмбрионы в сумке лежат свободно, без какой-либо связи с телом матери, и не получают от нее никакого питания. Незадолго до линьки матери эмбрионы выходят из выводковой сумки, и только после этого самка может полинять, поскольку внутренняя кутикула сумки при линьке отбрасывается, выворачиваясь наизнанку.

У семейства Moinidae выводковая сумка, напротив, замкнутая, что уникально для Anomopoda. Эмбрионы в ней также не имеют какой-либо связи с телом матери, но получают от нее питание, за счет питательных веществ, выделяемых специальным марсупиальным органом (по терминологии Смирнова, 1976; он же Nährboden по терминологии Вейсмана (Weismann, 1876-1879)) в выводковую сумку. За счет потребления этих питательных веществ эмбрионы по мере роста сильно увеличиваются в размере. При этом покровы выводковой сумки (замкнутой у Moinidae) растягиваются, а сама сумка увеличивается настолько, что подобная самка значительно отличается по своему внешнему виду от таковой с пустой сумкой (Fryer, 1991).

У большей части Anomopoda партеногенетическая самка вынашивает несколько или даже очень много яиц (у *Daphnia magna* иногда 50-60). Только эволюционно продвинутые Chydoridae из подсемейств Chydorinae (за исключением *Archepleuroxus*) и Aloninae несут по 1-2 крупных яйца.

3. 6. Грудной отдел (торакс)

На груди взрослых Cladocera внешние проявления сегментации слабо выражены (Рис. 120-А-Г), а иногда нацело отсутствуют. Мускулатура этой тагмы имеет явно метамерный характер (Рис. 120-А-В), и на основании ее анализа возможен подсчет числа сегментов: оно соответствует числу торакальных конечностей (Claus, 1876; Binder, 1931). Однако среди Anomopoda есть роды с шестью и пятью парами торакоподов, а в пределах рода *Alona* встречаются оба этих состояния.

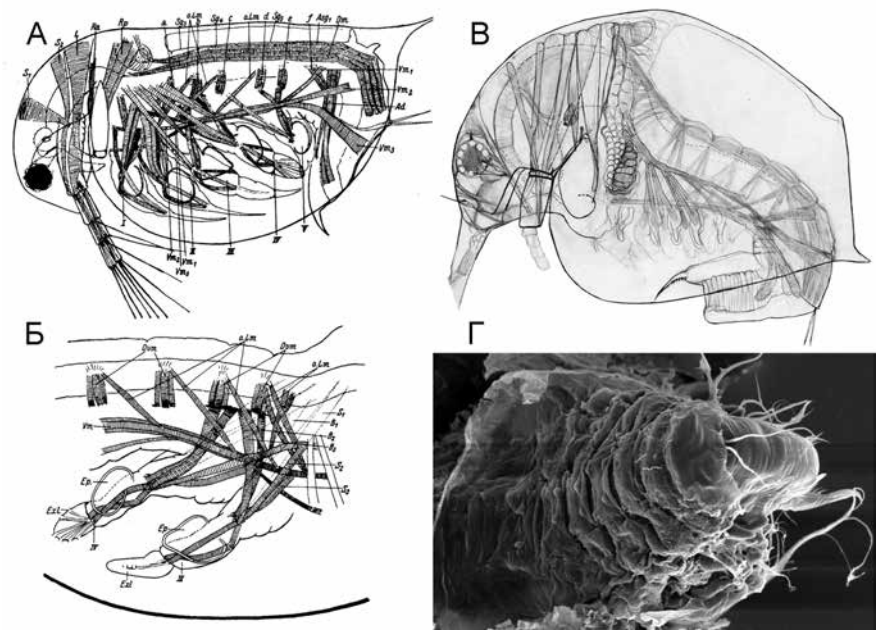


Рисунок 120. Мускулатура тела Anomopoda (А-В) и сегменты абдомена (Г):
А-Б — *Daphnia magna,* общая топология и мускулатура грудного отдела; В — *Bosmina coregoni kessleri*; Г — торакс и абдомен *Bosmina praeliris.* (А-Б по: Binder, 1931; В-Г — ориг.).

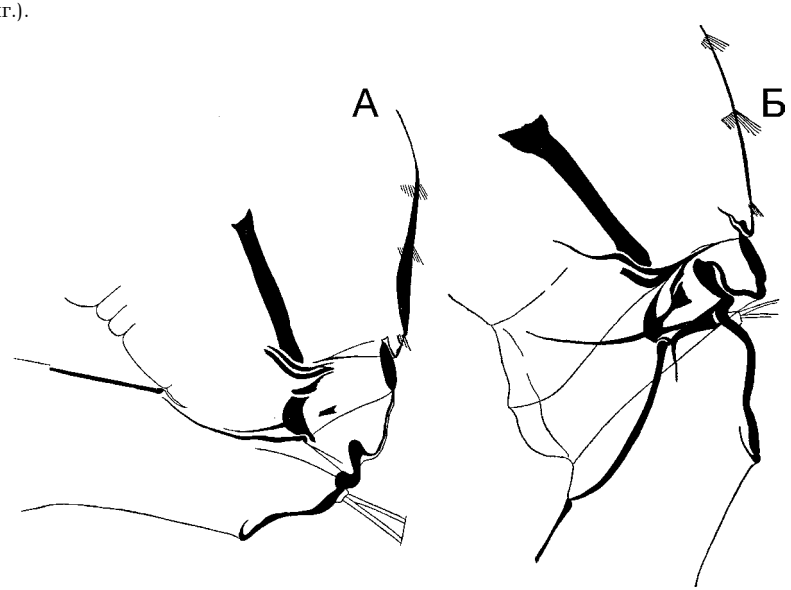


Рисунок 121. Сустав абдомена самки *Alonopsis elongatus*:
А — согнутый постабдомен; Б — среднее положение. (По: Смирнов, 1971а).

3.7. Брюшной отдел (абдомен)

В состав абдомена (Рис 7-17; Рис. 121; Рис. 122-А, В, Д, Е, З; Рис. 123-А; Рис. 124-А-Б, Ж; Рис. 125-А; Рис. 126А) — отдела тела "позади ног до подогнутой части" (Смирнов, 1971а), входит три сегмента по мнению одних авторов (Claus, 1876), и четыре — по мнению других (Глаголев, 1986). К сожалению, эта тагма изучена у Anomopoda недостаточно, ее описание имеется только для очень небольшой части таксонов.

Особые скелетные элементы на стенке абдомена впервые выявлены Грином (Green, 1956b) для *Camptocercus*, а впоследствии подробно описаны Смирновым (1971а) для ряда родов и видов Chydoridae (Рис. 121). Для других Anomopoda подобных структур не указано. У некоторых представителей отряда на спинной поверхности абдоминальных сегментов имеются волоски. Если у рачков имеются абдоминальные выросты, то они обычно также оперены.

У ряда Anomopoda имеются несколько абдоминальных выростов (*Dumontia*, *Daphnia*, *Simocephalus*, часть *Ceriodaphnia*) или один более (Ilyocryptidae, Scapholeberinae, другая часть *Ceriodaphnia*, *Pseudomoina*) или менее (*Eurycercus*, *Bunops*, некоторые *Macrothrix*) развитый вырост, предохраняющий яйца от выпадения из незамкнутой выводковой сумки (Рис. 122-А, В: apr). Обычно у рачков с одним выростом он располагается на первом (проксимальном) абдоминальном сегменте.

У ювенильных животных с разным числом выростов, они небольшие, но с возрастом сильно увеличиваются в размере. По утверждению Трофимовой (1979) для правильного формирования абдоминальных выростов у *Daphnia* необходим их контакт с внутренней поверхностью выводковой сумки. У рачков с удаленным задним краем сумки выросты развиваются уродливыми. Высказывались мнения, что на каждом сегменте имеется не более одного подобного выроста (Claus, 1876; Глаголев, 1986).

Вырост на первом (проксимальном) абдоминальном сегменте (Рис. 122-В), иногда мощный, имеется и у части Moinidae (например, *Moina reticulata*, см.: Paggi, 1973), но его функция у этих Anomopoda менее ясна, поскольку выводковая сумка у них (как традиционно считается) все равно замкнута. Возможно, этот вырост принимает участие в герметизации выводковой сумки.

3.8. Постабдомен (каудальный отдел)

Общее строение постабдомена. Постабдомен (Рис. 122-143) представляет собой массивный орган, умеренно или сильно сжатый с боков. Он очень сильно различается у разных Anomopoda по относительному размеру, пропорциям и вооружению. У некоторых Anomopoda на его боковых сторонах имеется хорошо развитая ретикуляция, особенно это характерно для многих видов *Macrothrix* (Рис. 131), хотя у некоторых видов этого рода никакой скульптуры на постабдомене нет.

Дистальное или субдистальное положение ануса характерно для Daphniidae (Рис. 122-А), Dumontiidae (Рис. 122-Е), Eurycercidae (Рис. 122-К), Bosminidae (Рис. 134-Б, Ж), Acantholeberidae (Рис. 129-Б-В), части Ilyocryptidae, большей части Macrothricidae (Рис. 122-З; Рис. 130-Е, З; Рис. 131-Б-В, Е). В то же время, у Moinidae (Рис. 122-В; Рис. 126Б, Е), Ophryoxidae,

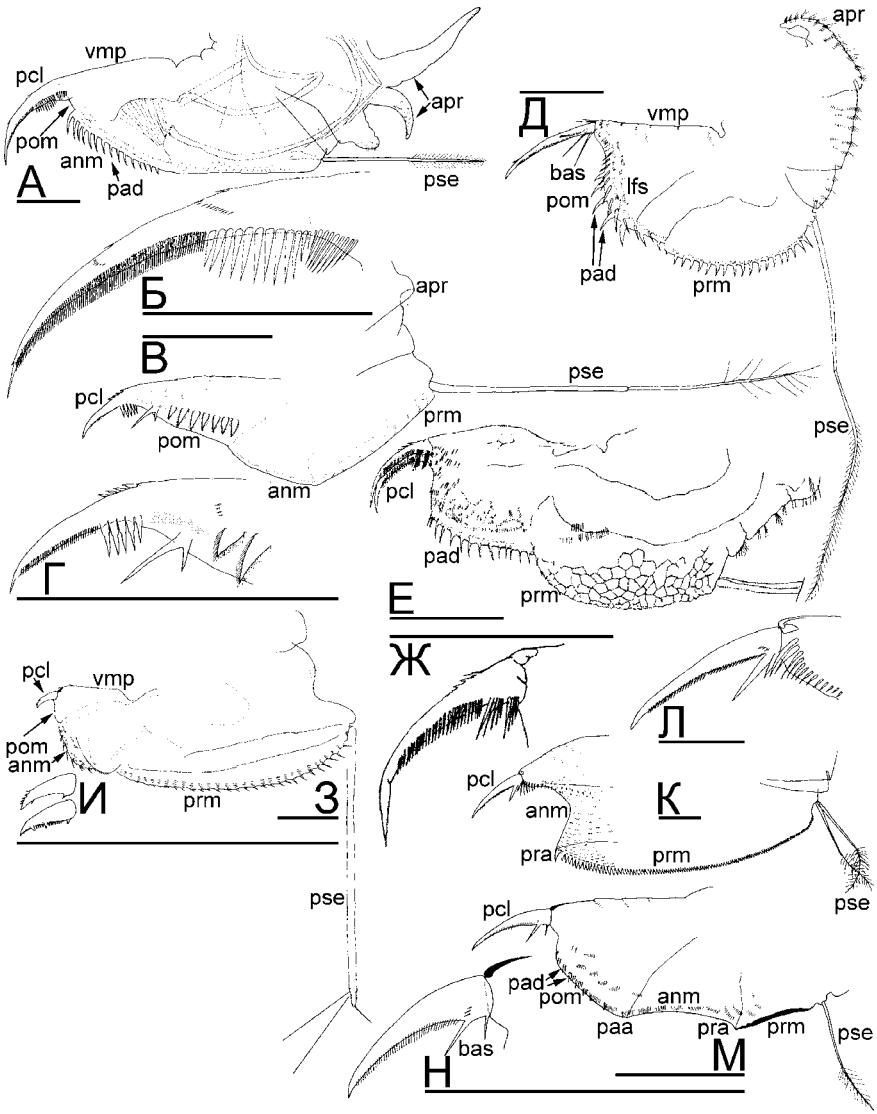


Рисунок 122. Морфология партеногенетической самки Anomopoda:
А-Б — *Daphnia curvirostris*, абдомен и постабдомен; постабдоминальный коготок; В-Г — *Moina dumonti*, абдомен и постабдомен; постабдоминальный коготок; Д — *Ilyocryptus brevidentatus*, абдомен и постабдомен; Е-Ж — *Dumontia oregonensis*, абдомен и постабдомен; постабдоминальный коготок; З-И — *Macrothrix elegans,* абдомен и постабдомен; постабдоминальный коготок снаружи и изнутри; К-Л — *Eurycercus lamellatus*, абдомен и постабдомен; постабдоминальный коготок; М-Н — *Pleuroxus wittsteini*, абдомен и постабдомен; постабдоминальный коготок. Масштаб: 0.1 мм.

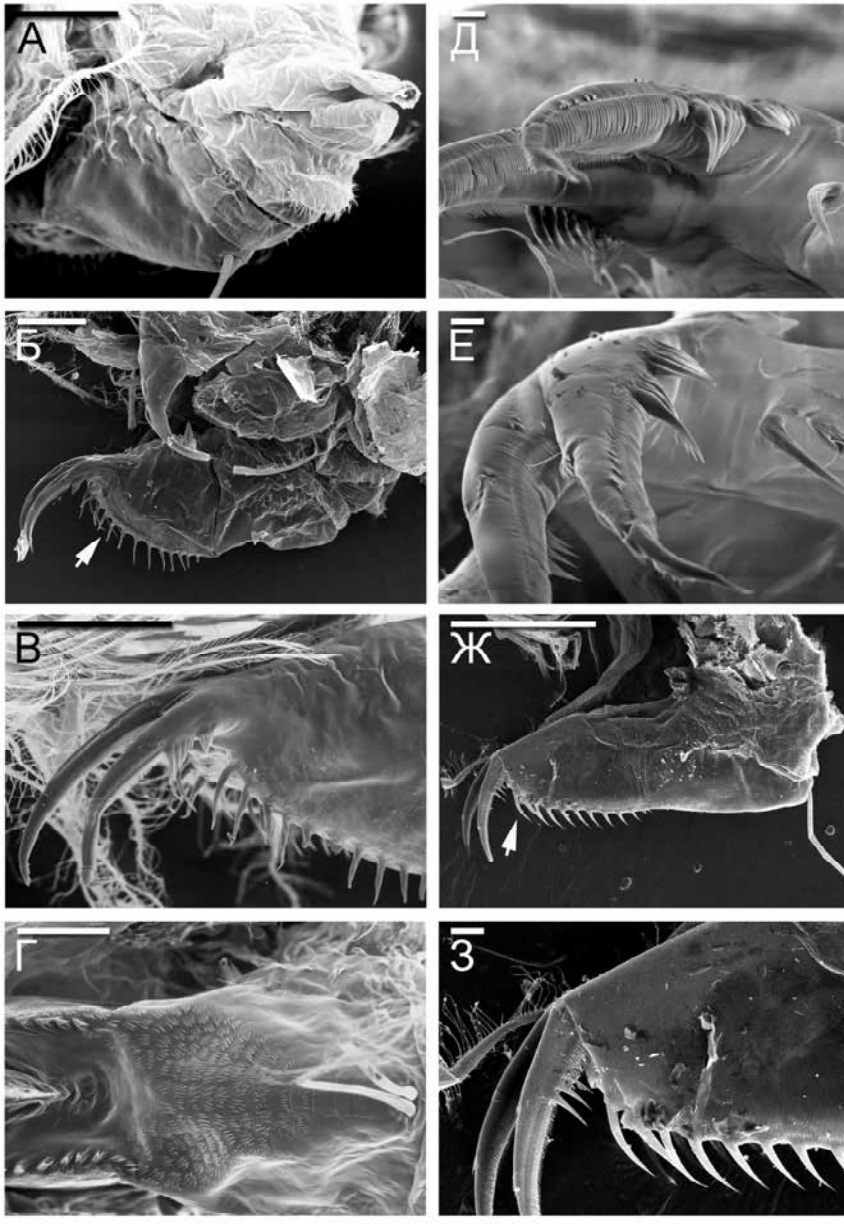


Рисунок 123. Абдомен и постабдомен партеногенетической самки *Daphnia* s.str. (Daphniidae), положение ануса помечено стрелкой:
А-Е — *Daphnia pulex*, абдомен; постабдомен; его дистальная часть; его преанальная часть, вид со спинной стороны; постабдоминальные коготки, вид со спинной и дистальной стороны; Ж-З — *D. minehaha*, постабдомен и его дистальная часть. Масштаб: А-Г, Ж — 0.1 мм; Д-Е, З — 0.01 мм.

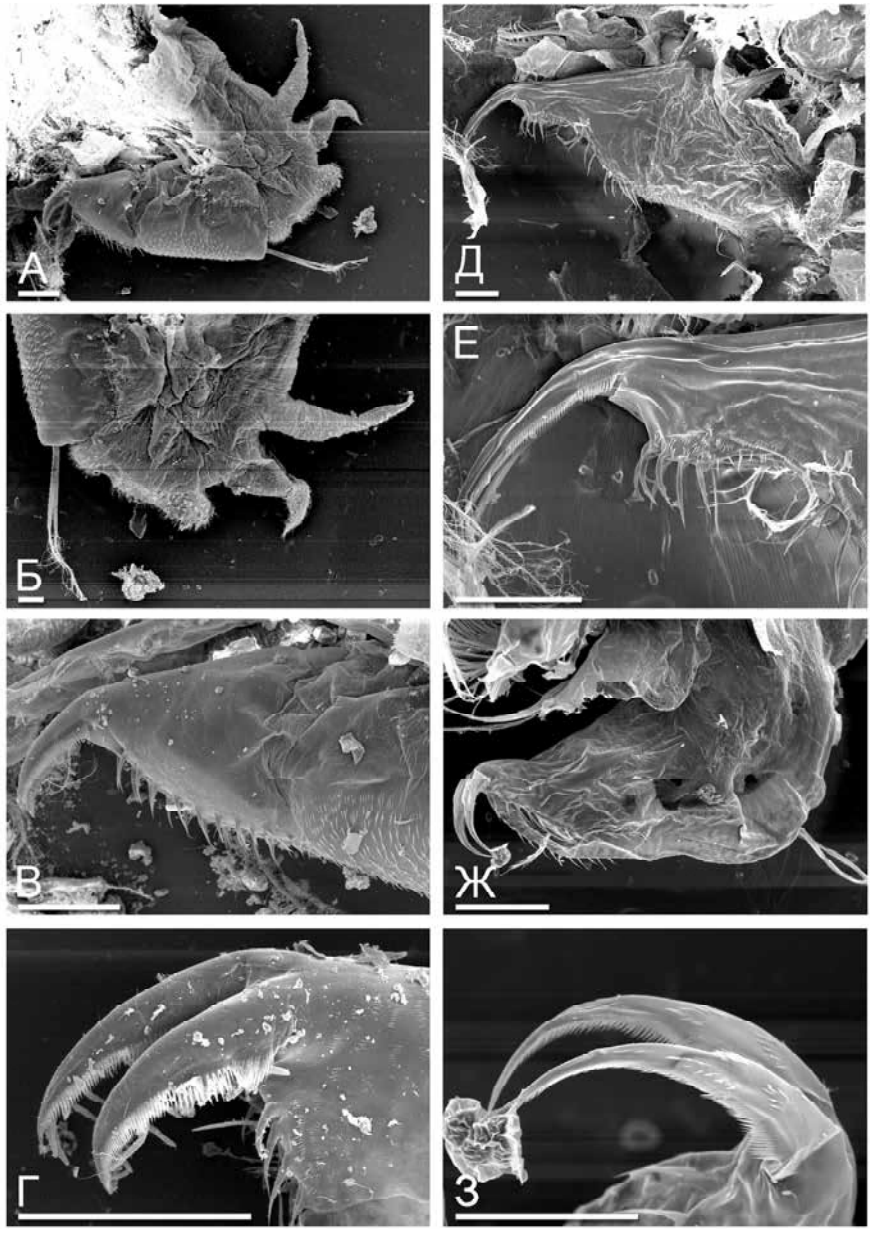


Рисунок 124. Абдомен и постабдомен *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) (Daphniidae): А-Г — *D. exilis*; Д-Е — *D. magna*; Ж-З — *D. pusilla*. Масштаб: 0.1 мм.

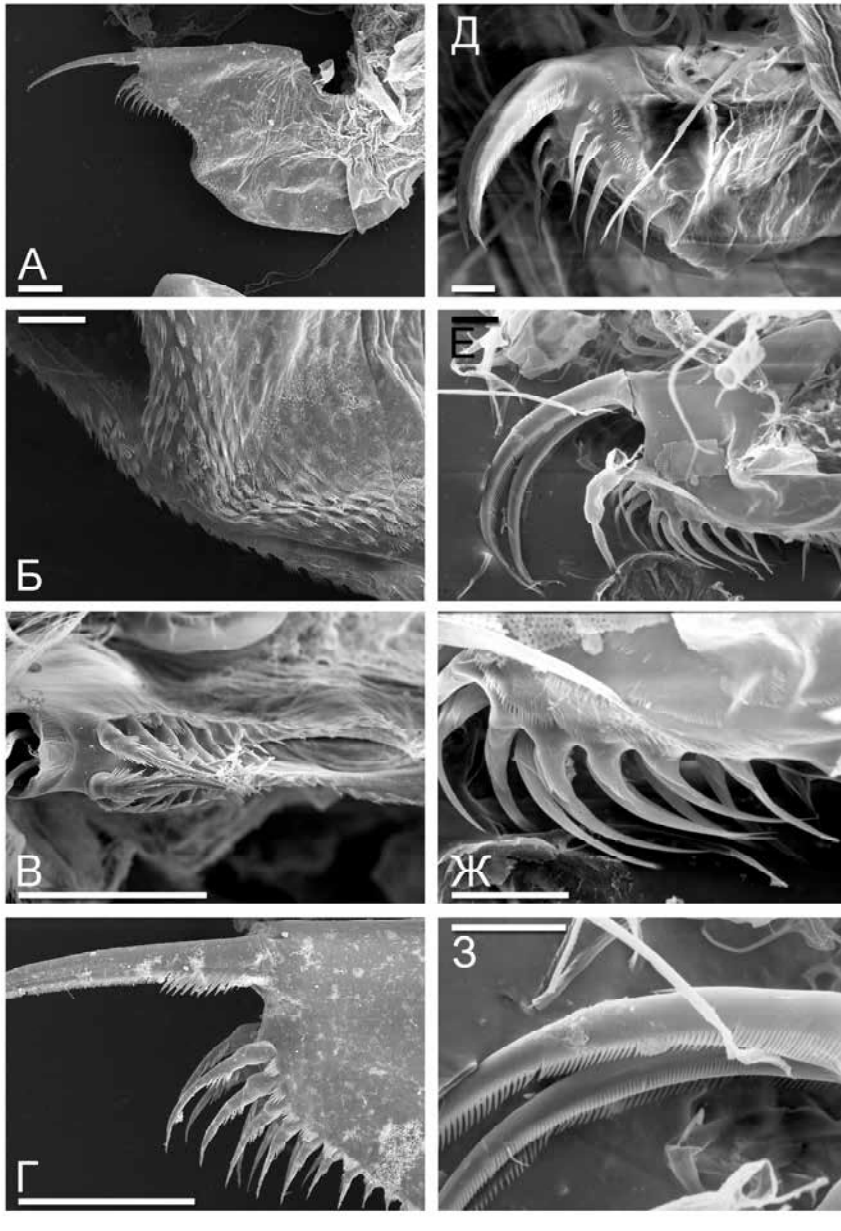


Рисунок 125. Постабдомен Daphniidae:
А-Г — *Simocephalus exspinosus*; Д — *Scapholeberis microcephala*; Е-З — *Ceriodaphnia* sp. Масштаб: А, В-Г — 0.1 мм; Б, Д-З — 0.01 мм.

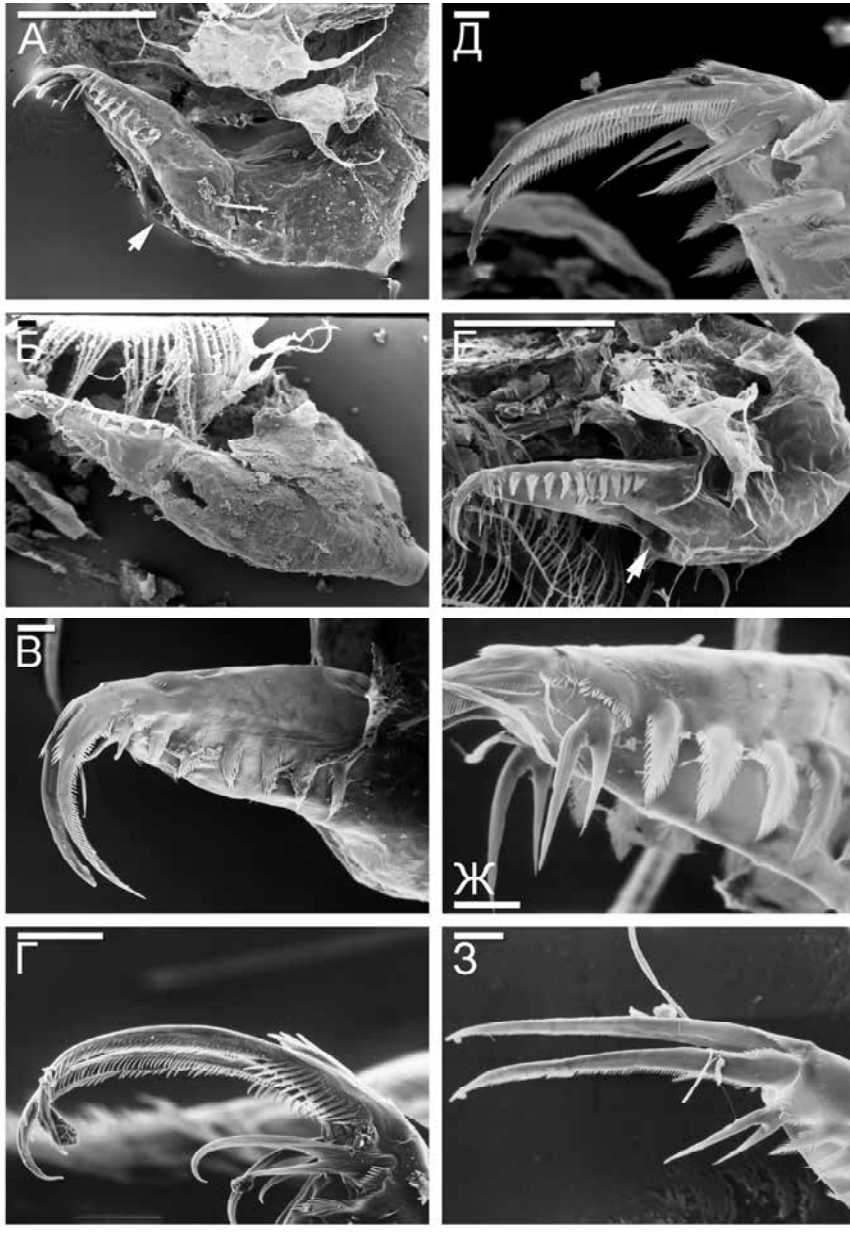


Рисунок 126. Постабдомен партеногенетической самки Moinidae (положение ануса помечено стрелкой):
А-Г — *Moina chankensis*, постабдомен, вид сбоку и со спинной стороны; его дистальная часть, сбоку; постабдоминальные коготки; Д — *Moina macrocopa*, постабдоминальные коготки; Е-З — *Moinodaphnia macleayi*, постабдомен, вид сбоку; его дистальная часть; постабдоминальные коготки. Масштаб: А, Е — 0.1 мм; Б-Д, Ж-З — 0.01 мм.

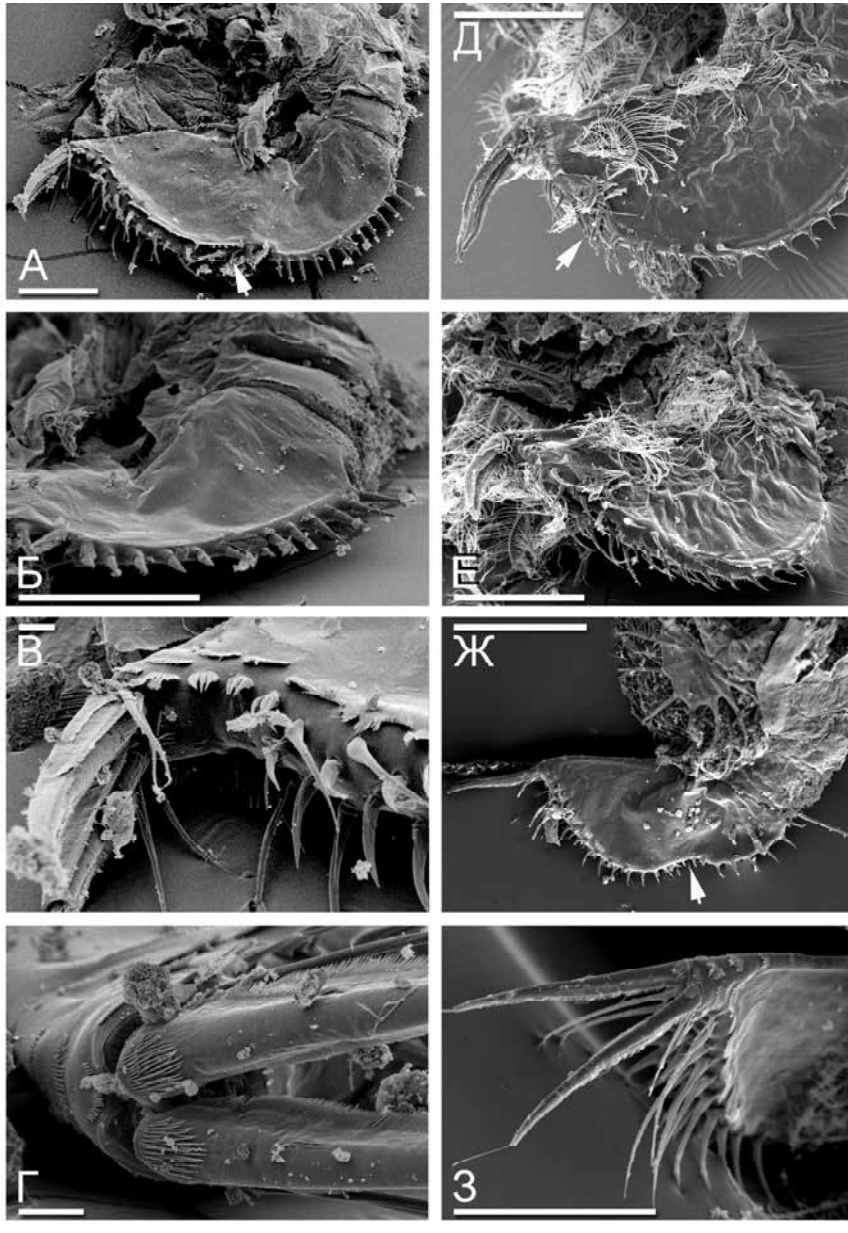


Рисунок 127. Постабдомен партеногенетической самки *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae) (положение ануса помечено стрелкой):
А-Г — *Ilyocryptus paranaensis inarmatus*, постабдомен; его преанальная часть; постабдоминальные коготки, вид со спинной и брюшной стороны; Д-Е — *I. uenoi*, постабдомен, вид сбоку и со спинной стороны; Ж-З — *I. isanensis*, постабдомен; его постанальная часть. Масштаб: А-Б, Д-З — 0.1 мм; В-Г — 0.01 мм.

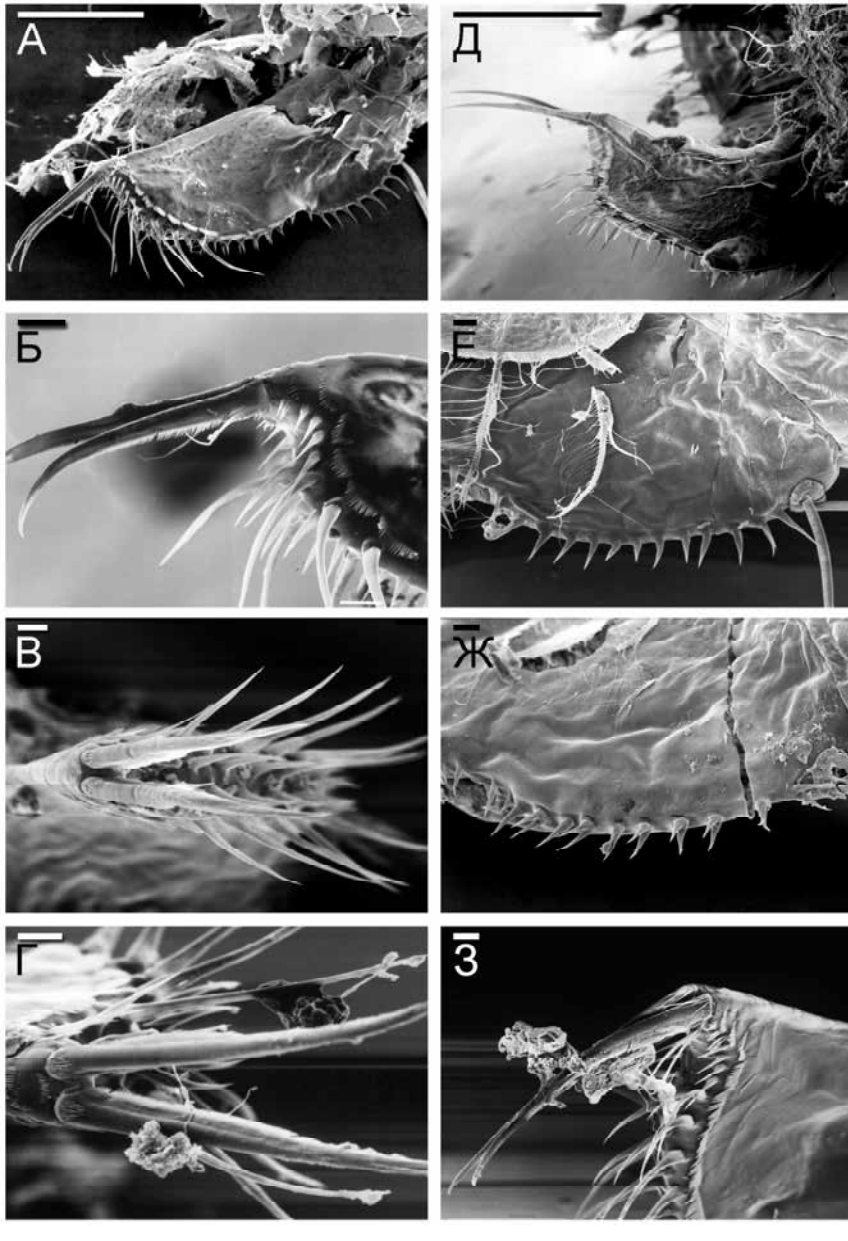


Рисунок 128. Постабдомен *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae):
А-Г — *I. spinifer*, общий вид, дистальная часть сбоку, с дистального конца, постабдоминальные коготки; Д-З — *I. cuneatus*, общий вид, преанальный край сбоку и дорсолатерально, постабдоминальные коготки. Масштаб: А, Д — 0.1 мм; Б-Г, Е-З — 0.01 мм.

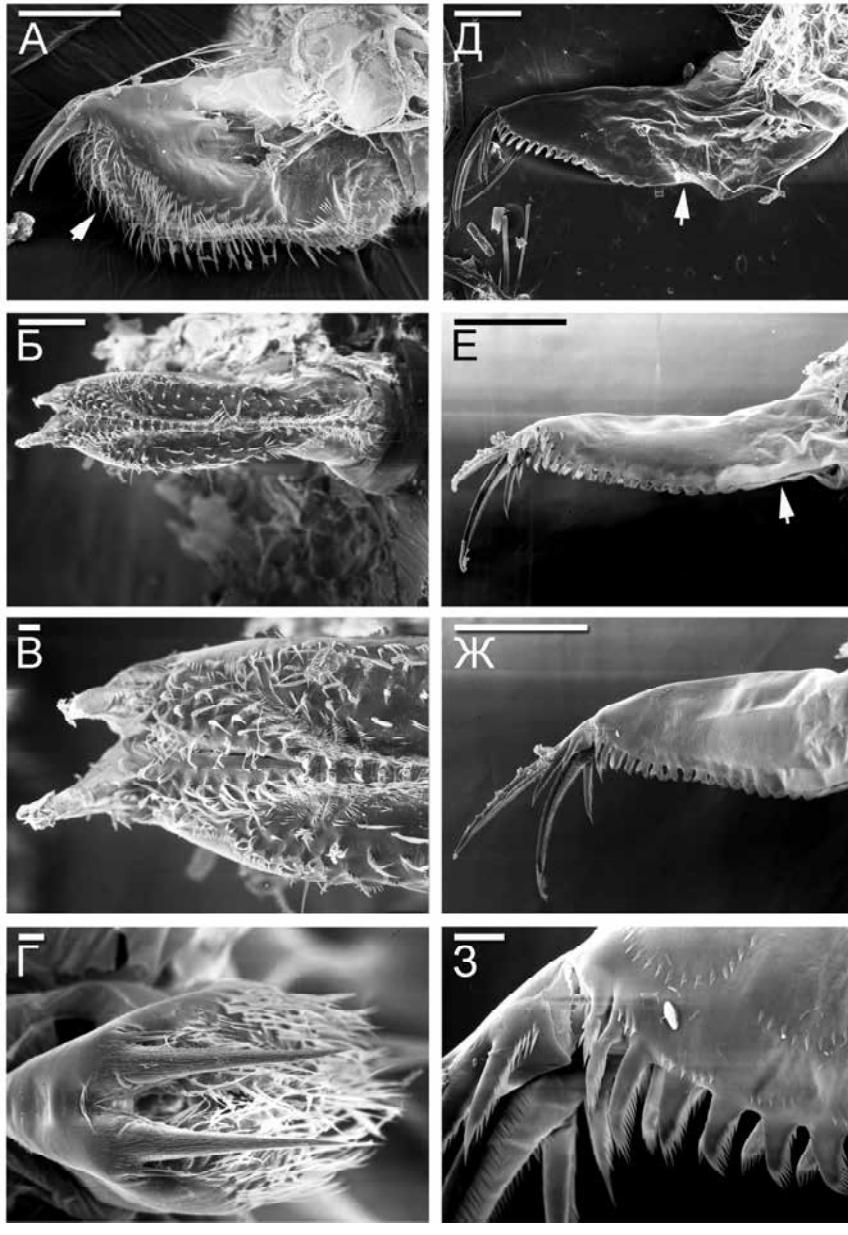


Рисунок 129. Постабдомен партеногенетической самки Acantholeberidae и Ophryoxidae (положение ануса помечено стрелкой):
А-Г — *Acantholeberis curvirostris*, постабдомен, вид сбоку и со спинной стороны; его дистальная часть, вид со спинной и дистальной стороны; Д-З — *Ophryoxus gracilis*, постабдомен, вид сбоку и со спинной стороны; его постанальная часть и основание постабдоминальных коготков. Масштаб: А-Б, Д-Ж — 0.1 мм; В-Г, З — 0.01 мм.

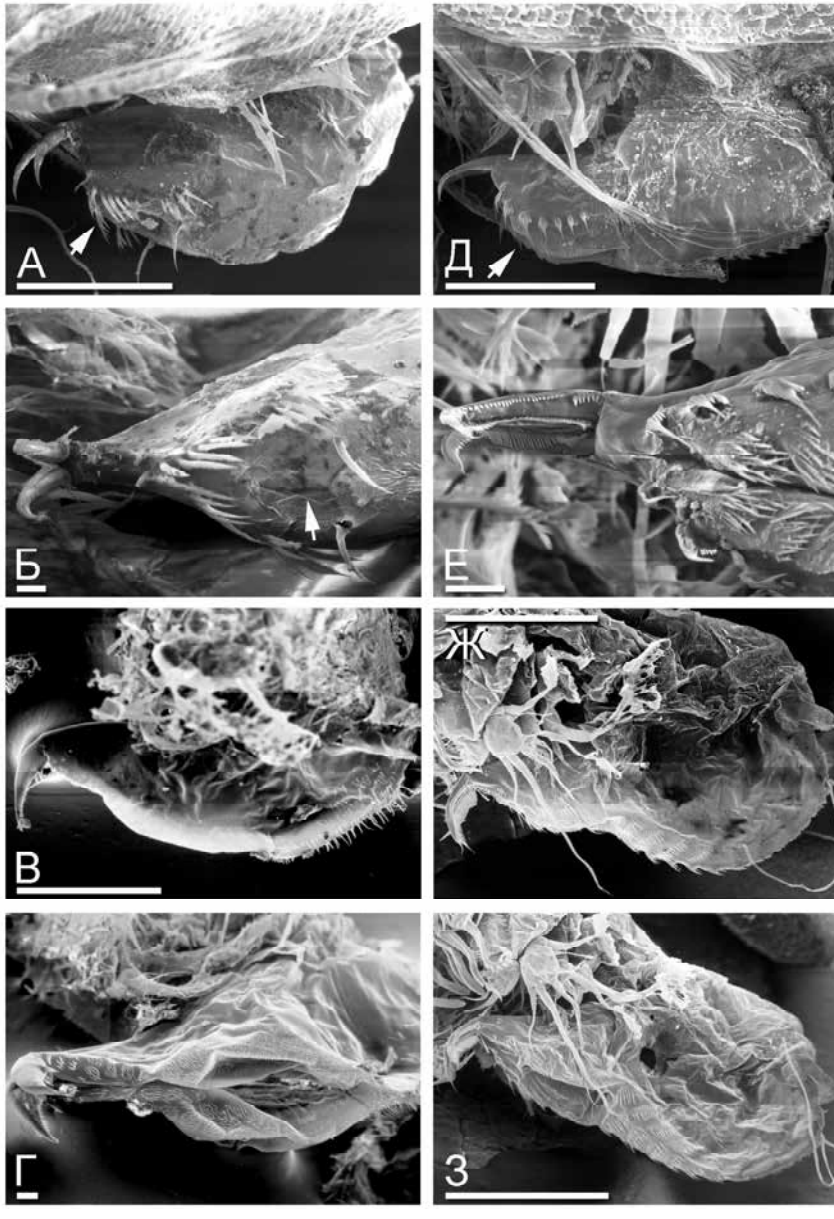


Рисунок 130. Постабдомен партеногенетической самки Macrothricidae (положение ануса помечено стрелкой):
А-Б — *Grimaldina brazzai*, постабдомен, вид сбоку; его постанальная часть, вид со спинной стороны; В-Г — *Pseudomoina lemnae*, постабдомен, вид сбоку и со спинной стороны; Д-Е — *Onchobunops tuberculatus*, постабдомен, вид сбоку; его постанальная часть, вид со спинной стороны; Ж-З — *Bunops serricaudata*, постабдомен, вид сбоку и со спинной стороны. Масштаб: А, В, Д, Ж-З — 0.1 мм; Б, Г, Е — 0.01 мм.

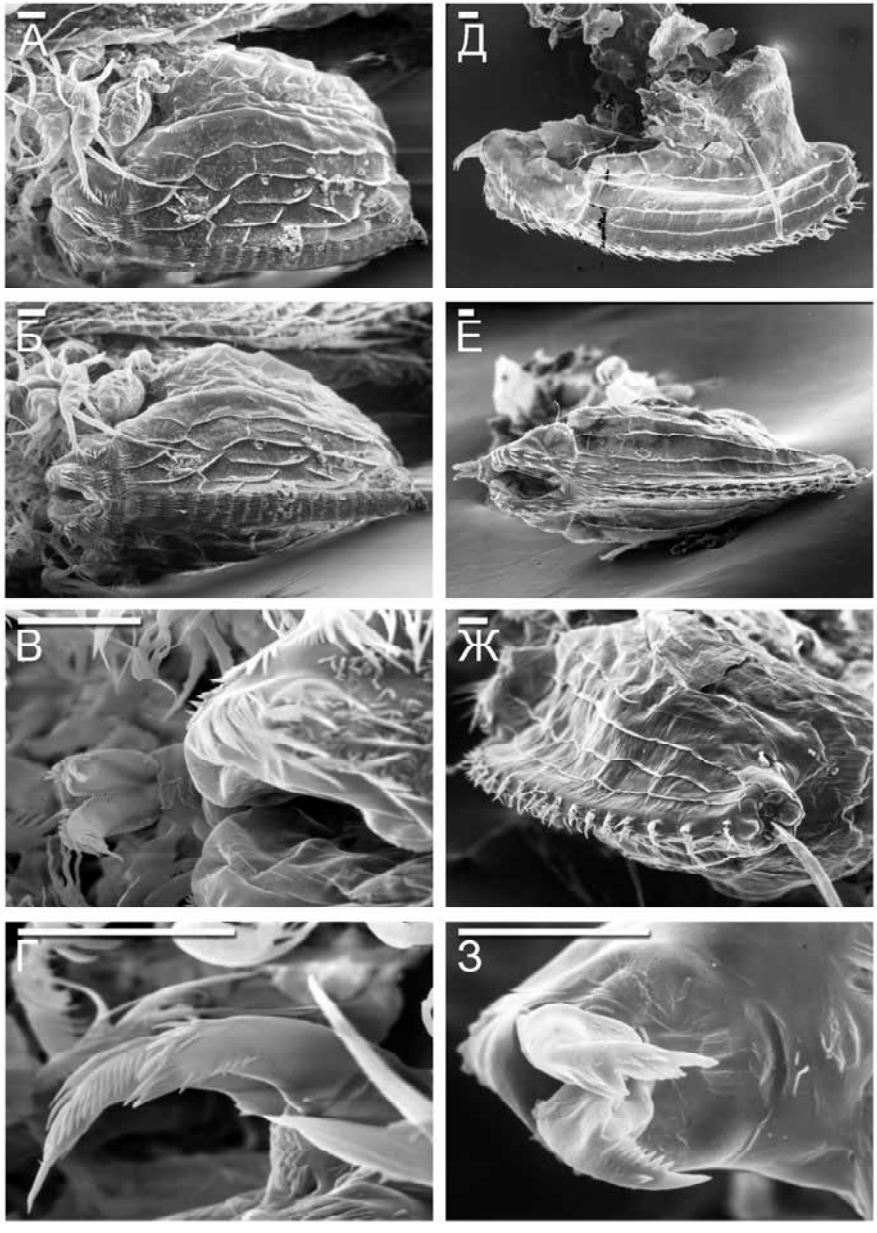


Рисунок 131. Постабдомен партеногенетической самки *Macrothrix* (Macrothricidae): А-Г — *M. spinosa*, постабдомен, вид сбоку и со спинной стороны; постабдоминальные коготки, вид со спинной стороны и сбоку; Д-З — *M. rosea*, постабдомен, вид сбоку и со спинной стороны; преанальная часть; постабдоминальные коготки. Масштаб: 0.01 мм.

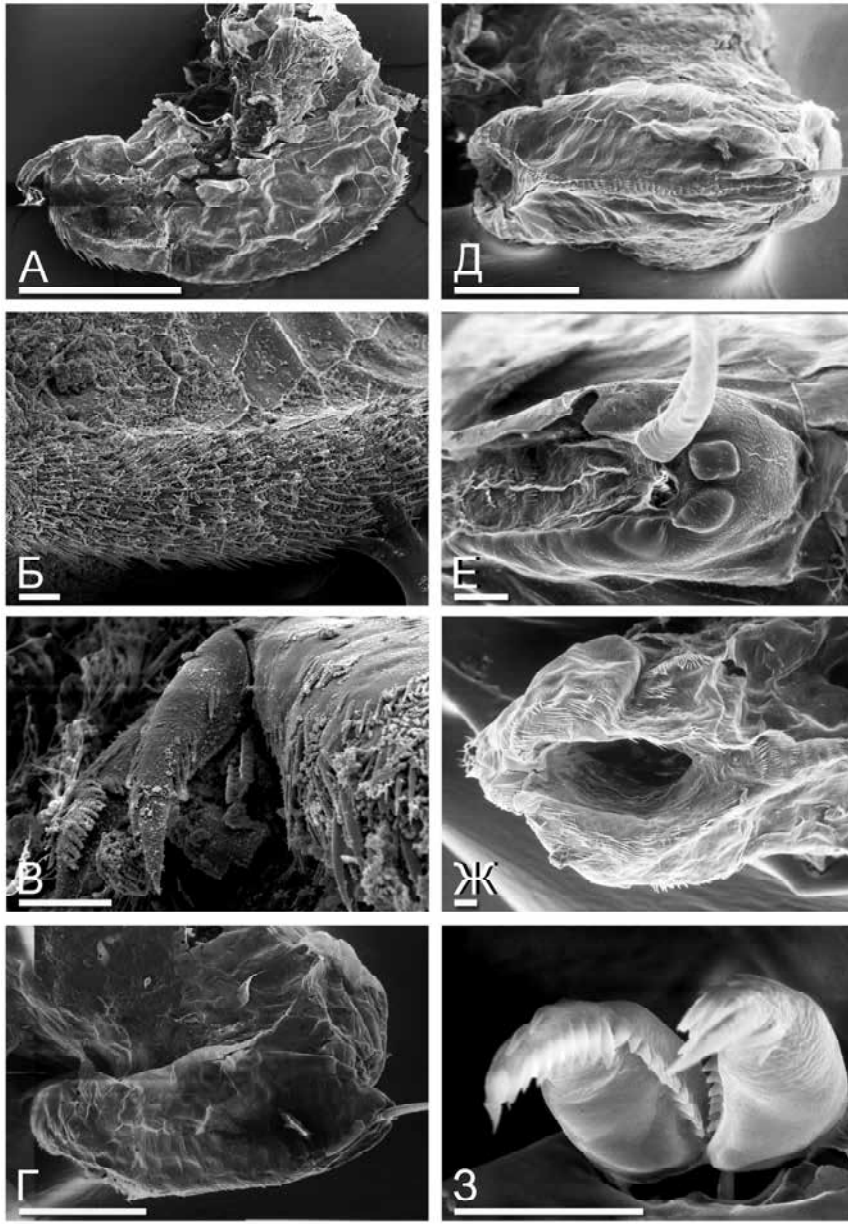


Рисунок 132. Постабдомен *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-В — *M. hirsuticornis*, вид сбоку, преанальная часть, коготки; Г-З — *M. hardingi*, вид сбоку и со спинной стороны, основание постабдоминальных щетинок, анальное отверстие и постабдоминальные коготки с дистального конца. Масштаб: А, Г, Д — 0.1 мм; Б-В, Е-З — 0.01 мм.

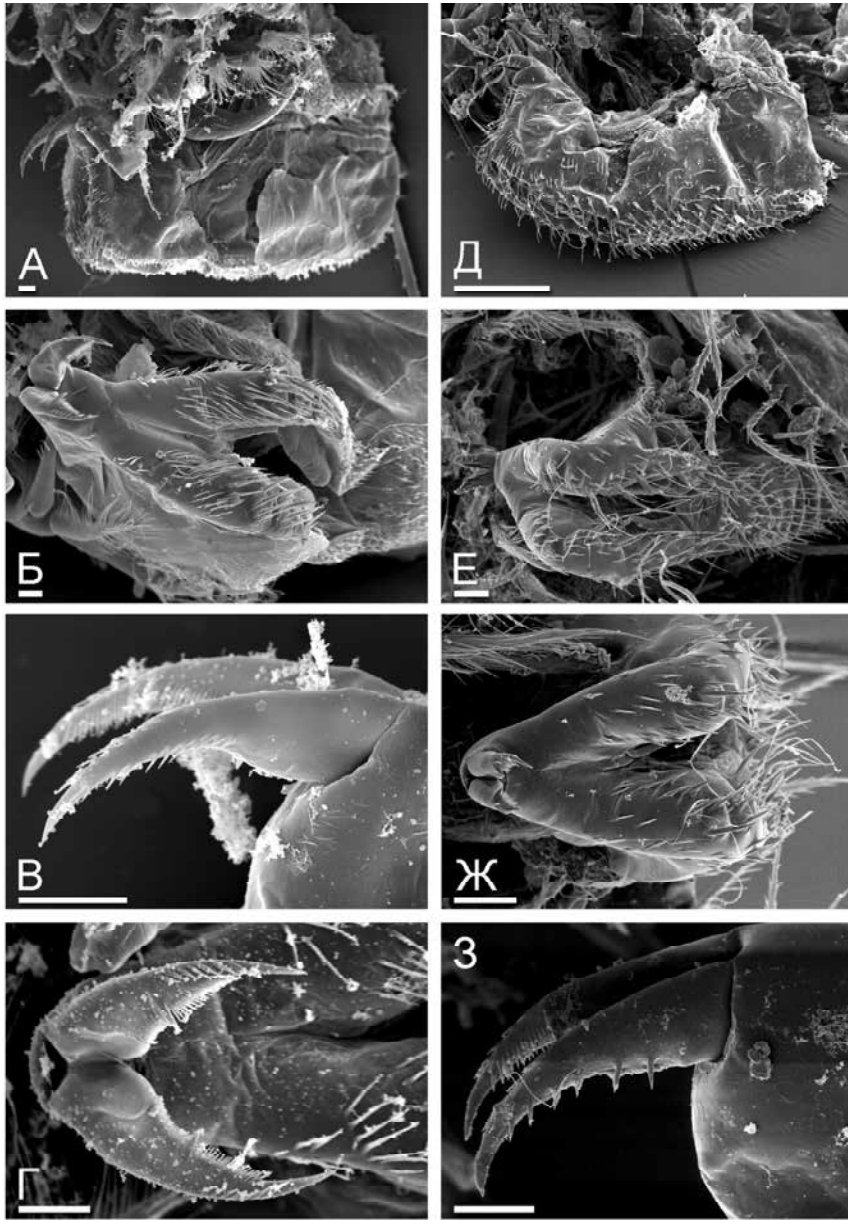


Рисунок 133. Постабдомен *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-Г — *M. pholpunthini*, вид сбоку, постанальная часть со спинной стороны, постабдоминальнве коготки, вид сбоку и с дистального конца; Д-З — *M. paulensis*, вид сбоку, со спинной стороны, с дистального конца и постабдоминальные коготки, вид сбоку. Масштаб: Д — 0.1 мм; А-Г, Е-З — 0.01 мм.

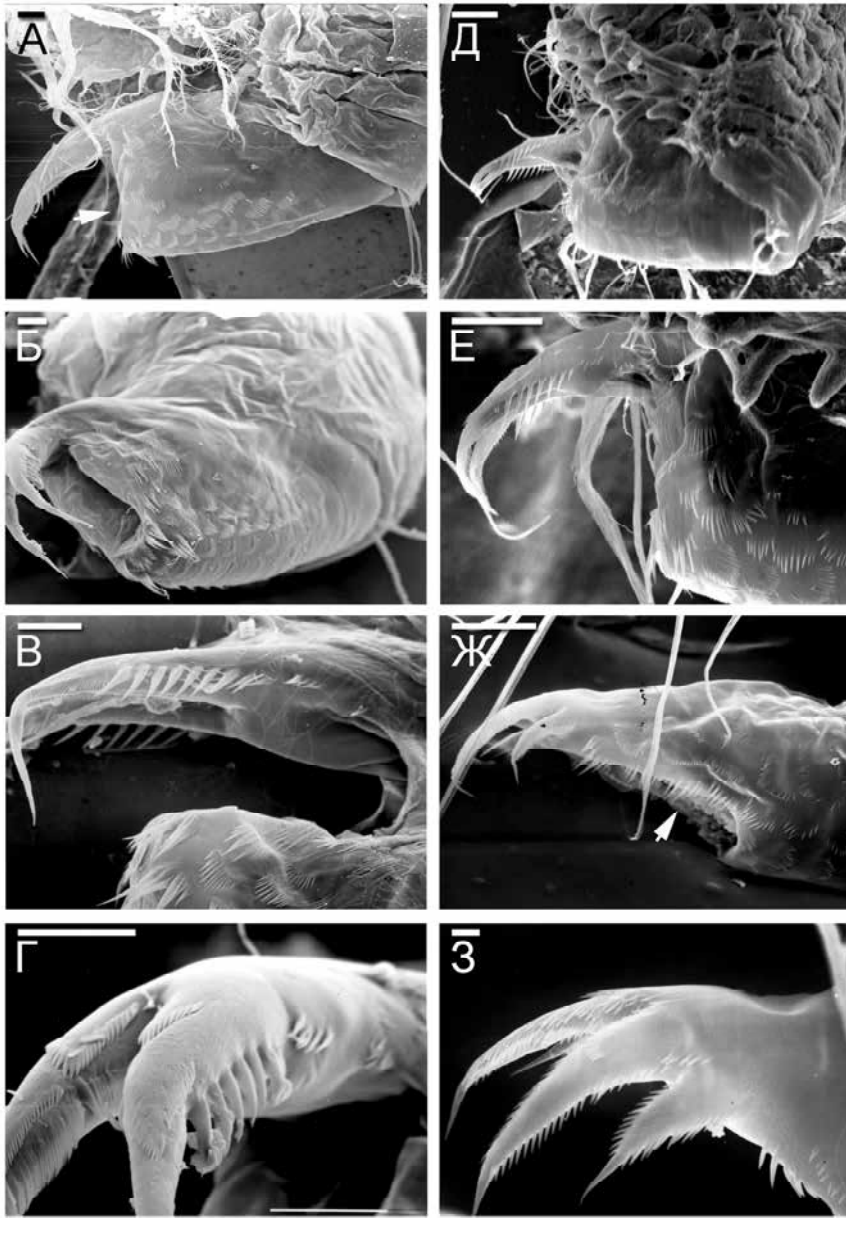


Рисунок 134. Постабдомен партеногенетической самки Bosminidae (положение ануса помечено стрелкой):
А-Г — *Bosmina* cf. *longispina*, постабдомен вид сбоку и с дистального конца; постабдоминальные коготки, вид сбоку и дистально; Д-Е — *B.* cf. *cyanopotamia*, постабдомен и его дистальная часть, вид сбоку; Ж-З — *Bosminopsis deitersi*, постабдомен и его дистальная часть, вид сбоку. Масштаб: А-Ж — 0.1 мм; З — 0.01 мм.

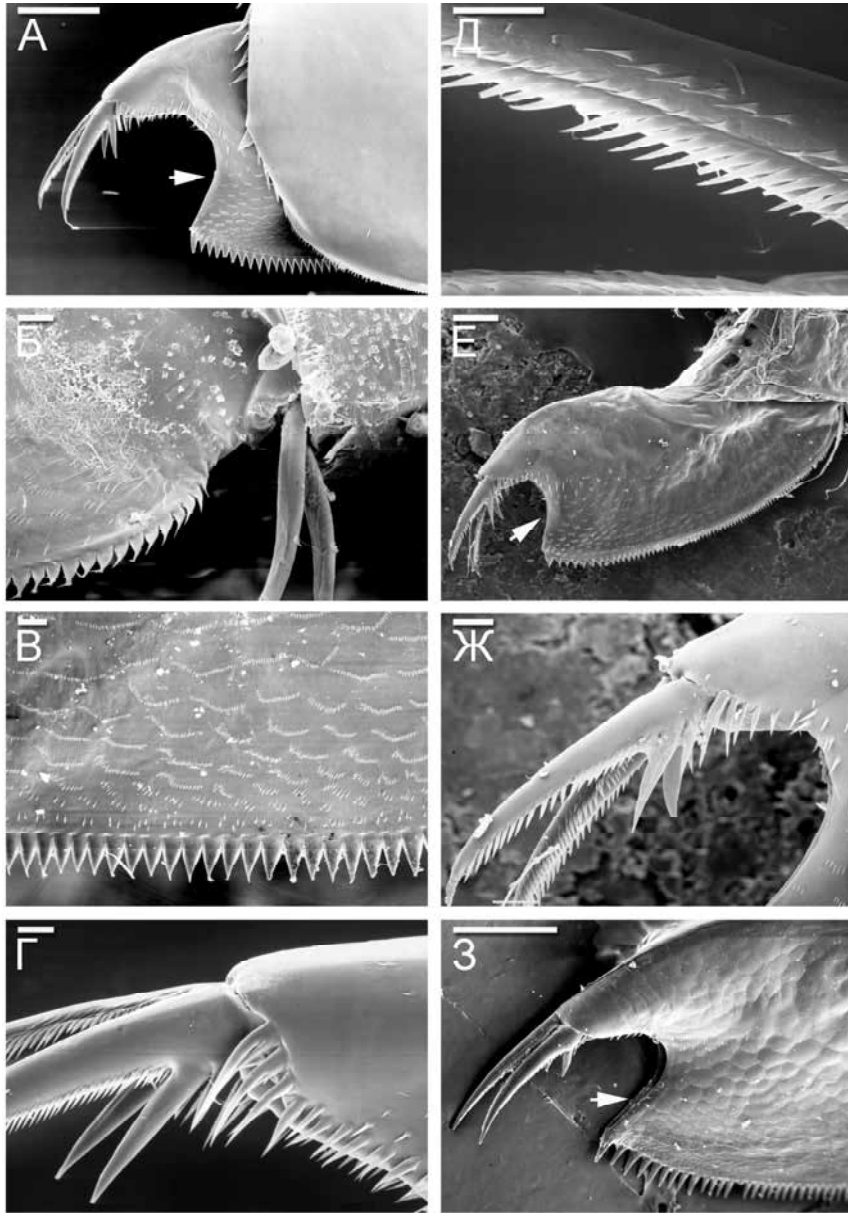


Рисунок 135. Постабдомен партеногенетической самки *Eurycercus* (Eurycercidae) (положение ануса помечено стрелкой):
А-Д — *E. longirostris*, дистальная часть; проксимальная часть, средняя часть; основание постабдоминальных коготков; их вооружение, вид с брюшной стороны; Е-Ж — *E. norandinus*, постабдомен и постабдоминальные коготки, вид сбоку; З — *E.* cf. *lamellatus*, дистальная часть. Масштаб: А, Е, З — 0.1 мм; Б-Д, Ж — 0.01 мм.

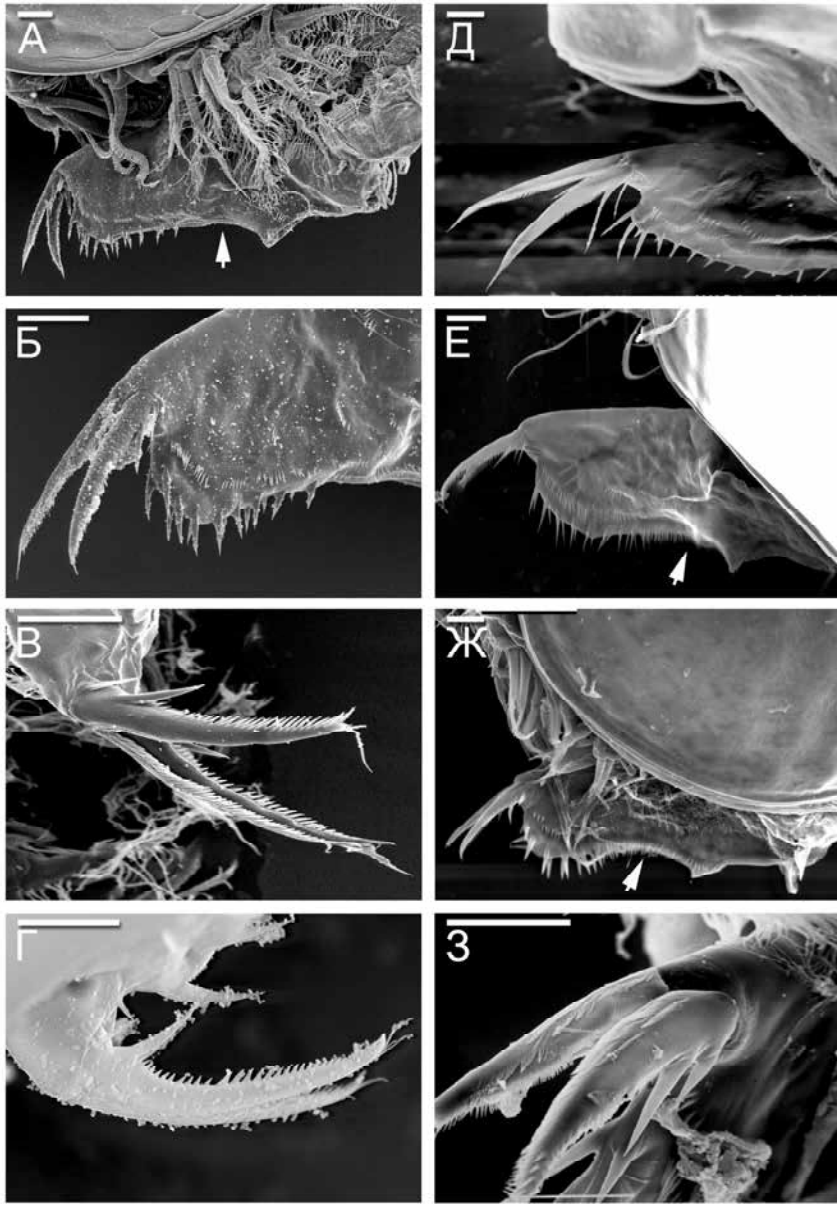


Рисунок 136. Постабдомен партеногенетической самки Chydorinae (Chydoridae) (положение ануса помечено стрелкой): А-В — *Chydorus* sp., Юкатан, постабдомен и его дистальная часть, вид сбоку; постабдоминальные коготки, вид с брюшной стороны; Г — *C. obscurirostris tasekberae*, постабдоминальные коготки, вид сбоку; Д — *Chydorus dentifer*, дистальная часть постабдомена; Е — *Chydorus parvus*, дистальная часть; Ж-З — *Paralona pigra*, постабдомен, вид сбоку, постабдоминальные коготки, вид с брюшной стороны. Масштаб: 0.01 мм.

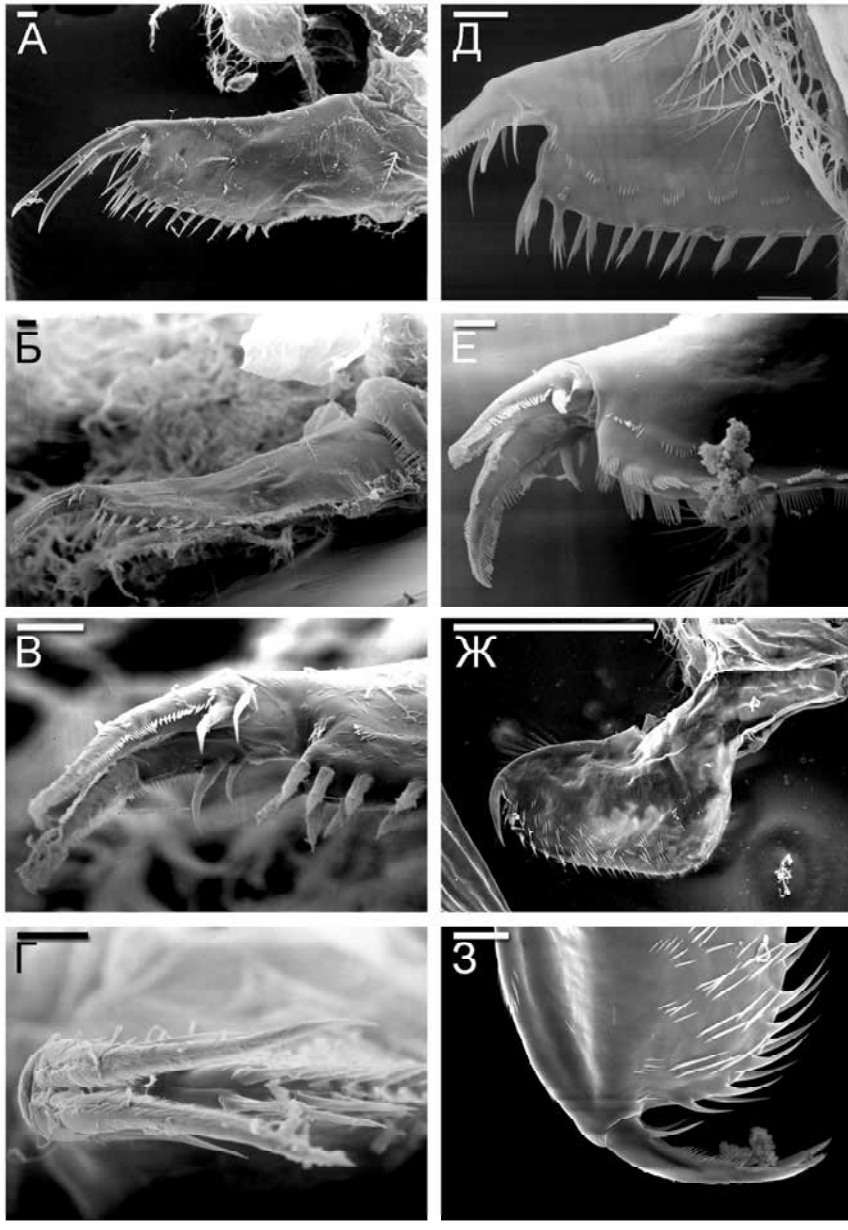


Рисунок 137. Постабдомен Chydorinae (Chydoridae):
А-Г — *Pleuroxus uncinatus*, постабдомен сбоку, со спинной стороны, постабдоминальные коготки со спинной стороны и с дистального конца; Д — *Pleuroxus trigonellus*, дистальная часть постабдомена; Е — *Pleuroxus caca*, дистальная часть постабдомена; Ж-З — *Dunhevedia serrata*, постабдомен и его дистальная часть, вид сбоку. Масштаб: Е-Ж — 0.1 мм; А-Д, З — 0.01 мм.

Chydoridae (Рис. 122-М; Рис. 143-З), большинства Ilyocryptidae, малой части Macrothricidae (например, *Pseudomoina*, Рис. 130-Г) анус занимает медиальное или даже проксимальное положение (*Dunhevedia*). Отметим, что в пределах одного рода *Ilyocryptus* есть виды как с субдистальным, так и медиальным анусом.

Задняя часть туловища подогнута вниз-вперед, так что ее морфологически верхняя сторона оказывается функционально нижней (Смирнов, 1971а). На постабдомене различают брюшной (Рис. 116-З: vmp), дистальный (pdm) и спинной края. В свою очередь, спинной край подразделяется на преанальный (от основания постабдоминальных щетинок до ануса, prm), анальный (то есть край анального отверстия, anm) и постанальный (pom). Пропорции между последними тремя различаются не только в разных семействах, но часто даже у близких видов. Иногда преанальный край встречается с анальным в виде преанального угла (Рис. 116-З, И: pra), анальный с постанальным — в виде постанального угла (paa), а постанальный с дистальным — в виде дистального (dda) угла постабдомена.

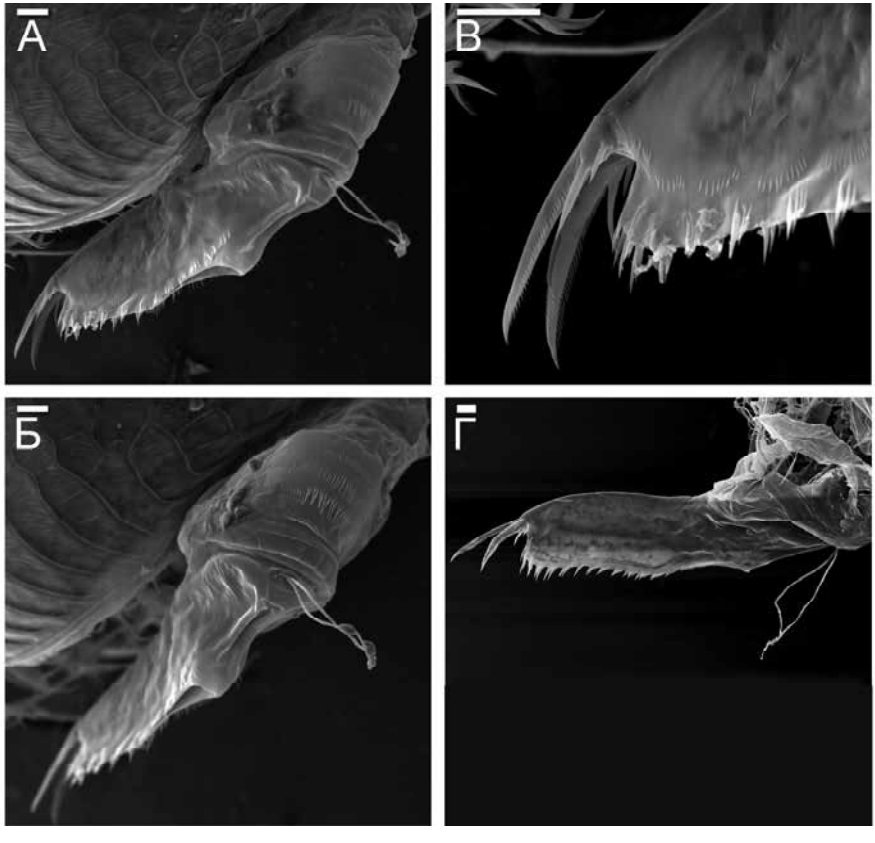


Рисунок 138. Постабдомен Chydorinae (Chydoridae):
А-В — *Alonella excisa*; Г — *Disparalona hamata*. Масштаб: 0.01 мм.

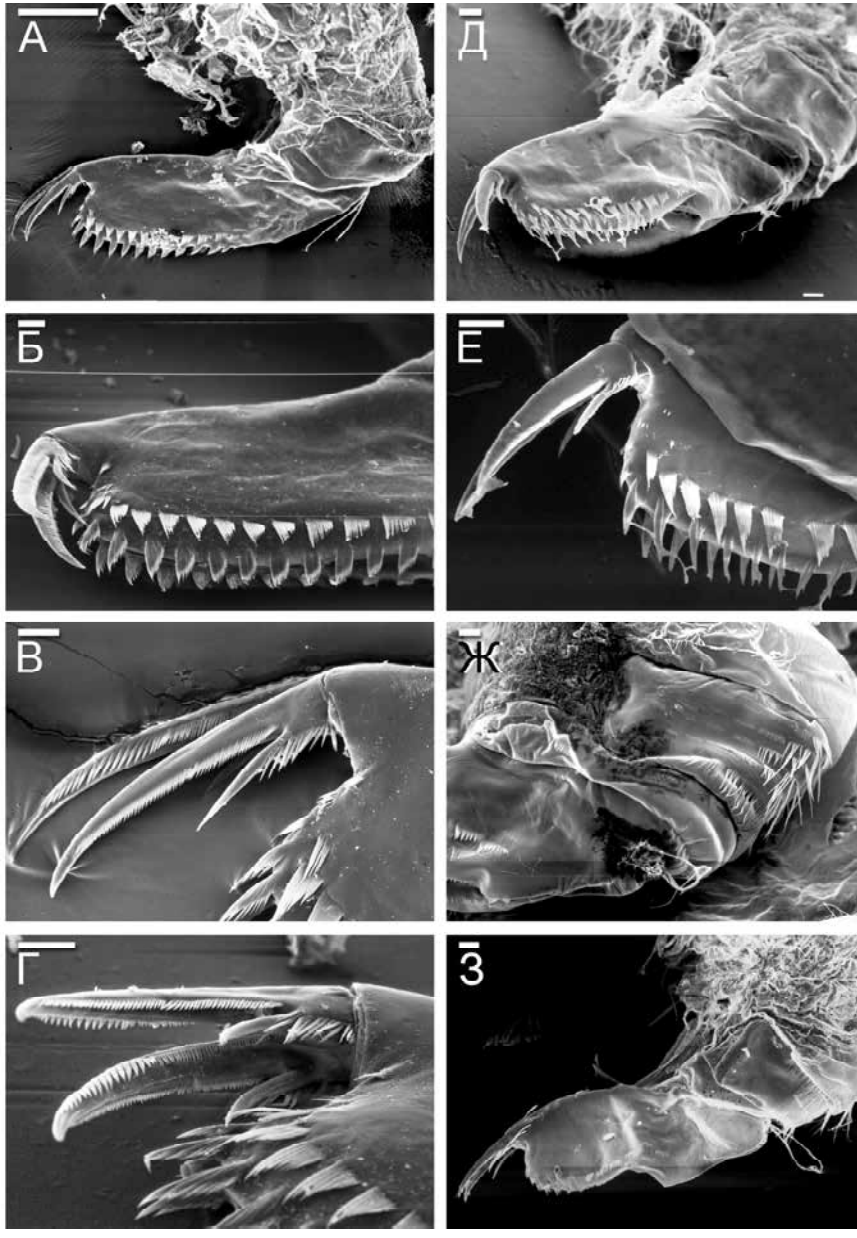


Рисунок 139. Постабдомен Aloninae (Chydoridae):
А-Г — *Alona kendallensis*, постабдомен, вид сбоку, дорсо-латерально, постабдоминальные коготки сбоку и со спинной стороны; Д-Ж — *A. setosocaudata*, постабдомен, дисто-латерально, дистальная часть и абдомен; З — *Phreatalona labrosa*, вид сбоку. Масштаб: А — 0.1 мм; Б-З — 0.01 мм.

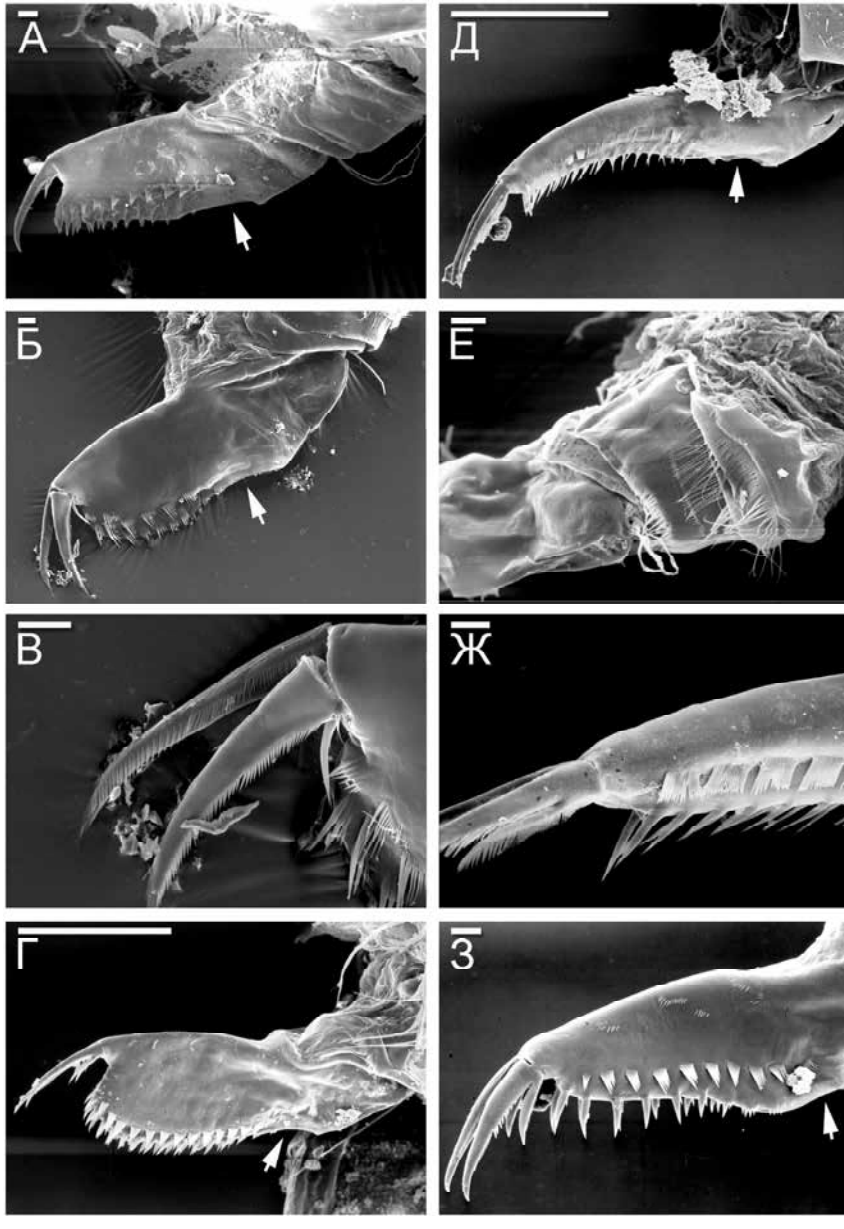


Рисунок 140. Постабдомен партеногенетической самки Aloninae (Chydoridae) (положение ануса помечено стрелкой): А — *Alona costata*, постабдомен, вид сбоку; Б-В — *A. sp.*, вид сбоку и постабдоминальные коготки сбоку; Г — *A. quadrangularis*, постабдомен, вид сбоку; Д-Ж — *Kozhowia gajewskajae*, постабдомен, вид сбоку; абдомен; дистальная часть постабдомена; З — *Parakozhowia baikalensis*, постанальная часть постабдомена. Масштаб: Г-Д — 0.1 мм; А-В, Е-З — 0.01 мм.

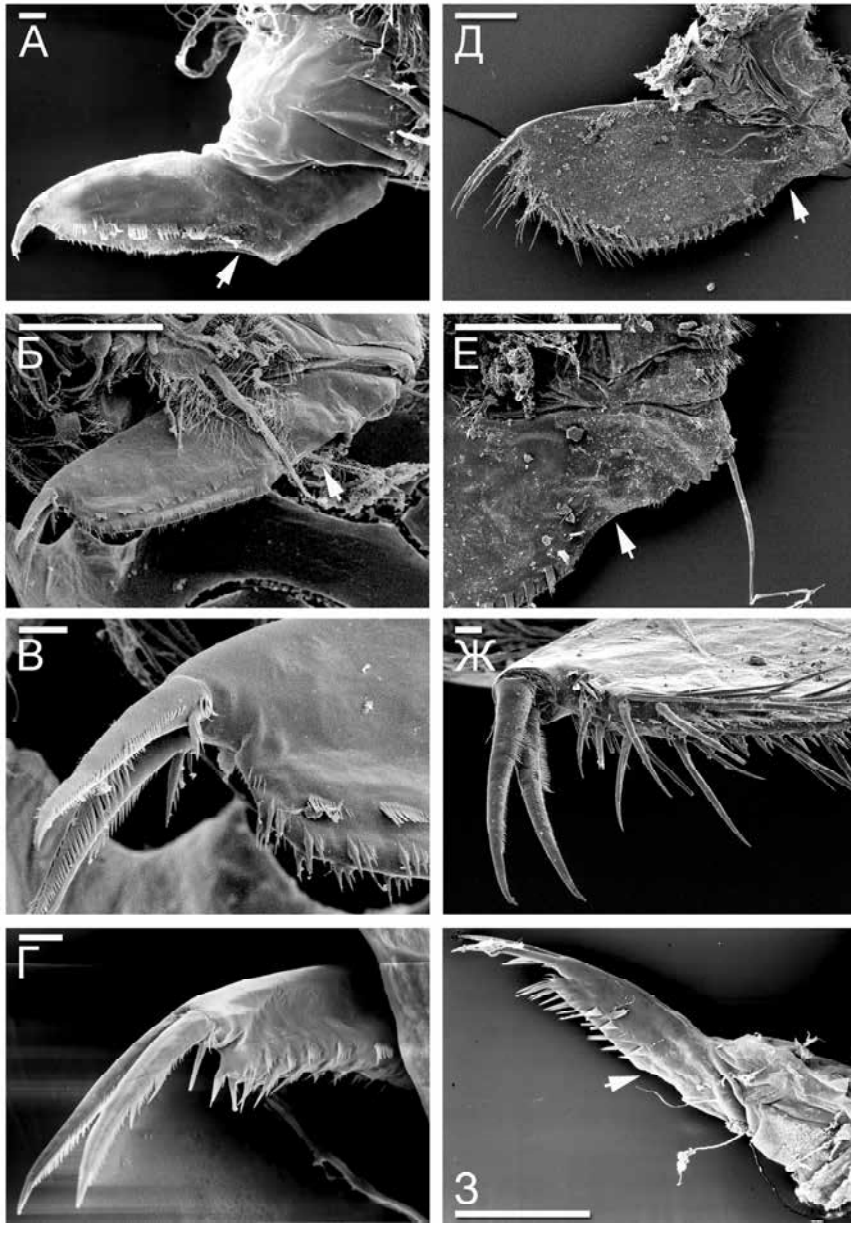


Рисунок 141. Постабдомен партеногенетической самки Aloninae (Chydoridae): А — *Graptoleberis testudinaria*, вид сбоку; Б-В — *Leberis davidi*, постабдомен и его дистальная часть, вид сбоку; Г — *Kurzia polyspina*, дистальная часть; Д-Ж — *Leydigia ciliata*, вид сбоку; преанальная часть сбоку; постанальная часть, вид со спинной стороны; З — *Oxyurella singalensis*, вид сбоку. Масштаб: Б, Д-Е, З — 0.1 мм; А, В-Г, Ж — 0.01 мм.

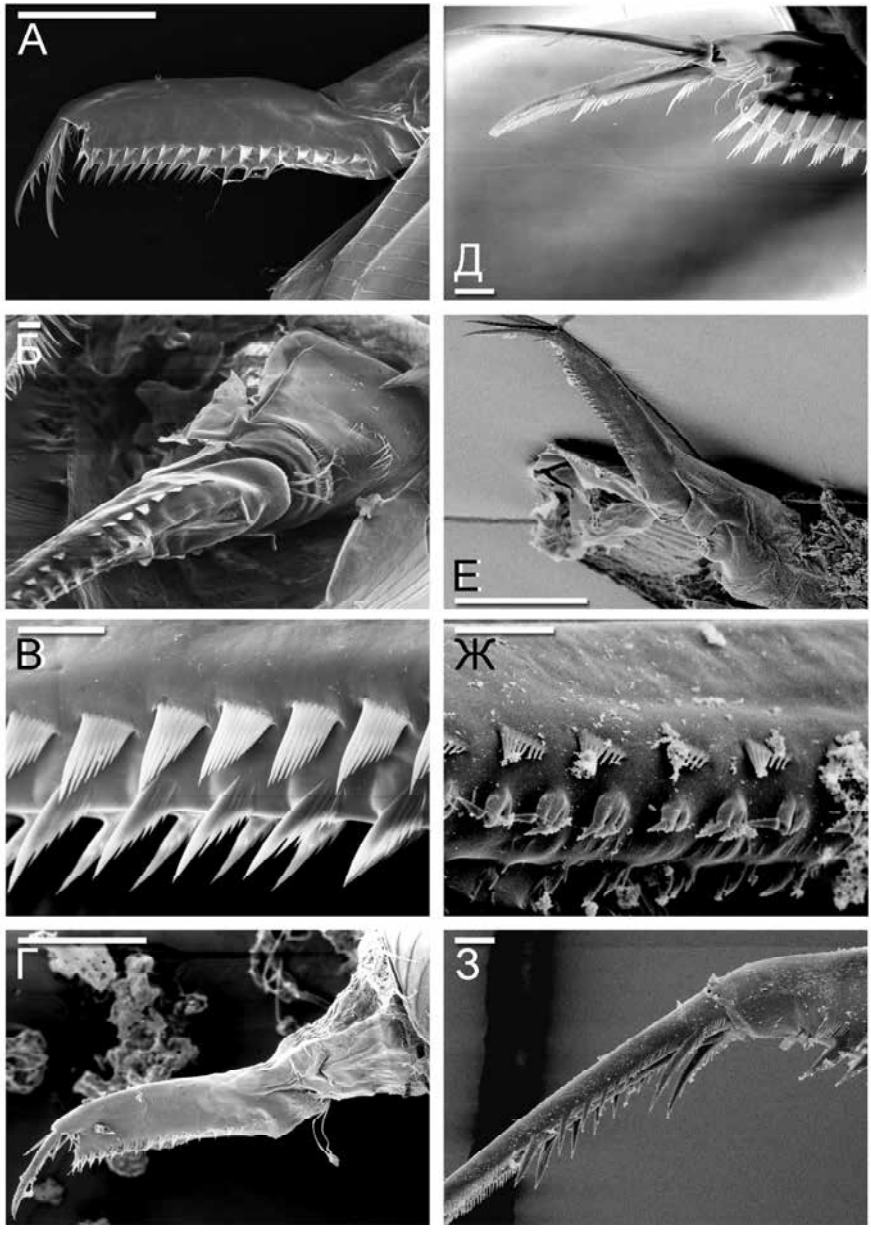


Рисунок 142. Постабдомен Aloninae (Chydoridae):
А-В — *Alonopsis elongatus*; Г-Д — *A. harpae*; Е-З — *Camptocercus dadayi*. Масштаб: А, В-Г, Е — 0.1 мм; Б, Ж-З — 0.01 мм.

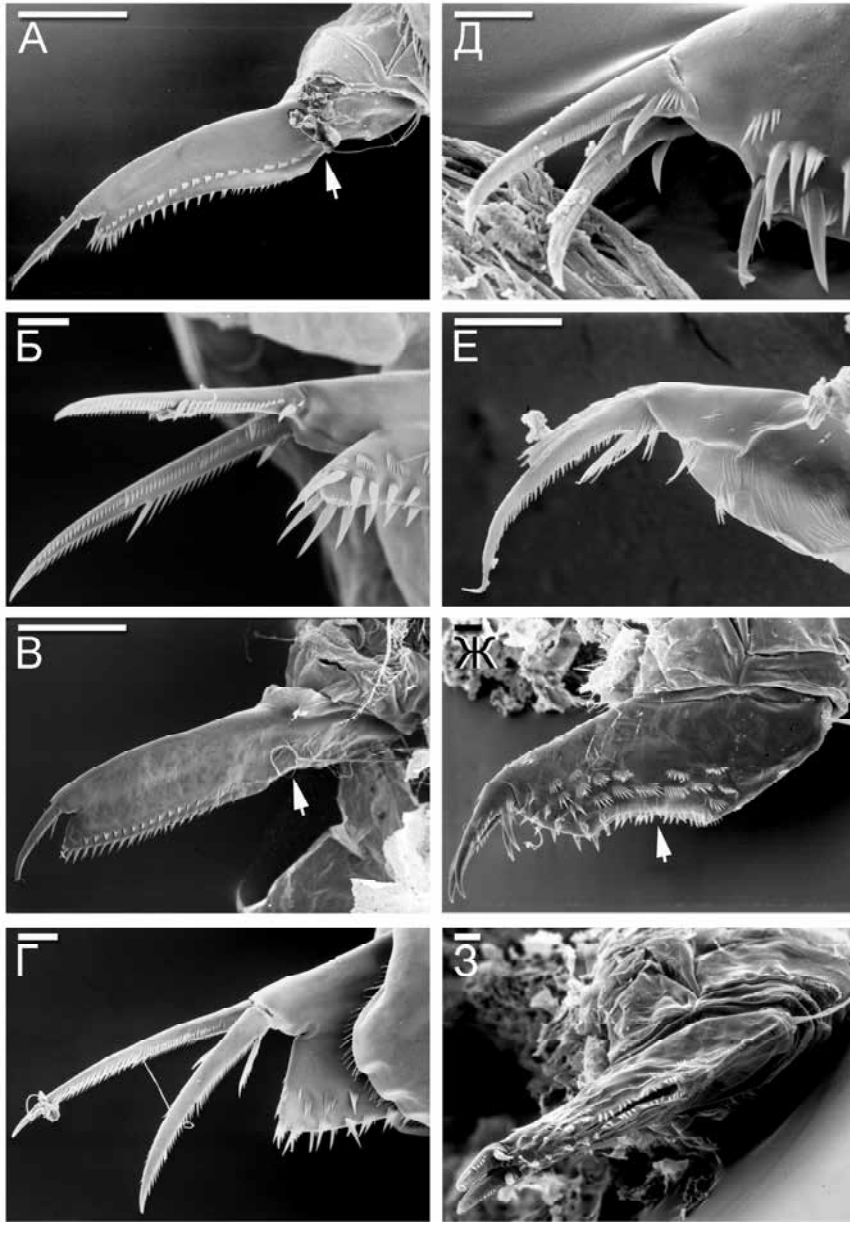


Рисунок 143. Постабдомен партеногенетической самки Aloninae (Chydoridae) (положение ануса помечено стрелкой):
А-Б — *Euryalona orientalis*, общий вид и дистальная часть; В-Г — *Tretocephala ambigua*, общий вид и дистальная часть; Д — *Rhynchotalona falcata*, дистальная часть; Е — *Indialona ganapati*, дистальная часть; Ж-З — *Monospilus dispar*, постабдомен, вид сбоку и со спинной стороны. Масштаб: А, В — 0.1 мм; Б, Г-З — 0.01 мм.

У основания преанального края у Anomopoda имеется слабое возвышение, своеобразный низкий пьедестал для постабдоминальных щетинок (Рис. 116, Рис. 122: pse). Преанальный край может быть прямым, выпуклым или вогнутым, при этом вооруженным различным способом у разных семейств. Он может нести мощные преанальные зубцы, как у *Ilyocryptus* (Рис. 127), *Eurycercus* (Рис. 135), *Streblocerus serricaudatus*, но чаще на преанальной части постабдомена имеются ряды сетул, расположенные перпендикулярно продольной оси постабдомена или под углом к ней (Рис. 123-Г; Рис. 126-Б; Рис. 131-Б; Рис. 134-Б).

Преанальный и анальный край разнообразно вооружены у разных Anomopoda. Однако на них почти всегда можно выделить наиболее медиальный (почти маргинальный при взгляде сбоку) ряд зубцов (Рис. 122: pad). У ряда Anomopoda, особенно у *Bosmina* и *Eurycercus* с анальным краем, расположенным перпендикулярно спинному краю и практически редуцированным постанальным краем, краевые элементы не отличаются по виду и размеру от более латерально расположенных сетул, но я считаю, что это вторичное состояние.

У Chydoridae морфология постанальных краевых зубцов — это важнейший систематический признак. Они могут быть большими или маленькими (как в паре видов *Pleuroxus aduncus* — *P. trigonellus*), одиночными или двойными-тройными (как в парах *Pleuroxus paraplesius* — *P. wittsteini* и *P. pamirensis* — *P. annandalei* (Frey, 1993a; Smirnov, 2006; Kotov, Sheveleva, 2008)).

Иногда чуть выше, более латерально по отношению к анальным и постанальным зубцам, располагается еще один ряд специализированных элементов, так называемых латеральных шипов или щетинок (хотя они не имеют отношения к истинным щетинкам) (Рис. 122: lfs). Как в случае выраженности, так и в случае невыраженности второго ряда, на боках постабдомена обычно имеются ряды сетул, аналогичные таковым на преанальной части постабдомена.

На дистальном конце постабдомена имеется более или выраженный пьедестал для постабдоминальных коготков (Рис. 122: bpc).

Постабдоминальный коготок. Постабдоминальный коготок отличается у разных Anomopoda по его относительной длине, толщине и вооружению (Рис. 144). Единственным представителем отряда без постабдоминальных коготков (у самки) является *Neothrix*. У многих Anomopoda коготки длинные, тонкие, равномерно и слегка загнутые, с вооружением из тонких сетул или шипиков, у других представителей отряда — напротив, толстые и короткие (Рис. 131-В-Г, З; Рис. 141-А).

На постабдоминальном коготке у некоторых Anomopoda располагается 1-2 базальных шипа Рис. 122: bas). У большей части видов вогнутый край вооружен по внешней стороне только сетулами, которые образуют последовательные серии. У ряда видов Daphniidae и Moinidae, таких как виды группы *Daphnia pulex* (Рис. 123-В, Д-З), *Ceriodaphnia reticulata*, *Simocephalus exspinosus*, *Moina brachiata, M. chankensis* (Рис. 126-В-Г) сетулы проксимальной серии преобразованы в достаточно мощные зубцы. Напротив, у *Simocephalus serrulatus* зубчики во второй серии крупнее, чем в первой. Отметим, что на внутренней стороне также имеется особое вооружение, но оно плохо изучено.

Очень важным для дальнейшего обсуждения является тот факт, что перед линькой коготок закладывается во ввернутом состоянии, что свидетельствует о его гомологии щетинке.

Постабдоминальная щетинка. Пара постабдоминальных щетинок (часто необоснованно называемая "плавательными щетинками", "*setae natatoriae*") имеется у всех Anomopoda, они всегда тонкие, но отличаются по длине и вооружению. Щетинка состоит их двух члеников, причем у Ilyocryptidae дистальный членик длиннее проксимального, а у Daphniidae — наоборот. В пределах рода *Macrothrix* (Macrothricidae) относительный размер дистального членика важен для различения близких видов (Smirnov, 1992b). Дистальный, а иногда и проксимальный, членики вооружены нежными сетулами, которые могут быть как длинными, так и короткими (Рис. 145).

У ряда Macrothricidae (*Neothrix*, *Lathonura*, *Drepanothrix*) постабдоминальные щетинки расположены на верхушке непарного выроста (Рис. 122-З; Рис. 131-Д-Ж). В пределах рода *Macrothrix* имеются виды с разной степенью развития этого выроста, от полного его отсутствия до хорошо развитой "пятки" ("heel" по: Silva-Briano, 1998; Dumont et al., 2002).

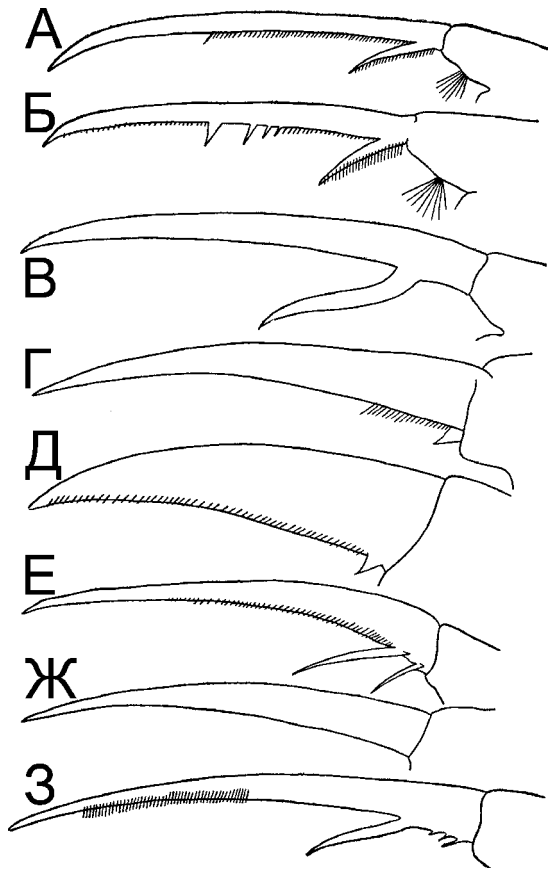


Рисунок 144. Постабдоминальные коготки Chydoridae:
А — *Acroperus harpae*; Б — *Alonopsis elongatus*; В — *Oxyurella tenuicaudis*; Г — *Leydigiopsis brevirostris*; Д — *Graptoleberis testudinaria*; Е — *Pleuroxus trigonellus*; Ж — *Leydigia acanthocercoides*; З — *Oxyurella singalensis*. Не в масштабе. (По: Смирнов, 1971а).

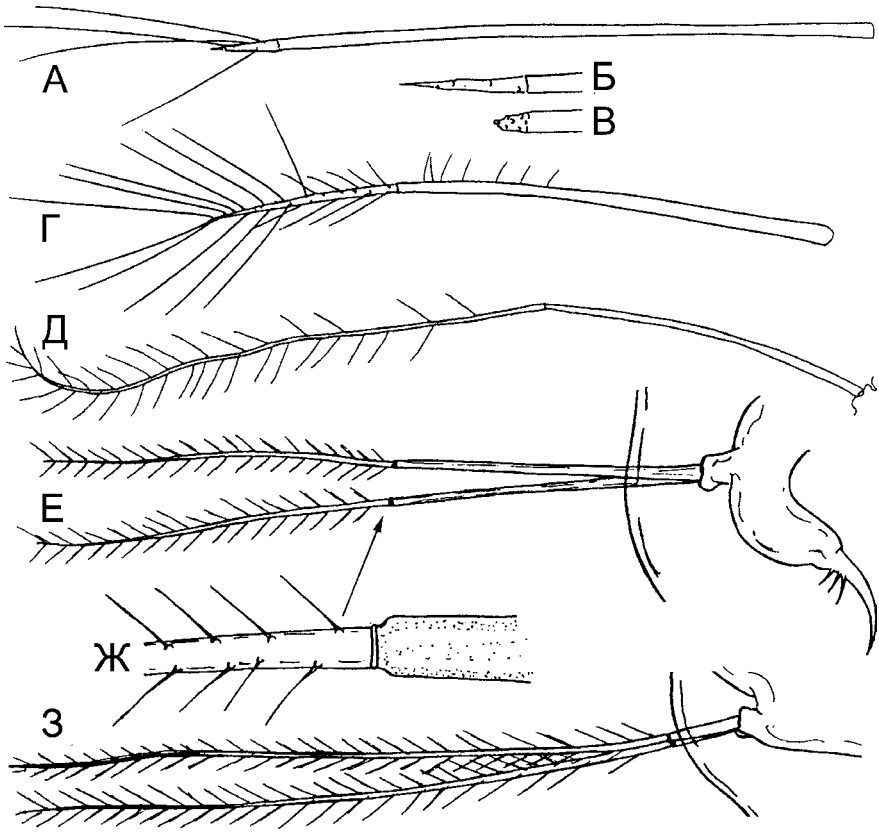


Рисунок 145. Постабдоминальные щетинки Anomopoda (A-E) and Ctenopoda (F-H): А-Б — *Macrothrix rosea*; В — *M. triserialis*; Г — *M. groenlandica*; Д — *Ilyocryptus thailandensis*; Е-Ж — *Diaphanosoma unguiculatum*; З — *Penilia avirostris*. Не в масштабе (А-Г по: Smirnov, 1992a; Д по: Kotov, Sanoamuang, 2004b; Е-З по: Коровчинский, 2004).

3.9. Головные конечности

3.9.1. Антенна I

Общее строение. Антенны I Chydoridae и Macrothricidae (Рис. 146-155) подробно описаны Фрайером (Fryer, 1963, 1968, 1974) и Смирновым (1971a, 1976; Smirnov, 1992b, 1996a), сведения по антеннам I Bosminidae обобщены Лидером (Lieder, 1996). *Ilyocryptus* — единственный представитель Anomopoda с двухчлениковой антенной I (Рис. 146-Е-Ж; Рис. 150), у всех прочих она одночлениковая (Рис. 146-А-Д, З-Н; Рис. 147-149; Рис. 151-155).

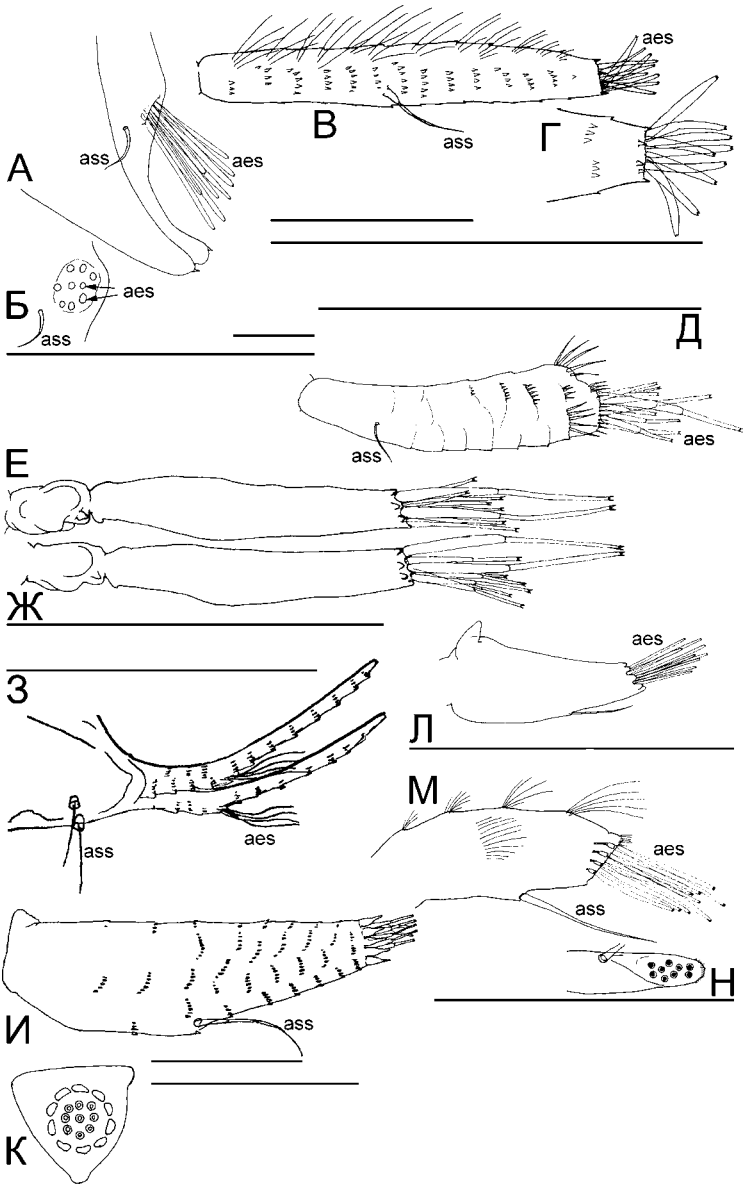


Рисунок 146. Антенна I партеногенетической самки Anomopoda:
А-Б — *Daphnia curvirostris* (Daphniidae), вид сбоку; с дистальной стороны; В-Г — *Moina dumonti* (Moinidae), антенна I сбоку; ее дистальная часть; Д — *Macrothrix spinosa* (Macrothricidae), сбоку; Е-Ж — *Ilyocryptus brevidentatus* (Ilyocryptidae), спереди; сбоку; З — *Bosmina longirostris* (Bosminidae), две антенны I, сросшиеся с рострумом, вид сбоку; И-К — *Eurycercus lamellatus* (Eurycercidae), вид сбоку и с дистальной стороны; Л — *Pleuroxus wittsteini* (Chydoridae: Chydorinae), сбоку; М-Н — *Spinalona anophtalma* (Chydoridae: Aloninae), сбоку и с дистальной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

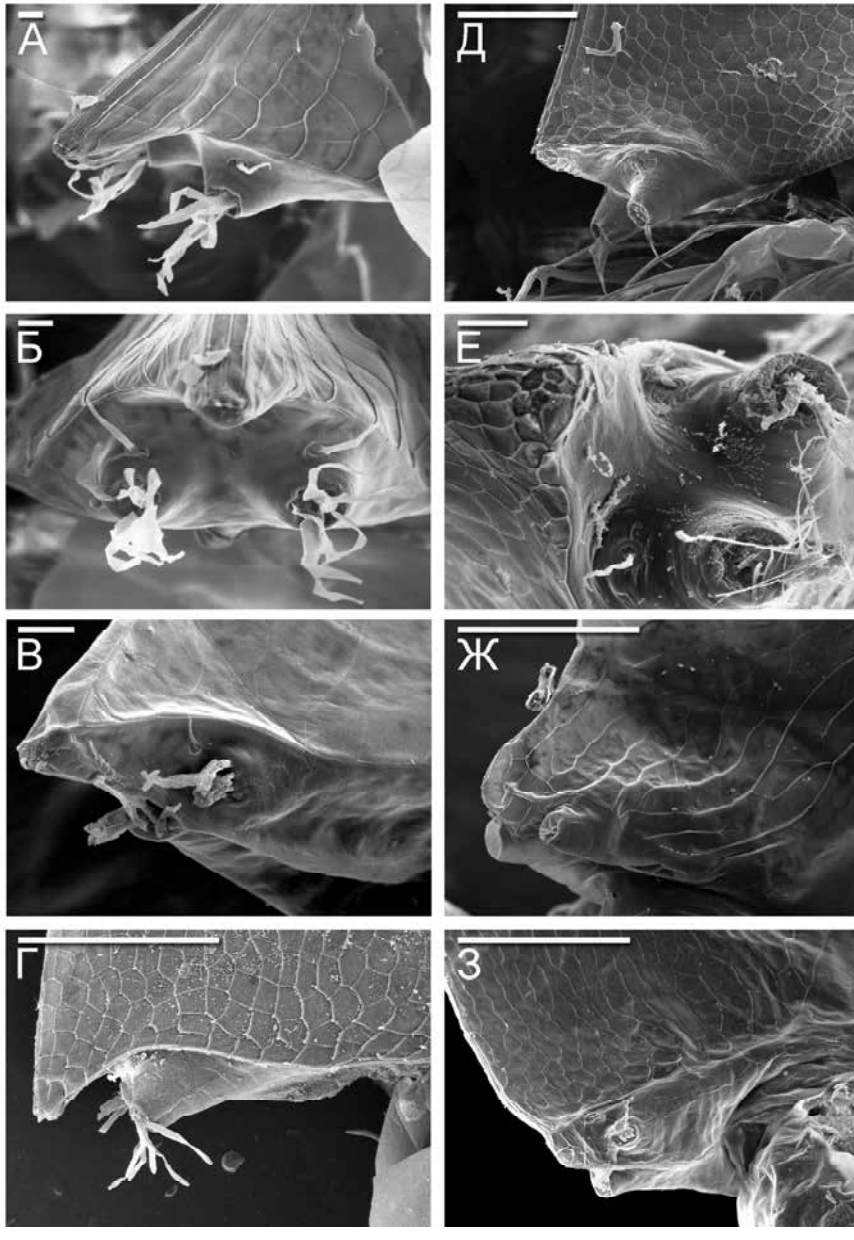


Рисунок 147. Антенна I партеногенетической самки *Daphnia* (Daphniidae): А-Б — *Daphnia pulex*; В — *D. laevis*; Г — *D. exilis*; Д-Е — *D. magna*; Ж — *D. pusilla*; З — *D. ephemeralis*. Масштаб: Г-Д, Ж-З — 0.1 мм; А-В, Е — 0.01 мм.

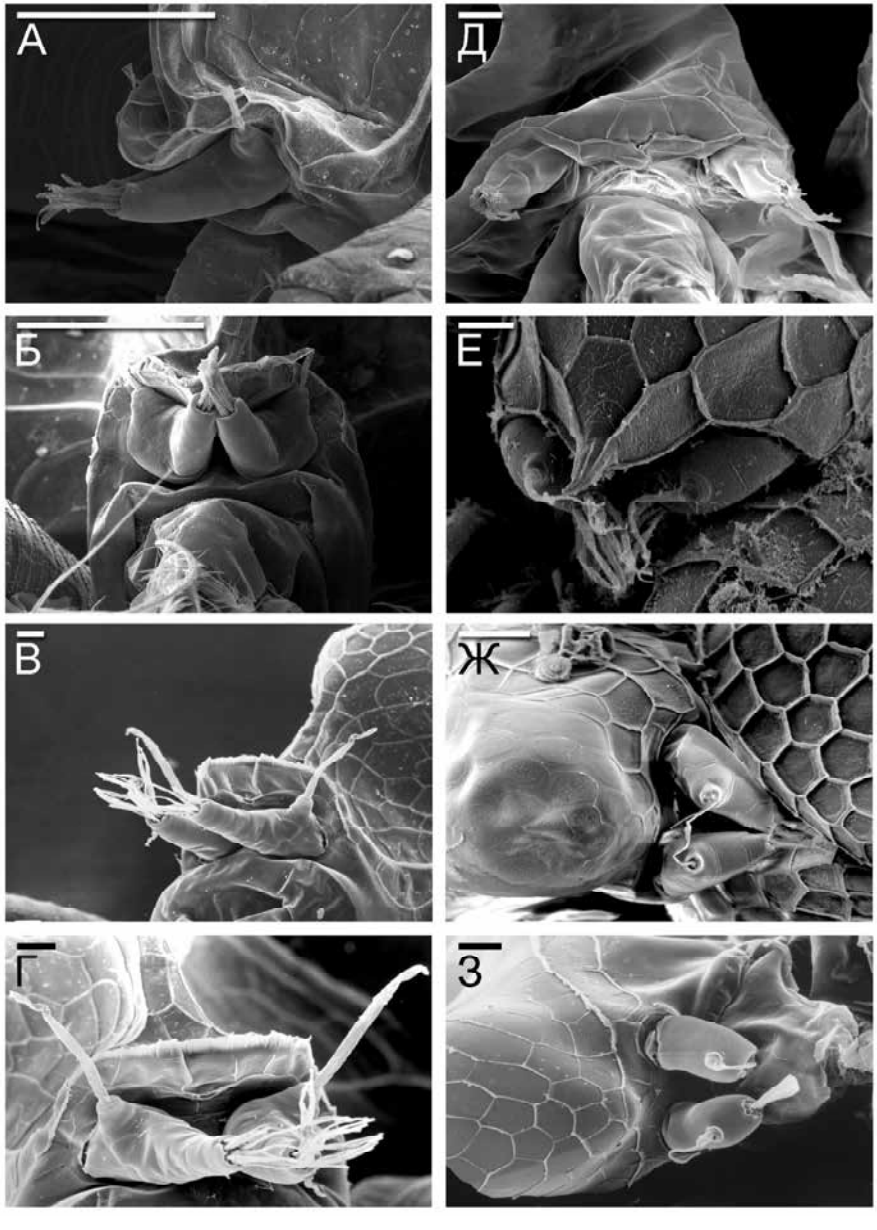


Рисунок 148. Антенна I партеногенетической самки Daphniidae:
А-Б — *Simocephalus exspinosus*; В-Г — *Simocephalus vetulus*; Д — *Scapholeberis microcephala*; Е — *Ceriodaphnia cornuta*; Ж — *Ceriodaphnia* cf. *laticaudata*; З — *Ceriodaphnia* sp. Масштаб: А-Б — 0.1 мм; В-З — 0.01 мм.

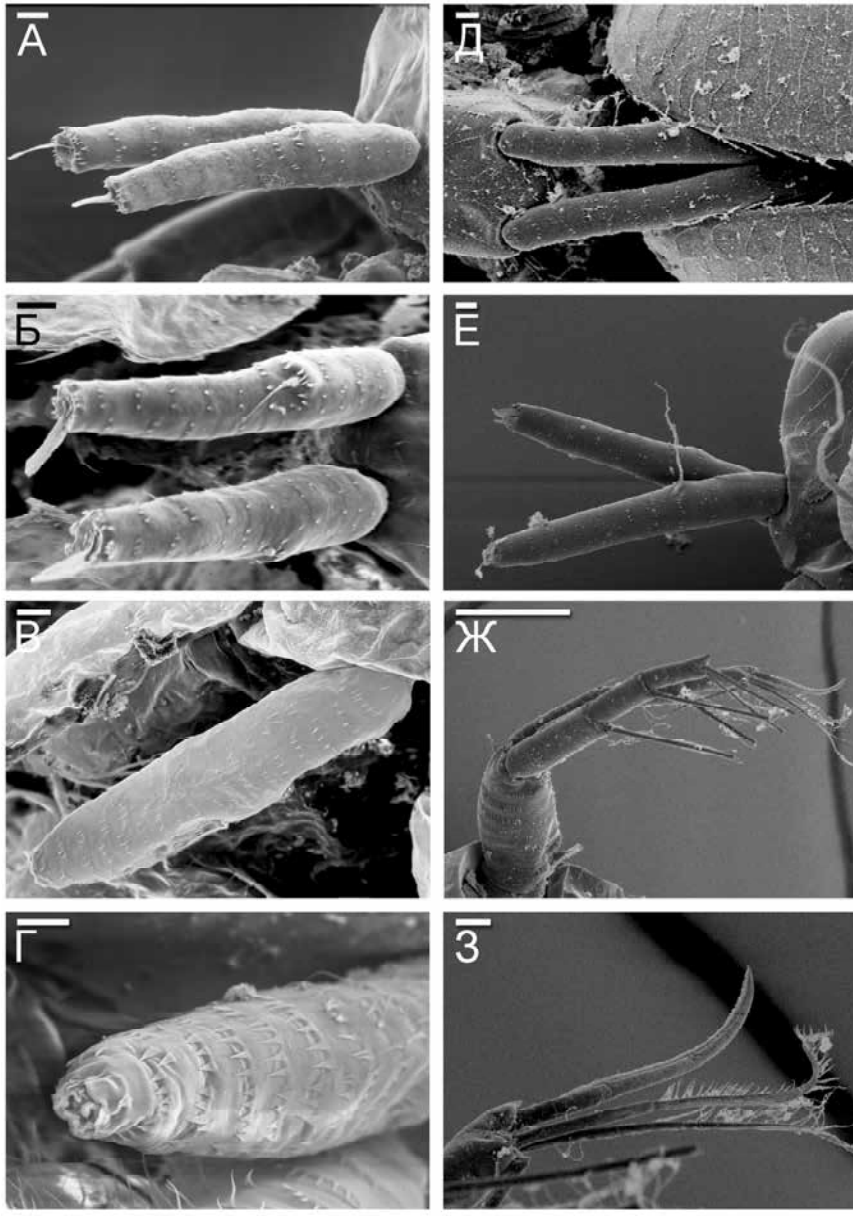


Рисунок 149. Антенны I и II партеногенетической самки Moinidae:
А-Б — *Moina chankensis*, антенна I, вид сбоку и спереди; В-Г — *Moina macrocopa*, антенна I и ее дистальная часть; Д — *Moina dumonti*, антенны I; Е-З — *Moinodaphnia macleayi*, антенны I, антенна II, вооружение дистального членика экзоподита антенны II. Масштаб: А-Е, Ж — 0.1 мм; З — 0.01 мм.

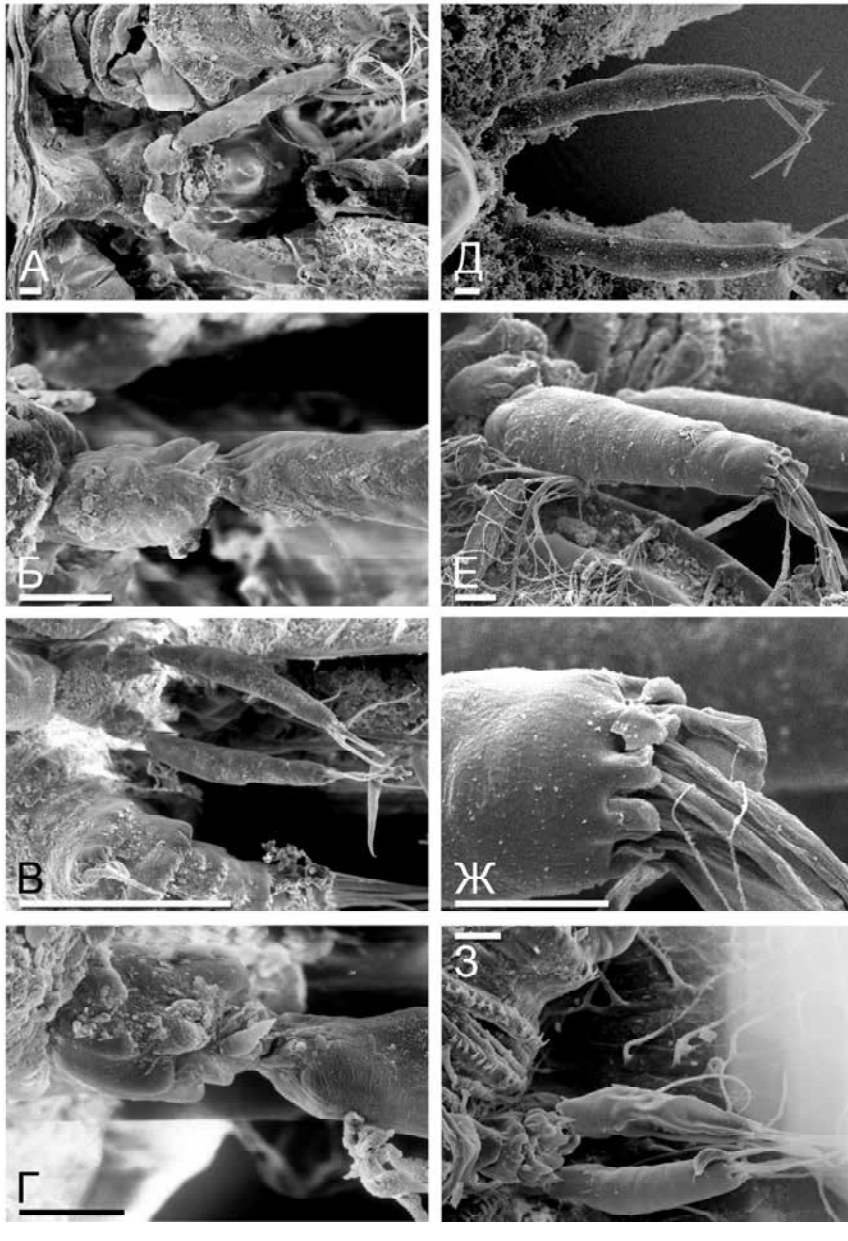


Рисунок 150. Антенна I партеногенетической самки *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae): А-Б — *I. spinifer*, вид спереди и проксимальная часть; В-Г — *I. cuneatus*, вид с брюшной стороны; проксимальная часть спереди; Д — *I. paranaensis inarmatus,* вид с брюшной стороны; Е-Ж — *I. uenoi*, вид сбоку; дистальный конец; З — *I. sarsi*, вид с брюшной стороны. Масштаб: В — 0.1 мм; А-Б, Г-З — 0.01 мм.

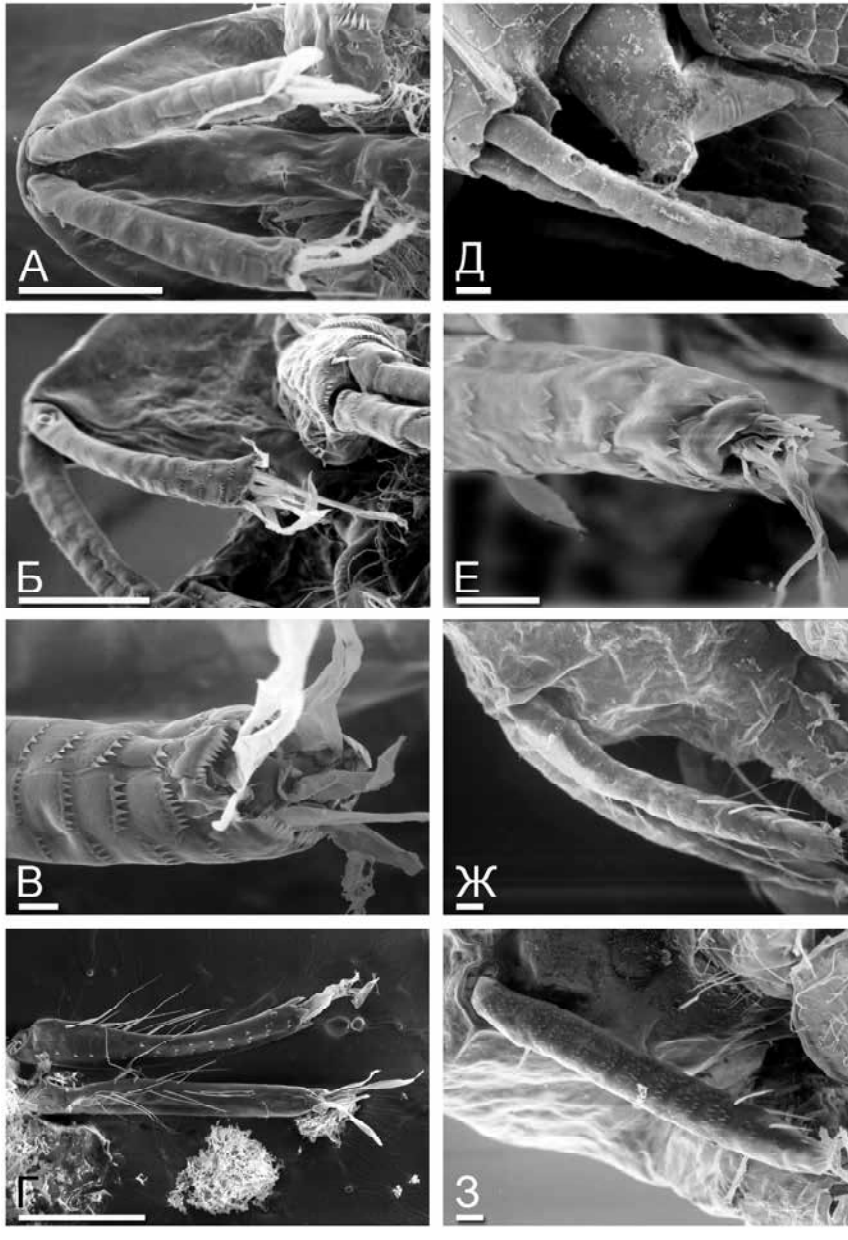


Рисунок 151. Антенна I партеногенетической самки Acantholeberidae, Ophryoxidae и Macrothricidae:
А-В — *Acantholeberis curvirostris*; Г — *Ophryoxus gracilis*; Д — *Grimaldina brazzai*; Е — *Lathonura rectirostris*; Ж-З — *Pseudomoina lemnae*. Масштаб: А-Б, Г — 0.1 мм; В, Д-Е — 0.01 мм.

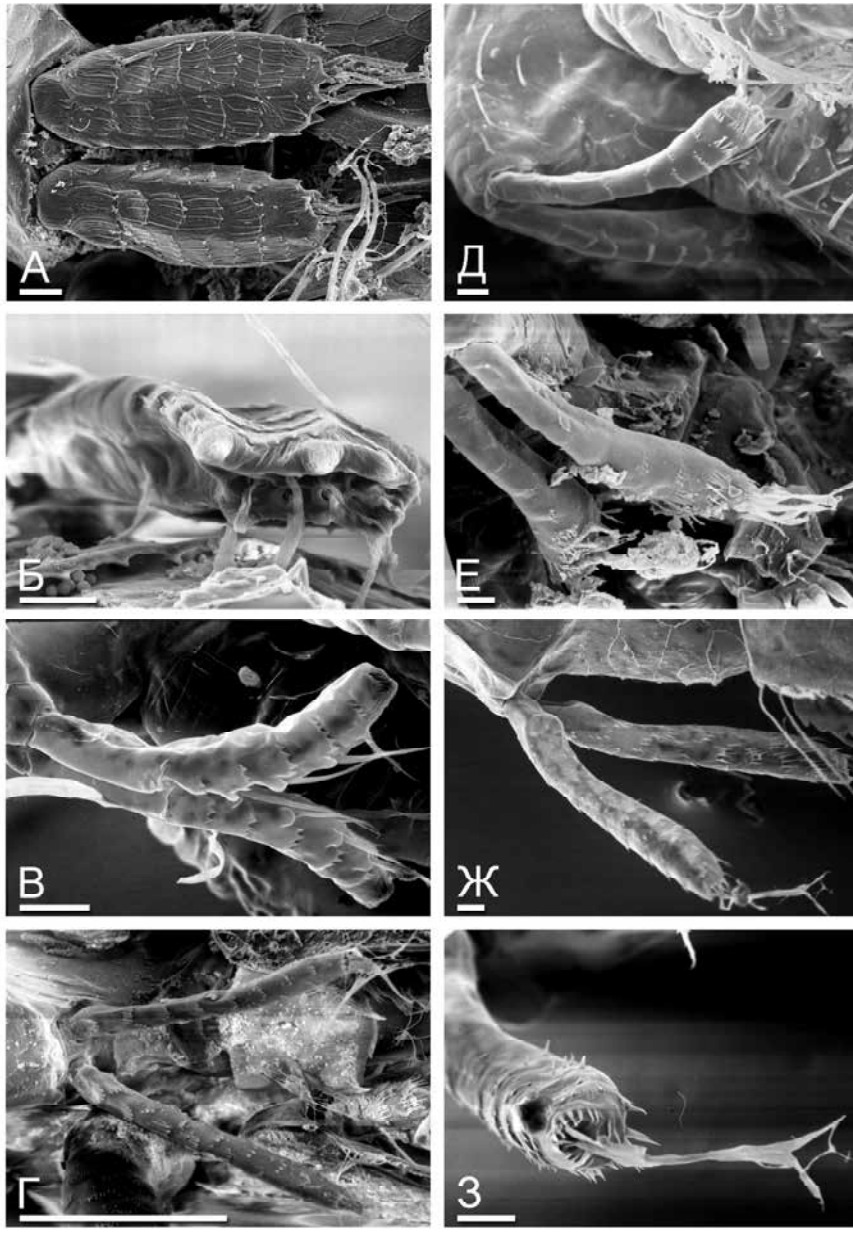


Рисунок 152. Антенна I Macrothricidae:
А-Б — *Guernella raphaelis*, вид спереди и с дистального конца; В — *Streblocerus pygmaeus*; Г — *Onchobunops tuberculatus*; Д-Е — *Macrothrix spinosa*; Ж-З — *M. rosea*. Масштаб: В — 0.1 мм; А-Б, Г-З — 0.01 мм.

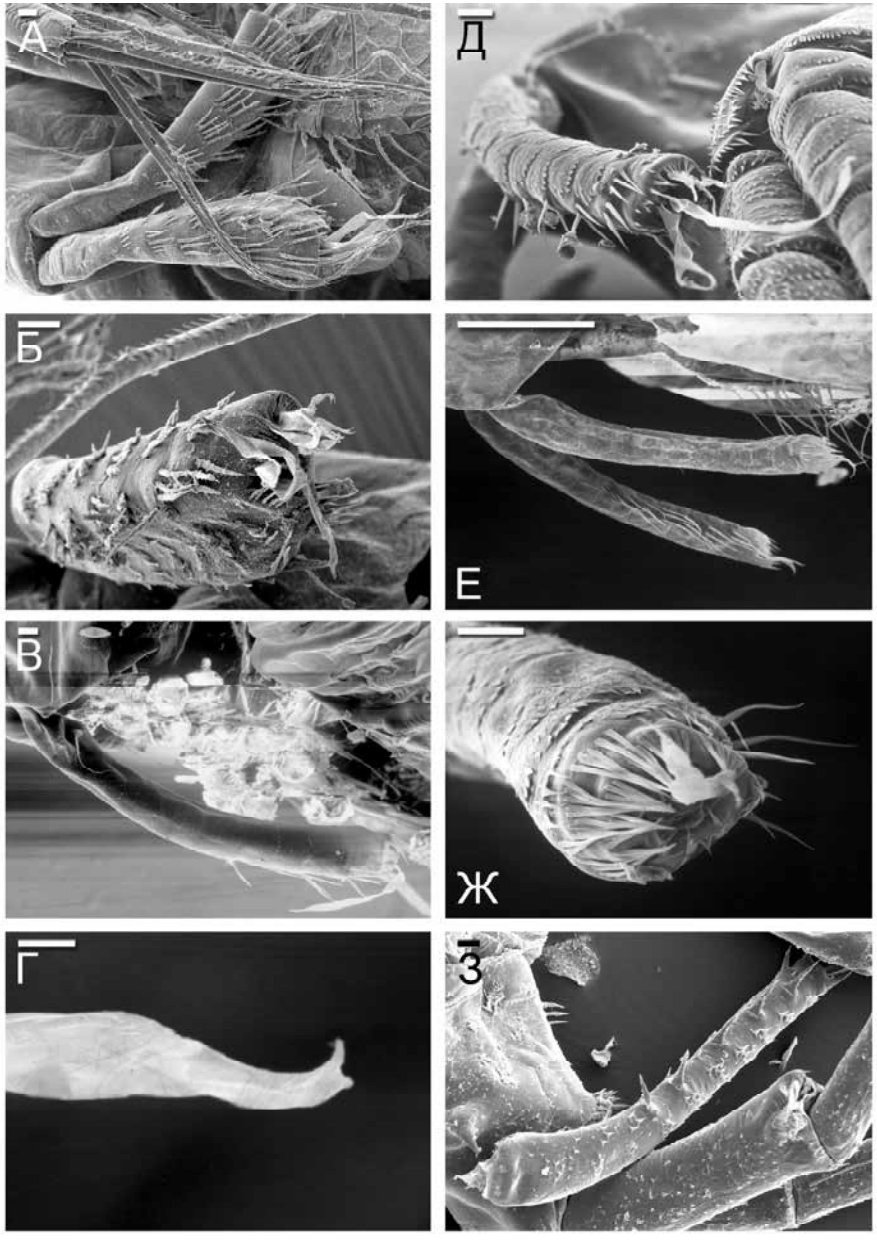


Рисунок 153. Антенна I *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-Б — *M. hirsuticornis*, вид спереди и с дистального конца; В-Г — *M. indistincta*, вид антенны I сбоку и конец эстетаска; Д — *M. pectinata*; Е-Ж — *M. hardingi*, вид сбоку и с дистального конца; З — *M. paulensis*. Масштаб: А-В, Д-З — 0.01 мм; Г — 0.001 мм.

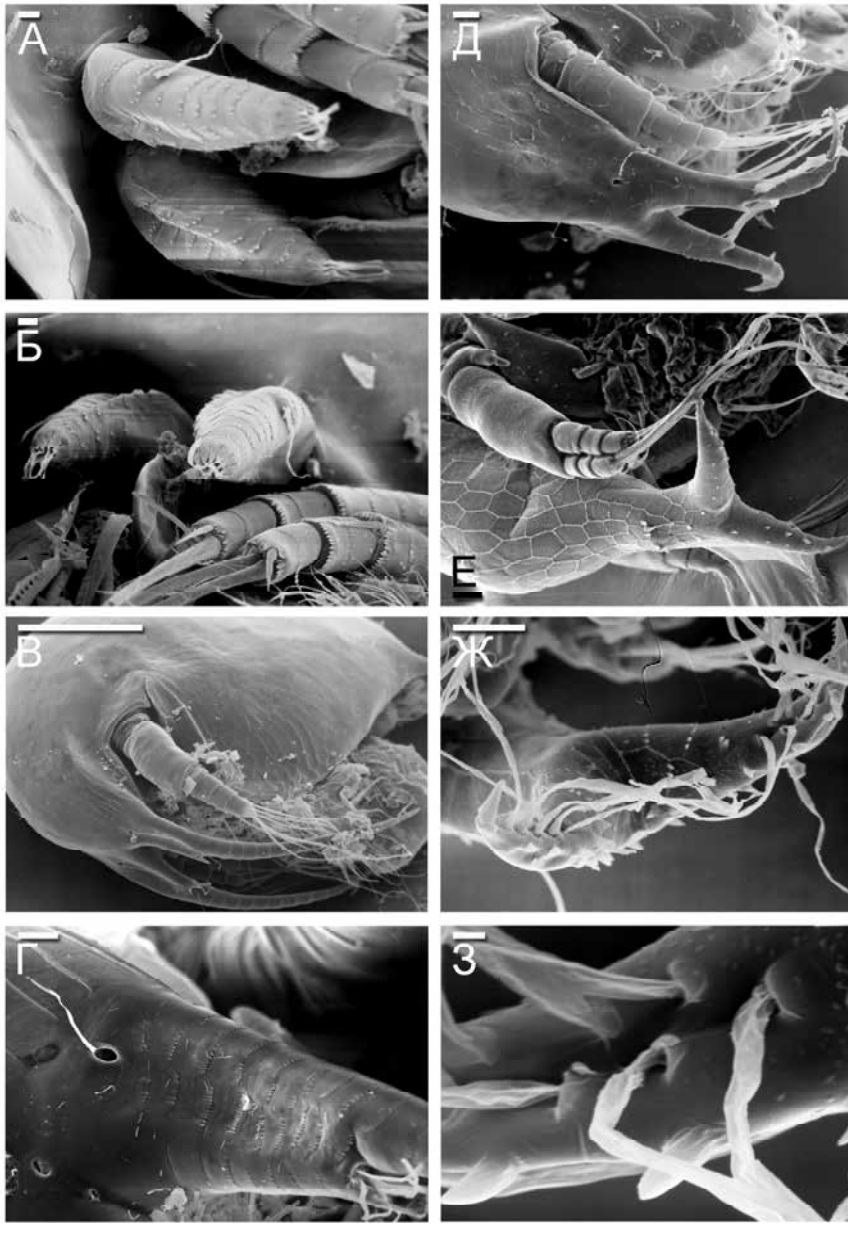


Рисунок 154. Антенна I партеногенетической самки Eurycercidae (А-Б) и Bosminidae (В-З): А-Б — *Eurycercus longirostris*, вид сбоку и с дистального конца; В-Г — *Bosmina* cf. *longispina*, самка переднелатерально; чувствительная щетинка на основании антенны I, приросшем к голове; Д — *B. longirostris*, переднелатерально; Е-З — *Bosminopsis deitersi*, вид сбоку и с дистального конца; эстатаски. Масштаб: В — 0.1 мм; А-Б, Г-Ж — 0.01 мм; З — 0.001 мм.

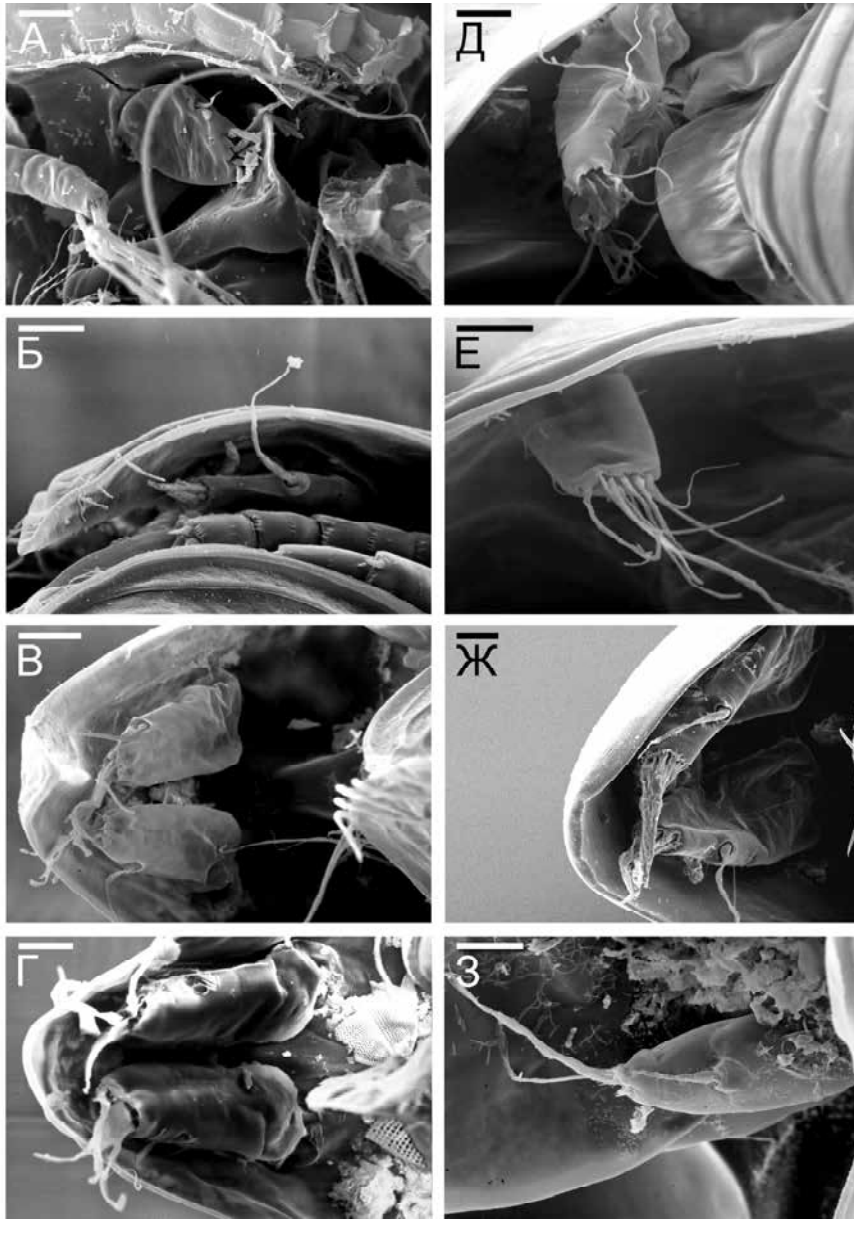


Рисунок 155. Антенна I партеногенетической самки Chydoridae:
А — *Chydorus obscurirostris tasekberae*; Б — *Pleuroxus caca*; В — *Disparalona rostrata*; Г — *Alona setosocaudata*; Д — *Acroperus harpae*; Е — *Graptoleberis testudinaria*; Ж — *Leydigia ciliata*; З — *Oxyurella singalensis*. Масштаб: 0.01 мм.

Длина антенн I — признак, используемый в диагнозах семейств Anomopoda. Антенны I длинные у Moinidae (Рис. 149), Ilyocryptidae (Рис. 150), Dumontiidae, Macrothricidae, Ophryoxidae и Acantholeberidae (Рис. 151-153). Указания на существование видов *Macrothrix* с крошечными антеннами I без терминальных эстетасков (Shen Chia-jui et al., 1966) мне кажутся сомнительными, видимо, у экземпляра, исследованного авторами, они были обломаны. Напротив, для представителей двух наиболее многочисленных и эволюционно успешных семейств, Daphniidae (Рис. 146-148) и Chydoridae (Рис. 155), характерны укороченные антенны I самки (при этом, у части Daphniidae самцы обладают относительно длинными антеннами I, см. далее). В пределах рода *Eurycercus* длина антенн I варьирует от относительно коротких (у *E. lamellatus* и большинства других видов, Рис. 154-А-Б) до длинных (у *E. glacialis*) (Смирнов, 1971а). У самок Bosminidae (Рис. 154-В-З) и части Daphniidae (Рис. 147) наблюдается срастание антенн I с головой, прошедшее независимо в двух филогенетически отдаленных группах.

У большинства Anomopoda антенны I цилиндрические, однако, у ряда видов они слегка (Chydoridae) или сильно (*Guernella*) уплощены. Также антенны I в пределах Anomopoda могут быть совершенно прямыми или дугообразно изогнутыми, а у части макротрицидоподобных животных (*Acantholeberis*, *Drepanothrix*, часть *Macrothrix*) они расширяются дистально. Для многих представителей рода *Pleuroxus* (Chydorinae) характерен проксимальный вырост антенны I (basal peg, см. Frey, 1993a; Smirnov et al., 2006).

У части Anomopoda на антеннах I имеются дистальные зубчики (у *Ilyocryptus* их наличие — важный систематический признак) или сидят вдоль выпуклого края (*Macrothrix*, *Drepanothrix*, *Streblocerus*). Иногда антенны I несут ряды очень мелких зубчиков или сетул (Рис. 116-М-О: crs), ориентированных поперек продольной оси.

Эстетаски. Эстетаски на антеннах I Anomopoda впервые описаны Лейдигом (Leydig, 1860), подробно изучены при помощи оптического (Scourfield, 1896, 1905), а впоследствии и при помощи трансмиссионного электронного (Rieder, 1987) микроскопа. Они полностью отвечают двум основным признакам чувствительной "обонятельной" щетинки у ракообразных по Холлбергу и др. (Hallberg et al., 1992): имеют "шлангообразную" (hose-shaped) форму и зону очень тонкой кутикулы с кутикулярным "воротником" (sheath) на конце (Рис. 156). Холлберг и Ханссон (Hallberg, Hansson, 1999) отнесли эстетаски к унимодальным чувствительным сенсиллам. При этом эстетаск явно гомологичен щетинке (Rieder, 1987).

У всех самок Anomopoda имеется девять эстетасков (Рис. 146: aes) (упоминания о другом их числе в старых публикациях по Anomopoda выглядят малоубедительными и не могут быть приняты без специальной проверки).

У части Anomopoda все эстетаски относительно сходного размера, у других — *Ilyocryptus* (Смирнов, 1976), некоторых Macrothricidae, *Acantholeberis* (Fryer, 1974) — длина эстетасков в пучке различается. У Daphniidae, Moinidae, Ilyocryptidae, Bosminidae, Eurycercidae, Chydoridae, Ophryoxidae, Nototrichidae и, по-видимому, Dumontiidae дистальный конец эстетаска имеет углубление конической или цилиндрической формы (см. Kotov et al., 2005a, 2006). У Macrothricidae и некоторых макротрицидоподобных Anomopoda на конце каждого эстатаска имеется два мелких крючочка (*Macrothrix*, *Wlassiscia*, *Acantholeberis*), у *Lathonura* — один крючочек (Scourfield, 1905).

Точное число крючочков в разных родах макротрицидоподобных Anomopoda нуждается в проверке. Возможно, что этот признак полезен для анализа родственных связей между макротрицидоподобными животными (он может быть синапоморфией группировки Acantholeberidae с некоторыми или всеми родами Macrothricidae).

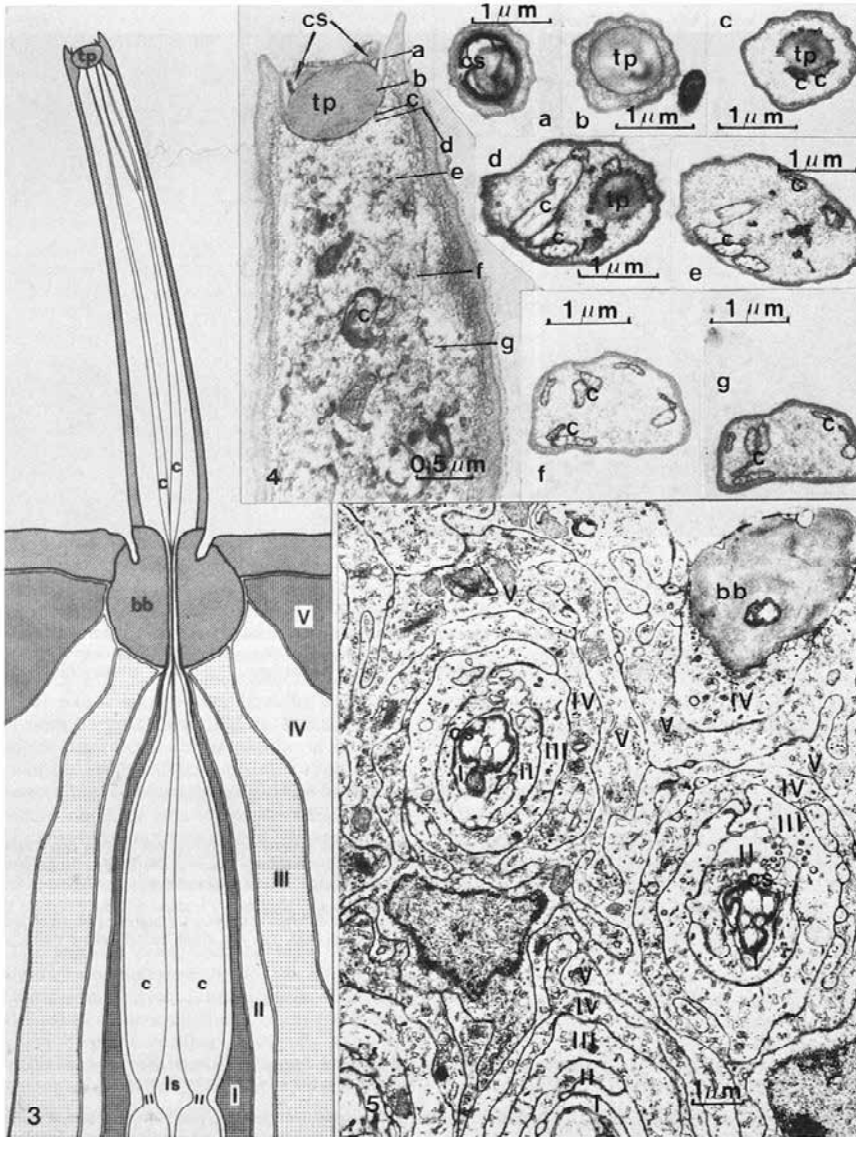


Рисунок 156. Строение эстетаска *Daphnia* (Daphniidae) на срезе под ТЭМ (По: Rieder, 1987).

У некоторых хидоридоподобных Anomopoda (самцы *Eurycercus*) и Macrothricidae (самцы *Lathonura*, самцы и самки *Streblocerus*) на антеннах I имеются дополнительные, иногда многочисленные, мелкие щетинки (вентральные щетинки антенны I по: Fryer, 1974); Смирнов (1971a) назвал их также эстетасками, хотя их гомологичность последним не очевидна.

Чувствительная щетинка. На антенне I всех Anomopoda, за исключением самок Ilyocryptidae, имеется чувствительная щетинка (Рис. 146: ass). При этом у самцов Ilyocryptidae она имеется, что свидетельствует о вторичности ее редукции у самки. У большинства Anomopoda чувствительная щетинка расположена на антенне I недалеко от ее основания. В то же время, у большей части Daphniidae (*Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Scapholeberis*, *Megafenestra*) и Chydoridae она занимает среднее и даже дистальное положение (Рис. 146-M).

3.9.2. Антенна II

Общее строение. Антенна II (плавательная антенна) — основной орган локомоции Anomopoda. Однако следует заметить, что эта часть тела у последних изучена плохо по сравнению с другими, что, в частности, было отмечено Смирновым (Smirnov, 2001a). За редкими исключениями (Sars, 1894; Lilljeborg, 1901; Smirnov, 1992b; Silva Briano, 1998), систематики Anomopoda вообще не описывали вооружение плавательных щетинок антенн II, относительную длину шипов на базальном членике и ветвях. Важным вкладом в дело изучения антенн II стали функционально-морфологические работы Фрайера (Fryer, 1963, 1968, 1974, 1991), а также наблюдения Смирнова (Smirnov, 1999a) за использованием (или неиспользованием) антенн II разными Anomopoda для передвижения по субстрату.

Относительно длинные антенны II характерны для большей части семейств (но не родов и видов!) современных Anomopoda (Рис. 6-14; Рис. 158-167). У Chydoridae, Eurycercidae и Bosminidae антенны II более коротки (Рис. 15-17; Рис. 168-172). Этот признак выносится в диагнозы семейств, что, с моей точки зрения, вполне обосновано.

Протоподит. Антенны II присоединены к телу при помощи особой муфты (Рис. 157-172). Не до конца понятно, где же проходит граница между коксой и базальным члеником антенны II, поэтому вышеупомянутую муфту я называю "коксальной частью" (Рис. 157: cox). Возможно, она строго соответствует коксе, но, вероятно, в ее состав входит и основание базиса, либо, наоборот, дистальная часть коксы приросла к базальному членику. Часто на коксальной части имеются кольцевые ряды зубчиков и щетинок, особо длинные у *Ilyocryptus*. Фрайер (Fryer, 1974, 1991b) сообщил, что у части Anomopoda протоподит (кокса + базис) прямой, в то время как у другой части — изогнутый. Однако, как мне представляется, это субъективный признак, поскольку степень изогнутости протоподита (вернее, его коксальной части, поскольку базис всегда прямой) — это лишь отражение его длины. Антенна II с относительно большой коксальной частью выглядит согнутой в некоторых ее положениях относительно тела. В то время как в случае с небольшой (относительно базального членика) коксальной частью, протоподит антенны II при том же положении придатка относительно тела, выглядит прямым.

У всех Anomopoda на коксальной части имеются две чувствительные щетинки (Рис. 157: ssc; Рис. 159-Б, Ж; Рис. 160-А; Рис. 162-Ж; Рис. 168-Д), лишь у самки *Bosmina* (но не *Bosminopsis*!) — только одна щетинка (у самца их также две). По-видимому, во всех описаниях Anomopoda, где об их присутствии ничего не сообщалось, они просто были пропущены авторами. Обычно эти щетинки слегка разного размера, но иногда их длина может различаться в несколько раз. У всех видов рода *Bosminopsis* (Рис. 168-Д, см также: Brandorff, 1976; Kořínek, 1984; Kotov, 1997c) и *Ilyocryptus thailandensis* (Kotov, Sanoamuang, 2004b) эти щетинки располагаются на коническом возвышении.

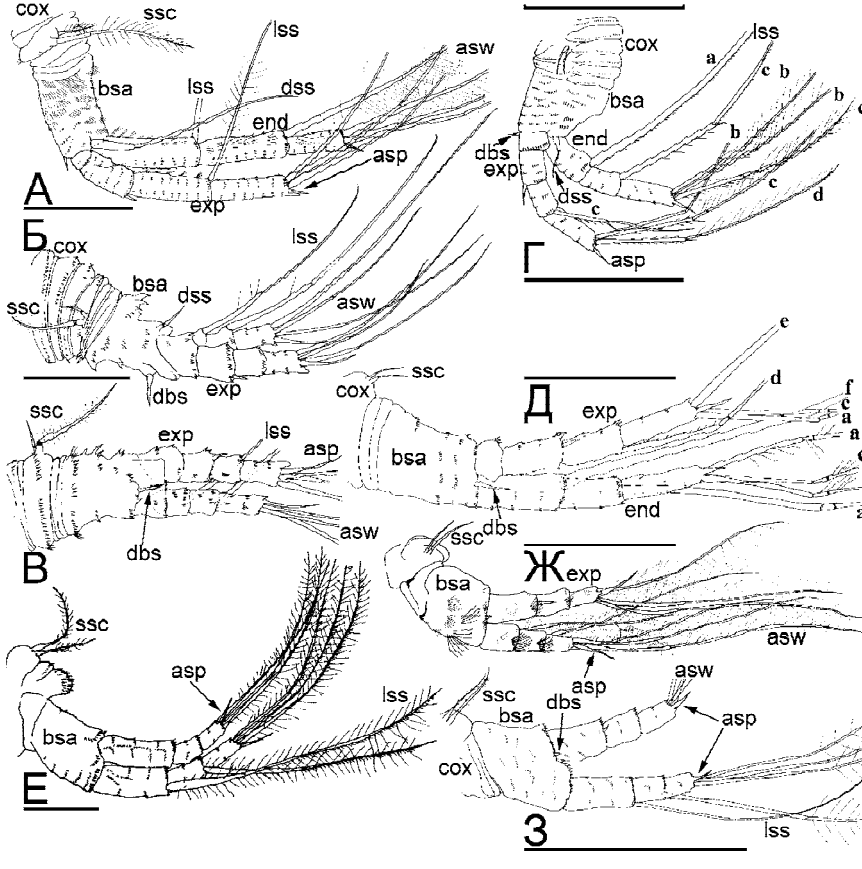


Рисунок 157. Антенна II самок Anomopoda:
А — *Moina dumonti* (Moinidae), вид сбоку; Б-В — *Ilyocryptus brevidentatus* (Ilyocryptidae), сбоку и спереди; Г — *Macrothrix spinosa* (Macrothricidae), сбоку; Д — *Macrothrix elegans* (Macrothricidae), спереди; Е — *Eurycercus lamellatus* (Eurycercidae), сбоку; Ж — *Spinalona anophtalma* (Chydoridae: Aloninae), спереди; З — *Pleuroxus wittsteini* (Chydoridae: Chydorinae), спереди. Масштаб: 0.1 мм.

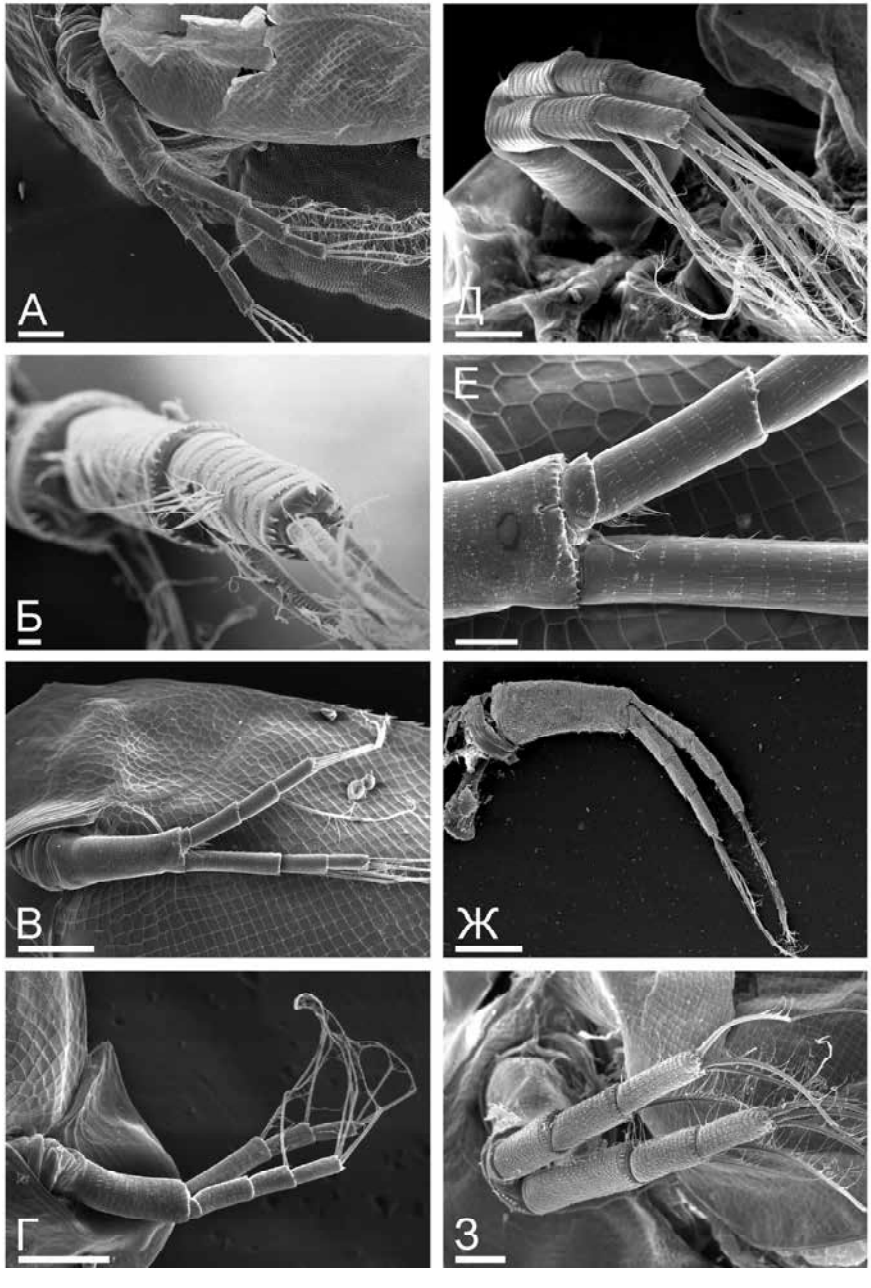


Рисунок 158. Антенна II *Daphnia* (Daphniidae):
А-Б — *Daphnia pulex*; В-Е — *D. minehaha*; Ж — *D. exilis*; З — *D. magna.* Масштаб: А, В-З — 0.1 мм; Б — 0.01 мм.

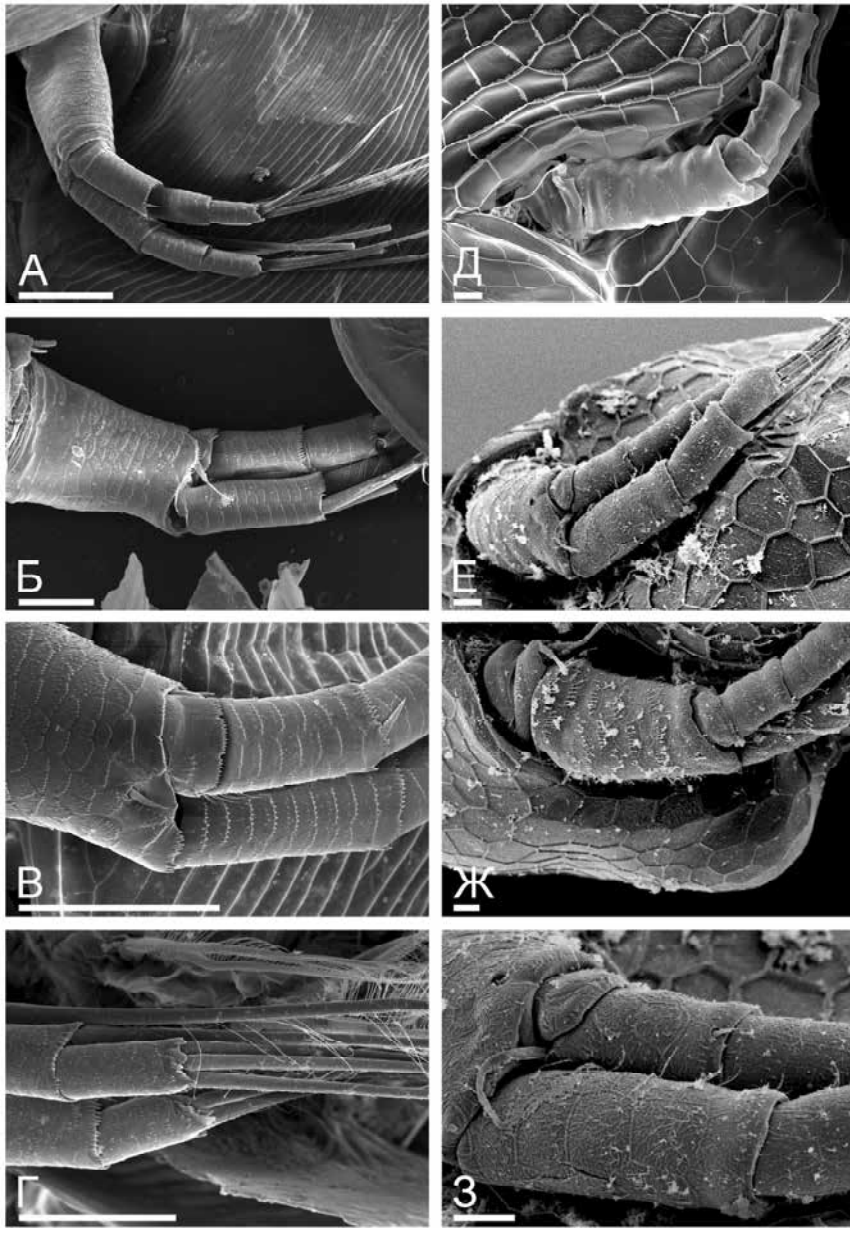


Рисунок 159. Антенна II Daphniidae:
А-Г — *Simocephalus exspinosus*, вид сбоку и сзади; дистальная часть базального сегмента спереди; апикальные членики; Д — *Scapholeberis microcephala*, вид сбоку; Е-З — *Ceriodaphnia cornuta*. Масштаб: А-Г — 0.1 мм; Д-З — 0.01 мм.

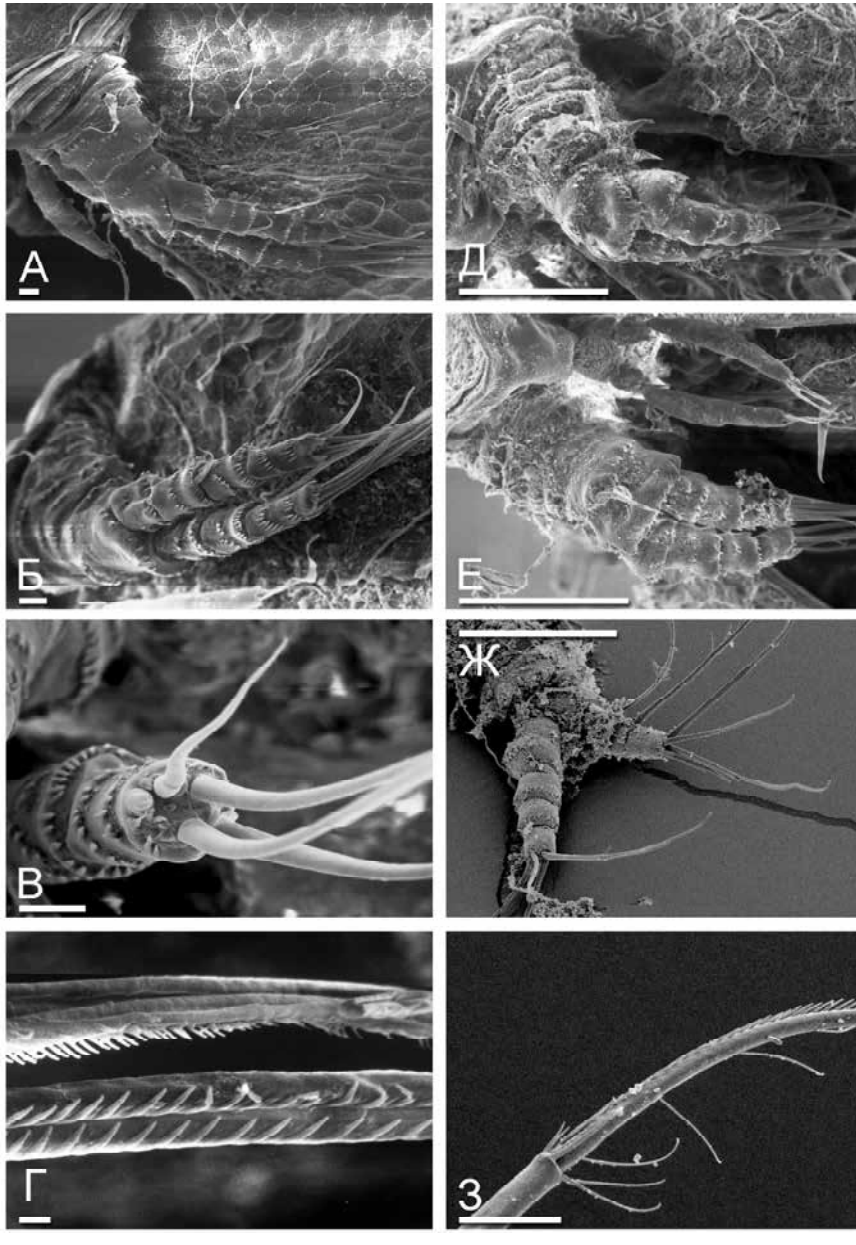


Рисунок 160. Антенна II *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae):
А-Г — *I. spinifer*, вид сбоку в двух ракурсах; дистальный членик экзоподита; вооружение апикальных и латеральных щетинок эндоподита; Д-Е — *I. cuneatus*, вид сбоку и спереди; Ж-З — *I. paranaensis inarmatus*, вид сзади; латеральная щетинка эндоподита. Масштаб: Д-Ж — 0.1 мм; А-В, З — 0.01 мм; Г — 0.001 мм.

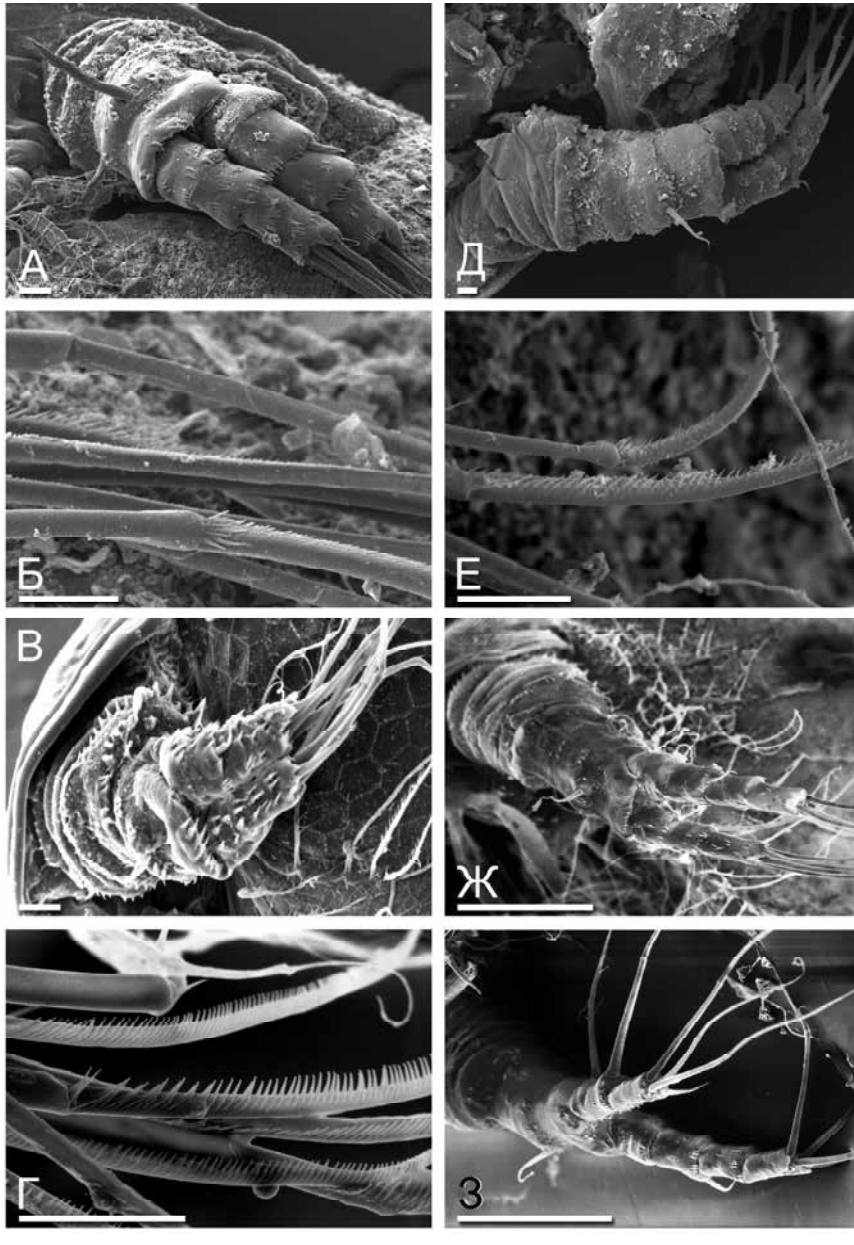


Рисунок 161. Антенна II *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae):
А-Б — *I. uenoi*, вид сбоку и апикальные щетинки; В-Г — *I. sarsi*, вид сбоку и апикальные щетинки; Д-Е — *I. isanensis*, вид сбоку и латеральные щетинки; Ж-З — *I. smirnovi*. Масштаб: Ж-З — 0.1 мм; А-Е — 0.01 мм.

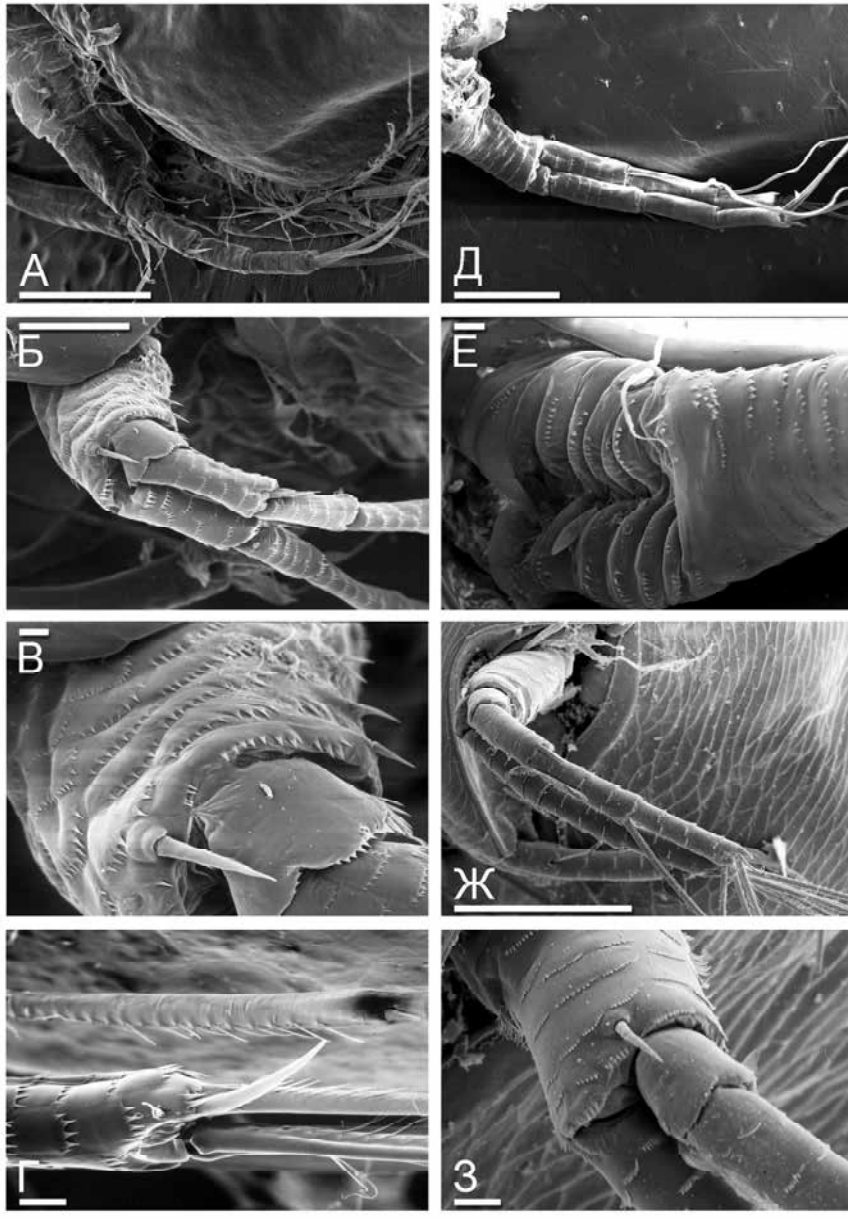


Рисунок 162. Антенна II Acantholeberidae, Ophryoxidae и Macrothricidae:
А-Г — *Acantholeberis curvirostris*; Д-Е — *Ophryoxus gracilis*; Ж-З — *Grimaldina brazzai*.
Масштаб: А-Б, Д, Ж — 0.1 мм; В-Г, Е, З — 0.01 мм.

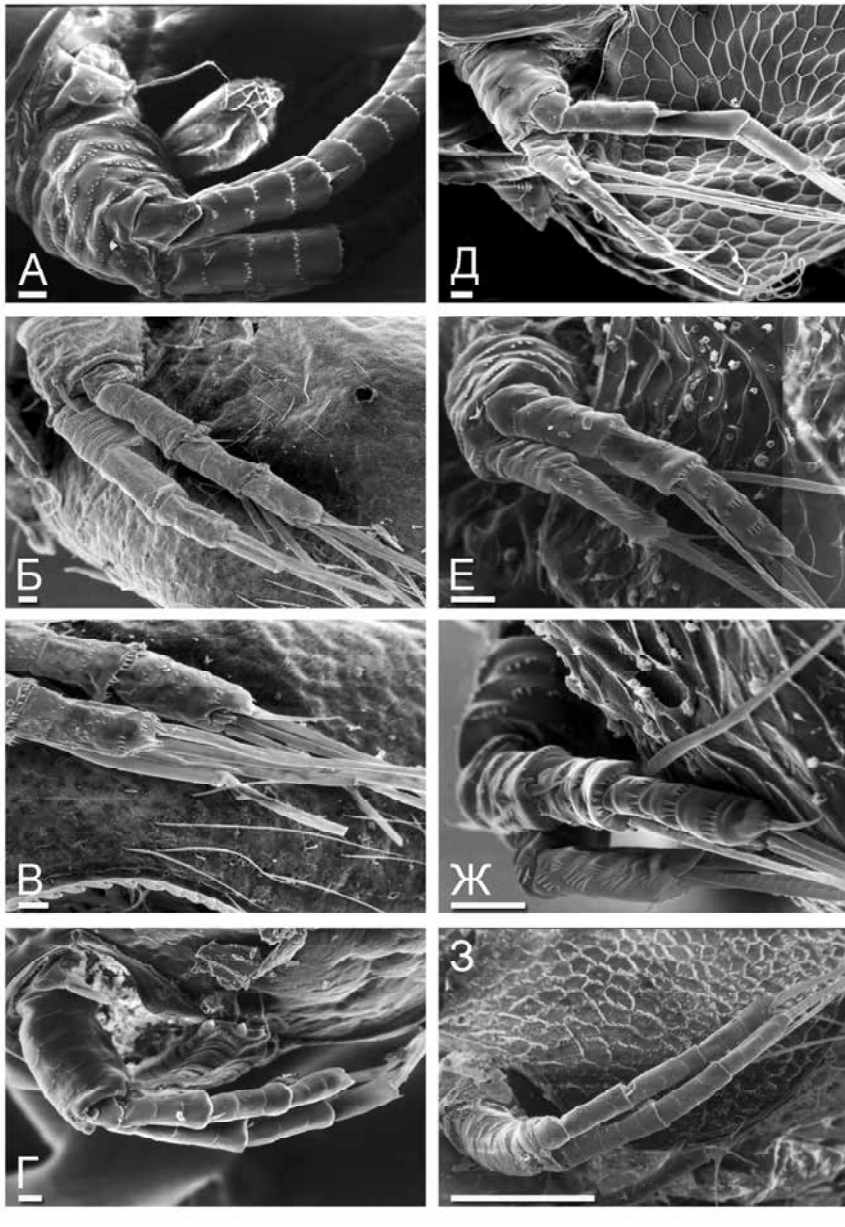


Рисунок 163. Антенна II Macrothricidae:
А — *Lathonura rectirostris*; Б-В — *Pseudomoina lemnae*; Г — *Guernella raphaelis*; Д — *Sreblocerus serricaudatus*; Е-Ж — *Streblocerus pygmaeus*; З — *Onchobunops tuberculatus*. Масштаб: З — 0.1 мм; А-Ж — 0.01 мм.

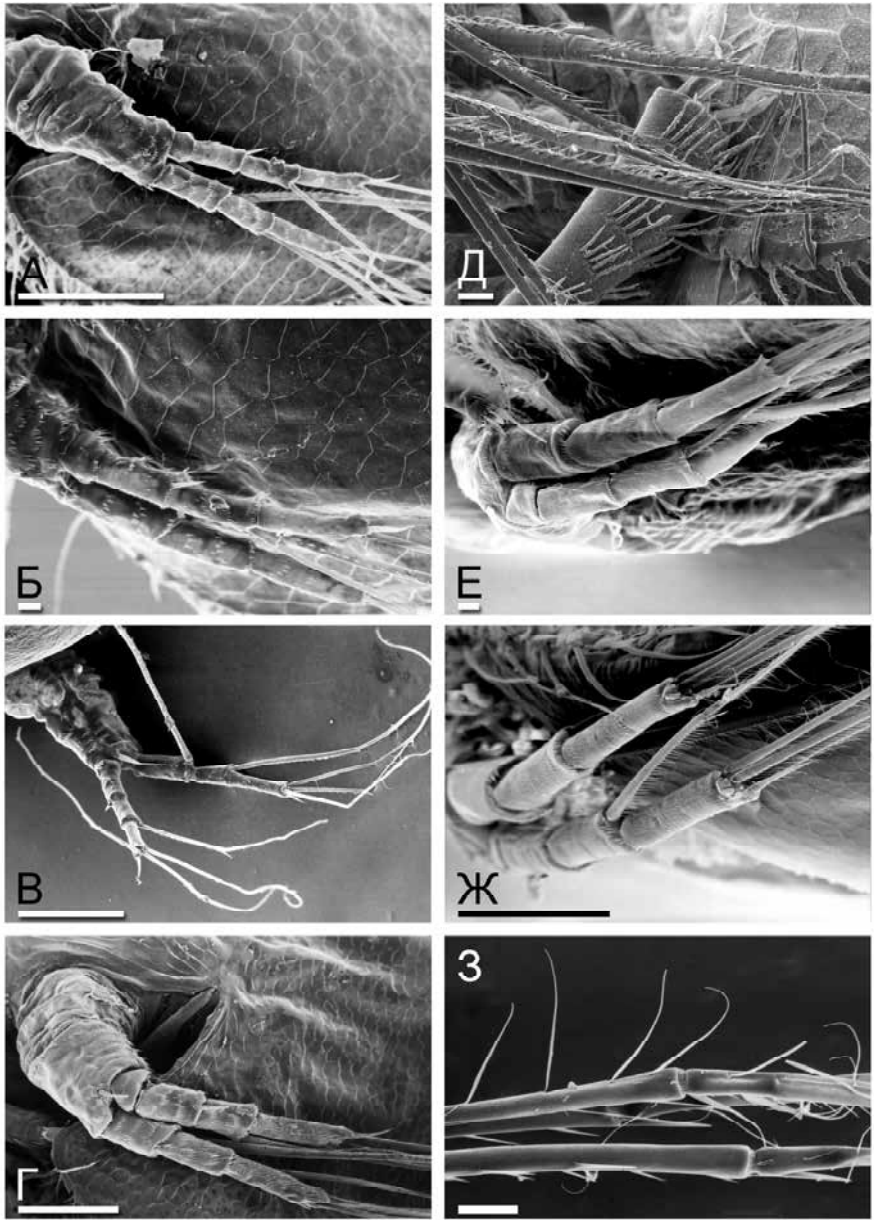


Рисунок 164. Антенна II *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-В — *M. rosea*, вид сбоку, дорсо-латерально и сзади; Г-Д — *M. hirsuticornis*, вид сбоку, все апикальные щетинки; Е-Ж — *M. indistincta*; З — *M. elegans*, латеральные щетинки. Масштаб: А, В-Г, Ж — 0.1 мм; Б, Д-Е, З — 0.01 мм.

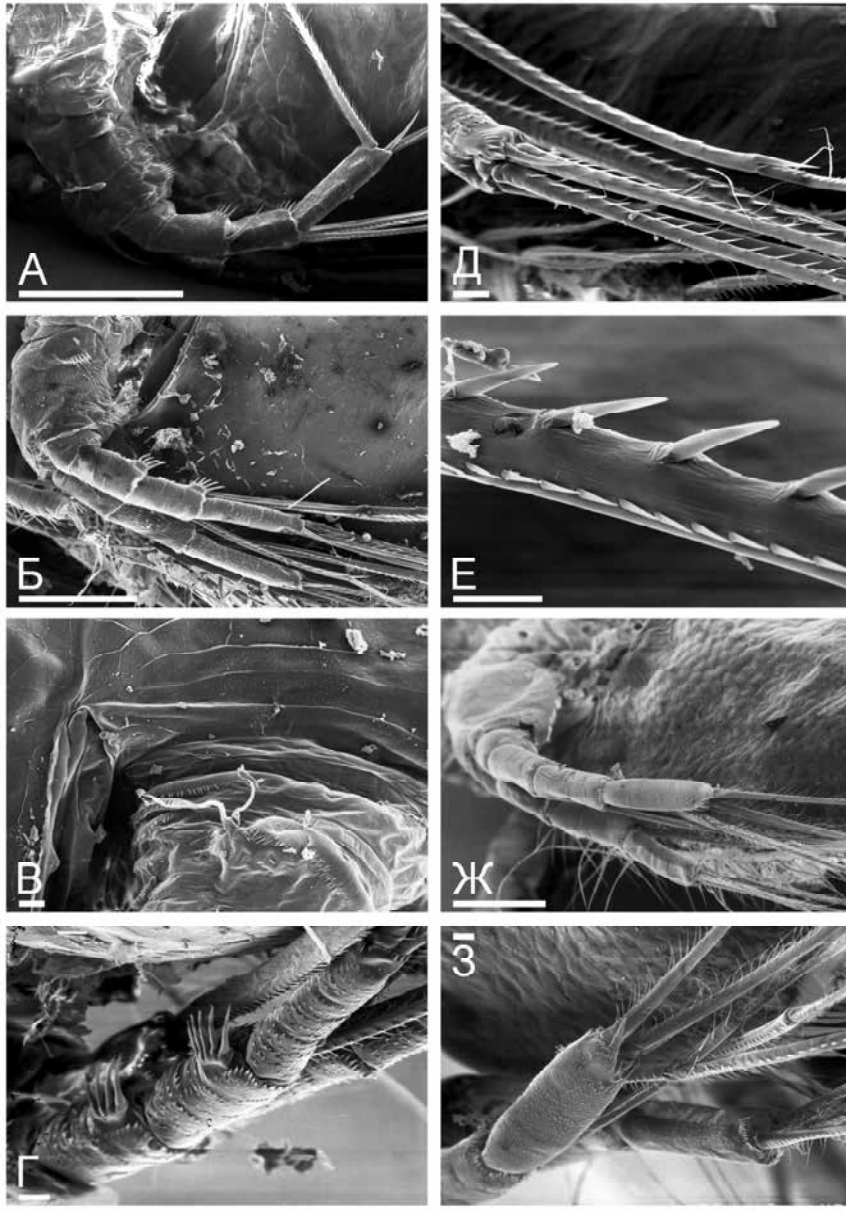


Рисунок 165. Антенна II *Macrothrix* (Macrothricidae):
А — *M. breviseta*; Б-Е — *M. pectinata*, вид сбоку, щетинки на коксальной части, дополнительные шипы на члениках ветвей, апикальные щетинки, вооружение латеральной щетинки; Ж-З — *M. hardingi*, вид сбоку и с дистального конца. Масштаб: А-Б, Ж — 0.1 мм; В-Е, З — 0.01 мм.

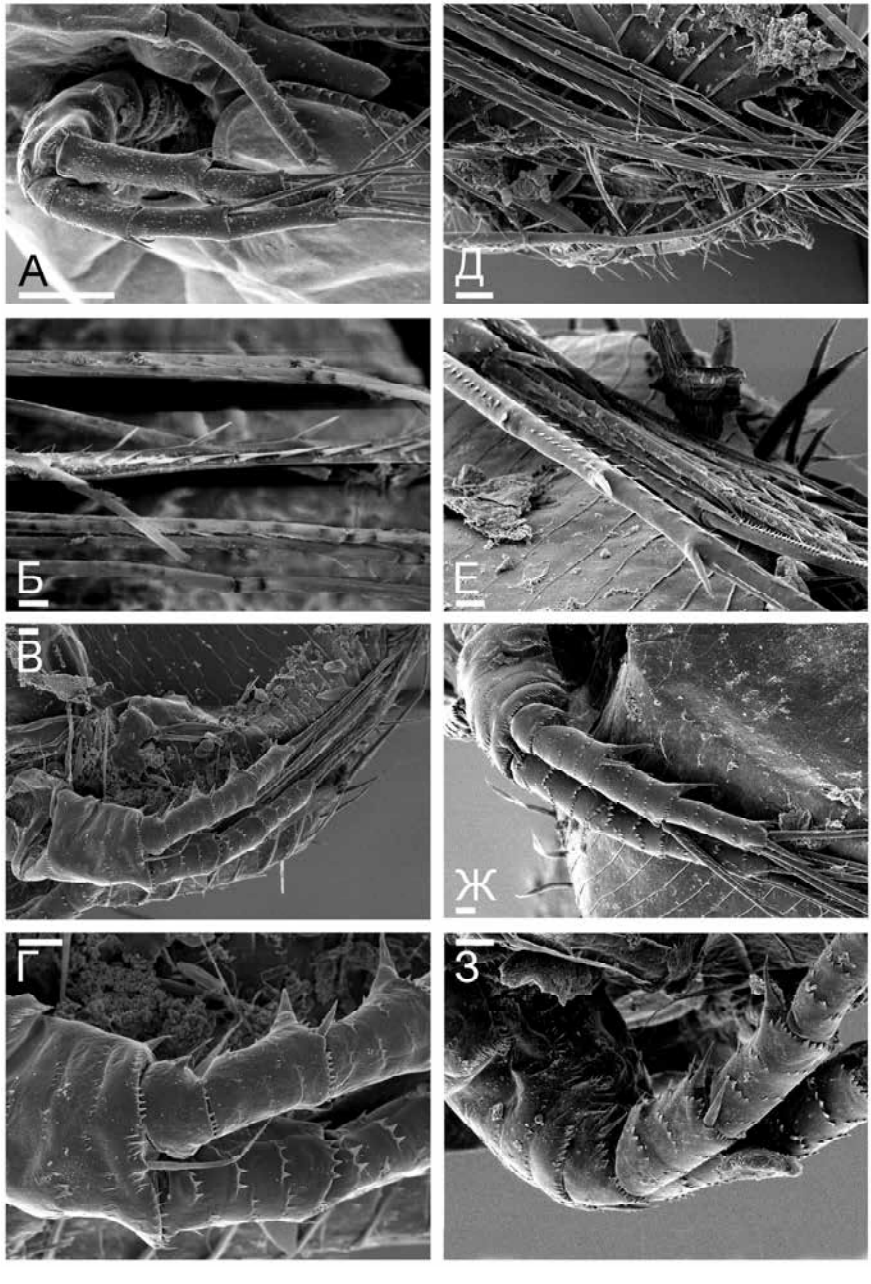


Рисунок 166. Антенна II *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-Б — *M. paulensis*; В-З — *M. superaculeata*. Масштаб: А — 0.1 мм; Б-З — 0.01 мм.

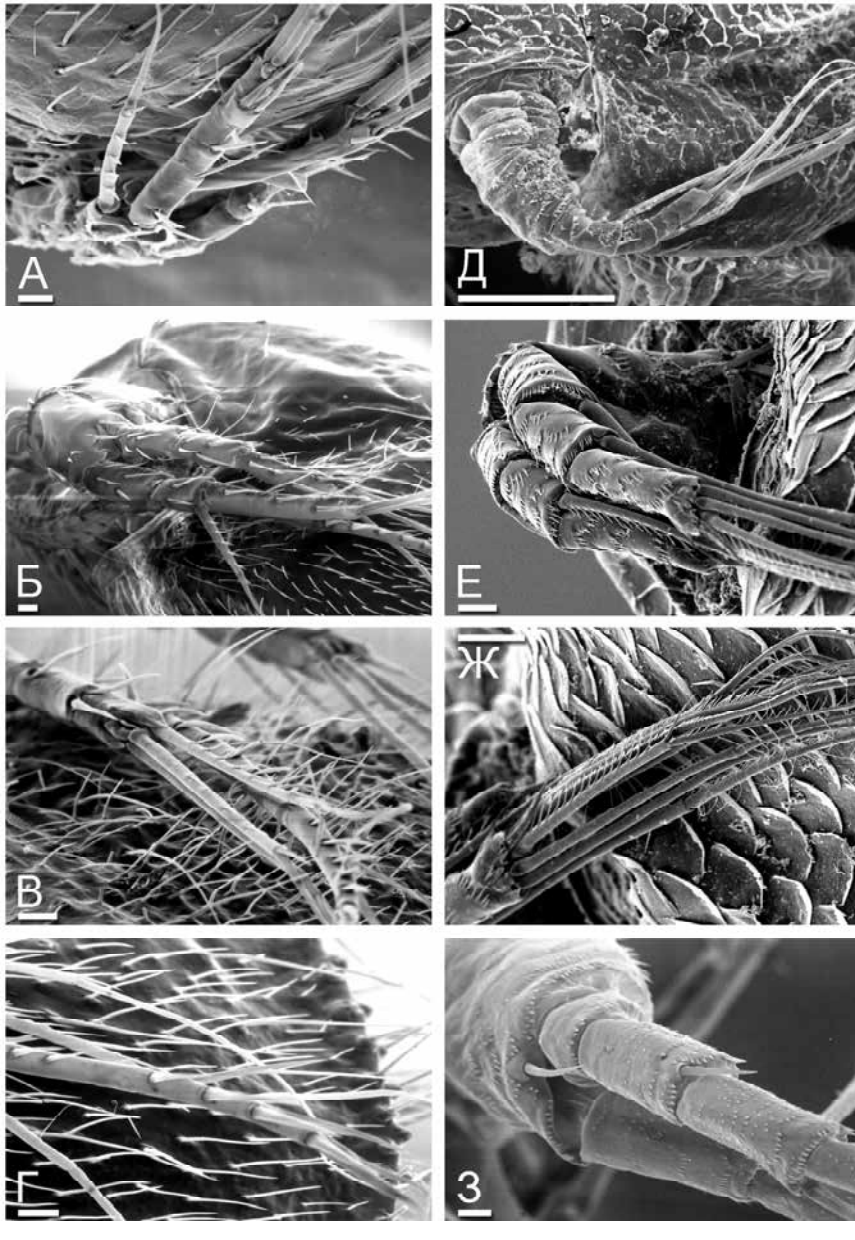


Рисунок 167. Антенна II Macrothricidae:
А-Г — *Neothrix armata*, вид со спинной стороны и сбоку; апикальные членики; вооружение наибольшей щетинки эндоподита; Д-Ж — *Macrothrix spinosa*, вид сбоку и с дистального конца; апикальные щетинки; З — *M. capensis*, дистальная часть базального членика и проксимальная часть ветвей антенны II. Масштаб: Д — 0.1 мм; А-Г, Е-З — 0.01 мм.

Нерасчлененная дистальная часть протоподита традиционно называется базальным члеником (Рис. 157: bsa). Она цилиндрическая и часто опоясана рядами щетинок или зубчиков, особенно хорошо они развиты на проксимальной и дистальной частях (Рис. 160-А, Д-Е). У ряда видов (особенно у Ilyocryptidae и Macrothricidae) на базальном членике имеются мощные зубцы (не путать с шипами, см. ниже!).

У представителей разных семейств найдена чувствительная щетинка в дистальной части базального членика на ее задней поверхности (Рис. 157: dss; Рис. 159-Б, З), особенно длинна она у некоторых Moinidae и Ilyocryptidae. В то же время, у Chydoridae, Eurycercidae и Bosminidae она редуцирована,

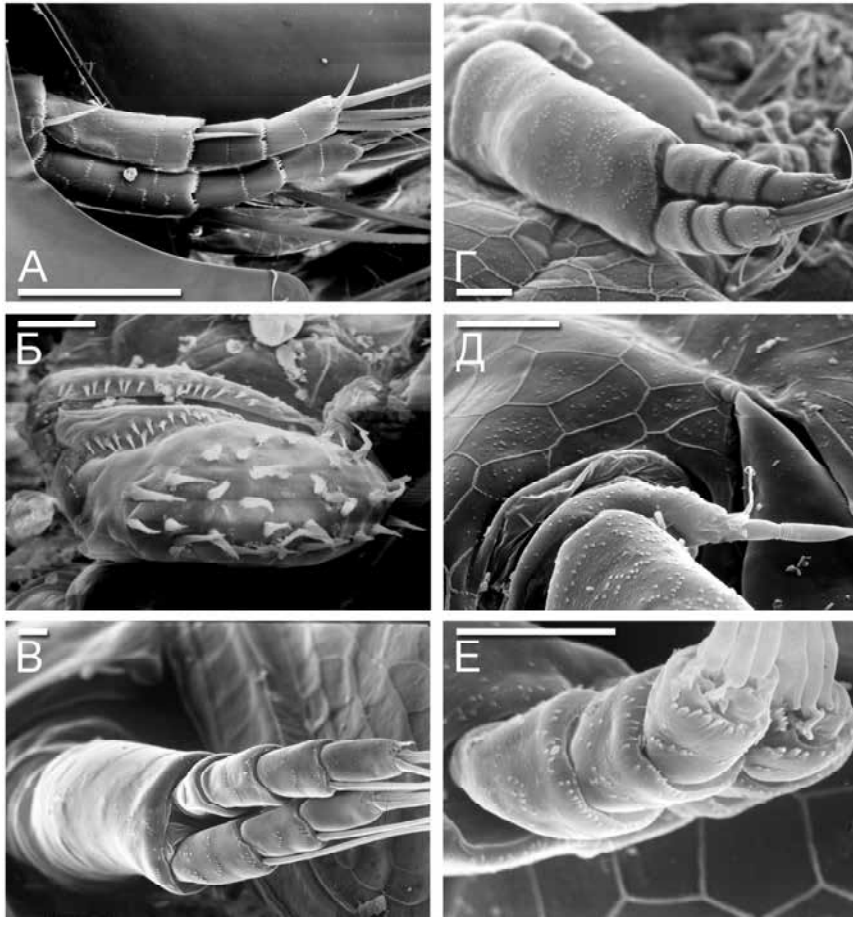


Рисунок 168. Антенна II Eurycercidae (А-Б) и Bosminidae (В-Е):
А-Б — *Eurycercus longirostris*, вид сбоку; вырост на коксальной части; В — *Bosmina* cf. *longispina*, вид сбоку; Г-Е — *Bosminopsis deitersi*, вид сбоку; коксальная часть, ветви. Масштаб: А — 0.1 мм; Б-Е — 0.01 мм.

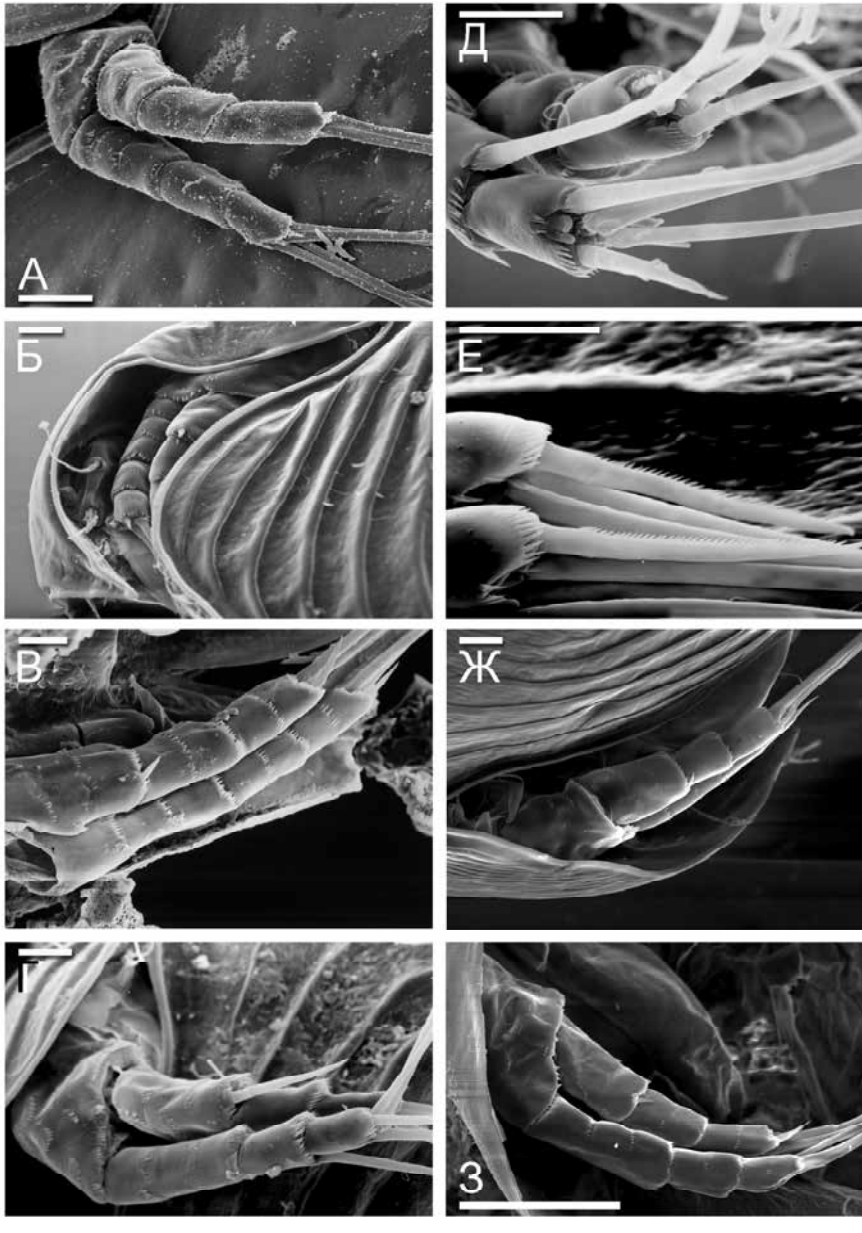


Рисунок 169. Антенна II Chydorinae (Chydoridae):
А — *Chydorus* sp., Юкатан; Б — *Pleuroxus caca*; В — *Pleuroxus uncinatus*; Г-Е — *Disparalona rostrata*; Ж — *Alonella excisa*; З — *Dumontiellus africanus*. Масштаб: Б, З — 0.1 мм; А, В-Ж — 0.01 мм.

как у самок, так и у самцов. К сожалению, у Dumontiidae ее описание отсутствует (Santos-Flores, Dodson, 2003).

На передней поверхности базального членика у представителей семейств Acantholeberidae (Рис. 162-Б-В), Macrothricidae (Рис. 162-З; Рис. 166-Г; Рис. 167-З) и Ilyocryptidae (Рис. 160-Е) имеется шип (Рис. 157: dbs), несколько (Рис. 159В) или сильно редуцированный у большей части Anomopoda, например, у Daphniidae (Рис. 159-Д-З), Chydoridae (Рис. 171-А, Е, 172-А, Д, Ж-З). Он отсутствует у самок Bosminidae, однако хорошо развит у самцов (см. далее).

Данные щетинки и шипы, подобно таковым на коксальной части, обычно пропускались при описании Anomopoda большинством авторов, но исследования показали, что они важны для систематики разных семейств, в первую очередь, Ilyocryptidae (Kotov, Štifter, 2006).

Ветви антенн II и их вооружение. Эндоподит антенны II (Рис. 157: end) у всех Anomopoda трехчлениковый, а экзоподит у большей их части — четырехчлениковый, и всегда с очень маленьким проксимальным члеником — у Daphniidae (Глаголев, 1986; Fryer, 1991b), Moinidae (Goulden, 1968; Смирнов, 1976), Dumontiidae (Santos-Silva, Dodson, 2003), Ilyocryptidae (Kotov, Štifter, 2006), макротрицидоподобных Anomopoda (Смирнов, 1976; Silva-Briano, 1998), *Bosmina* (Lieder, 1996) (Рис. 157: exp). Однако у всех Chydoridae, Eurycercidae (Смирнов, 1971a) и *Bosminopsis* (Мейснер, 1903) он трехчлениковый, что явно скоррелировано с малой общей длиной антенны II.

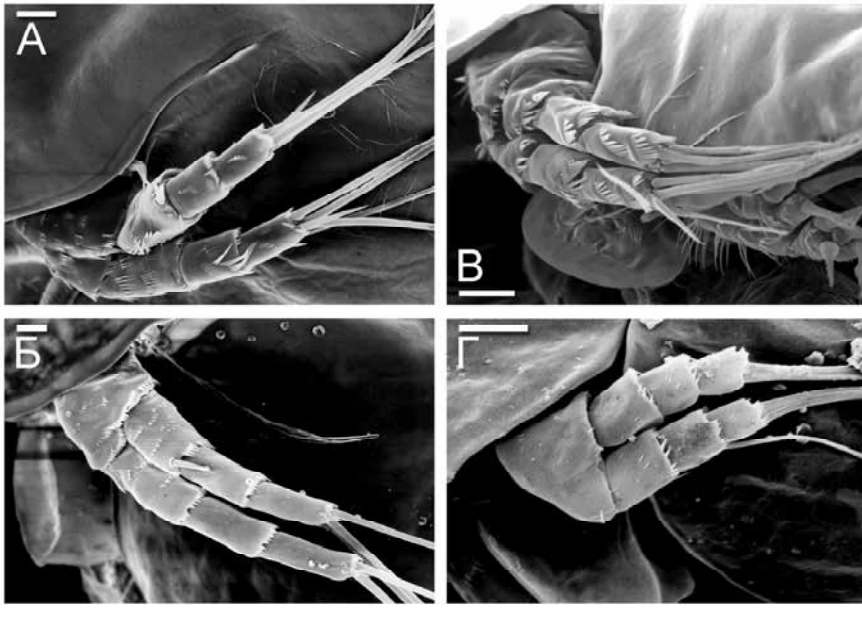


Рисунок 170. Антенна II Aloninae (Chydoridae):
А — *Oxyurella singalensis*; Б — *Euryalona orientalis*; В — *Rhynchotalona falcata*; Г — *Indialona ganapati*. Масштаб: 0.01 мм.

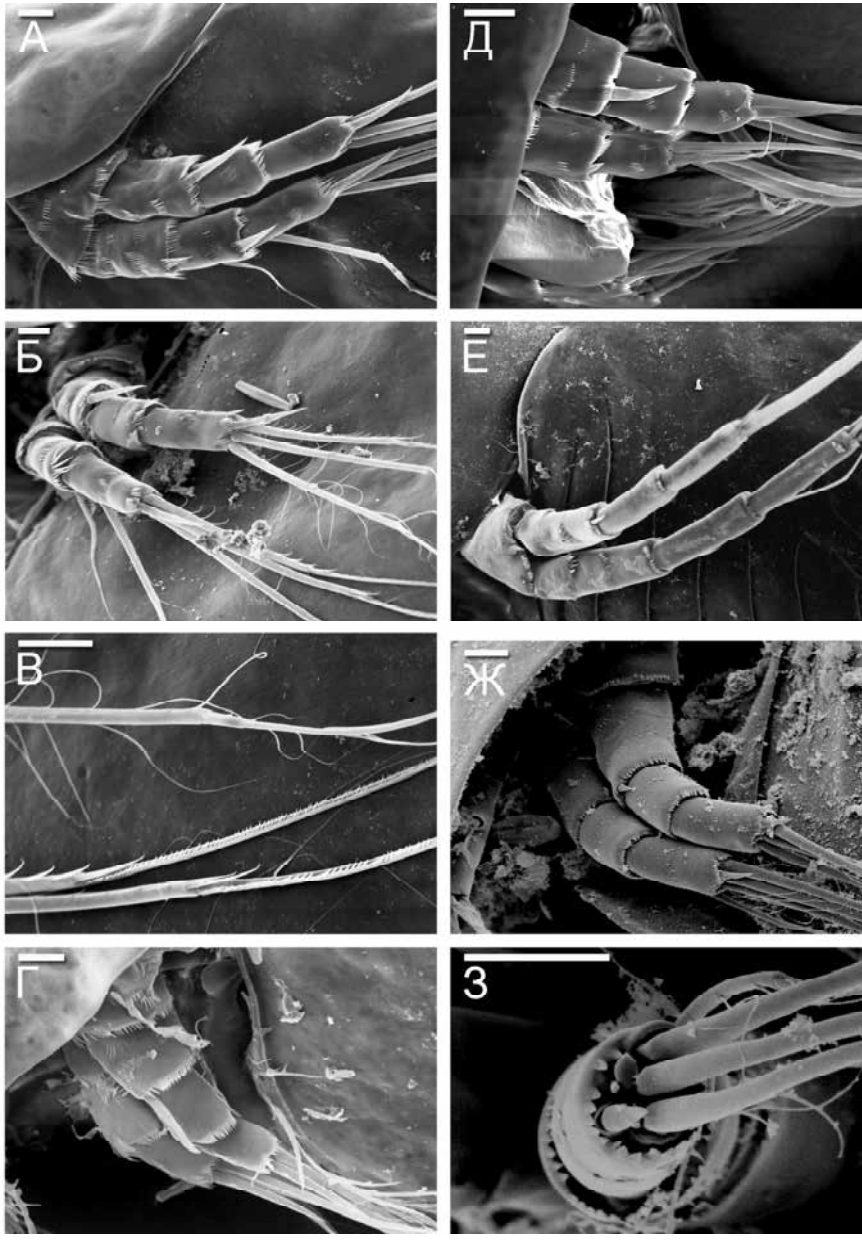


Рисунок 171. Антенна II Aloninae (Chydoridae):
А-В — *Alona kendallensis*; Г — *A. setosocaudata*; Д — *A. meridionalis*; Е — *Acroperus harpae*; Ж-З — *Camptocercus dadayi*. Масштаб: А-Б, Г-Ж — 0.01 мм; В, З — 0.001 мм.

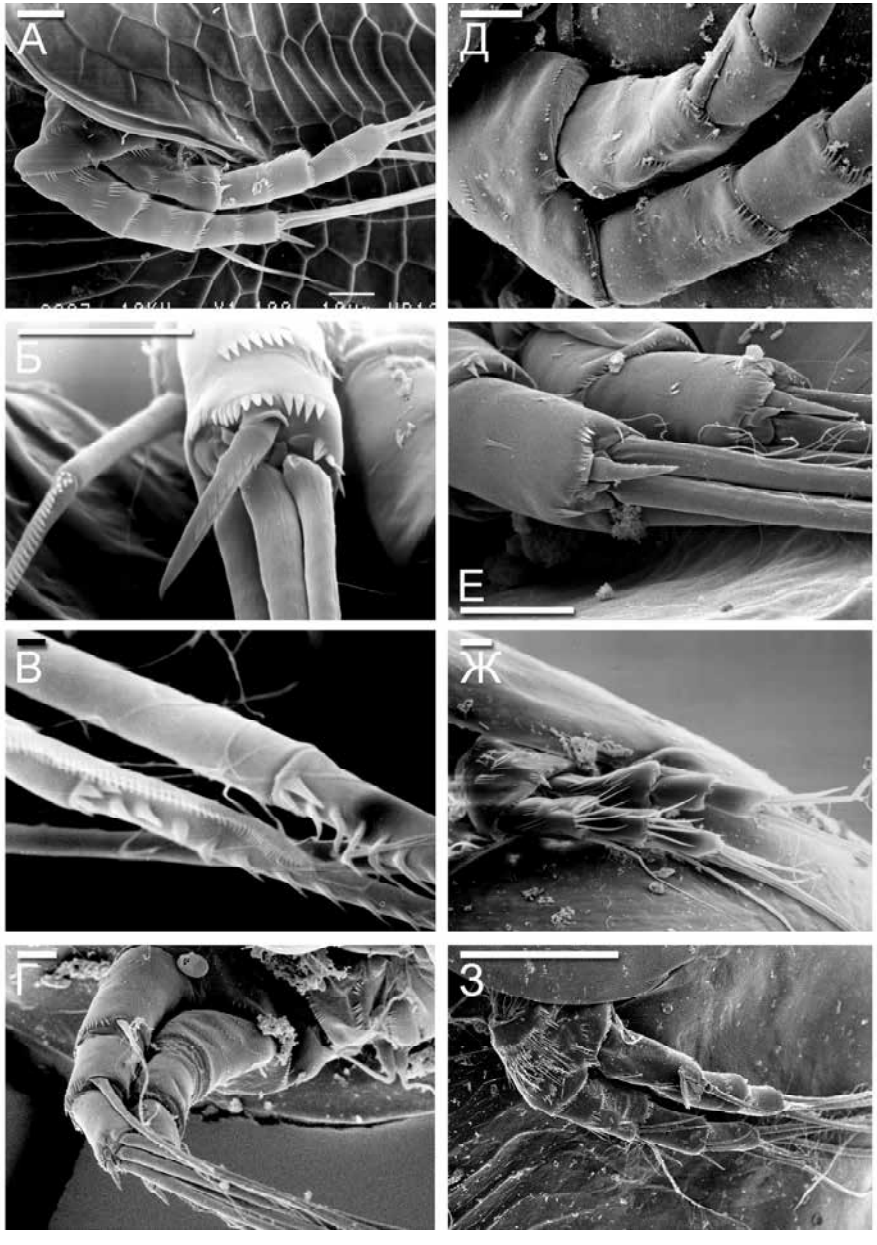


Рисунок 172. Антенна II Aloninae (Chydoridae):
А-В — *Graptoleberis terstudinaria*, вид сбоку, апикальный членик ветви, вооружение апикальных щетинок; Г-Е — *Leberis davidi*; Ж — *Leydigia leydigi*; З — *L. ciliata*. Масштаб: З — 0.1 мм; А-Б, Г-Ж — 0.01 мм; В — 0.001 мм.

У самца *Bosminopsis* базальный членик трехчленикового экзоподита как бы состоит из двух частей, образующих угол, а граница между ними вдавлена, что может быть истолковано как последствие двураздельности у предка (Kotov, 1997b). Членики обеих ветвей обычно цилиндрические, более или менее вытянутые. Края отдельных члеников, а иногда и их поверхность, покрыты кольцевыми рядами зубчиков, иногда довольно крупных. Буторина (1995a) назвала их пильчатыми пластинками. У *Daphnia* на некоторых члениках имеются серии тонких сетул, скорее всего, это сенсорные элементы.

На дистальном членике каждой ветви расположено обычно по три щетинки (часто называемых "плавательными", хотя многие Anomopoda плавают относительно редко и используют их для других видов локомоции) (Рис. 157: asw) и одному шипу (Рис. 157: asp). Чаще все три щетинки устроены однообразно, но у немногих рачков сильно дифференцированы по длине и вооружению, как у *Armatalona* и *Anthalona* (Smirnov, 2001b; Sinev, 2004a; Van Damme, Sinev, 2011). У двух родов Chydoridae, *Bryospilus* и *Paralona*, имеется только две щетинки на дистальном членике эндоподита (Frey, 1980b; Dumont, Smirnov, 1996; Коровчинский, 2004). На прочих (не-дистальных) члениках обеих ветвей современные Anomopoda никогда не несут более одной щетинки (Рис. 157: lss). Общее число плавательных щетинок рассматривалось как важный признак для выделения макротаксонов.

У большей части Anomopoda "плавательные" щетинки имеют сходный размер и облик. Однако у некоторых представителей Macrothricidae и Ilyocryptidae латеральные щетинки эндоподита длинные и специализированные (Рис. 160-Г, З; Рис. 166-Б, Д-Е; Рис. 167-Ж), отличающиеся по вооружению от апикальных щетинок. Ранее только у Macrothricidae вооружение наиболее длинной щетинки (на базальном членике эндоподита) признавалось важным для систематики (Smirnov, 1992b). Мной исследована каждая щетинка антенны II у ряда видов и продемонстрировано, что вооружение прочих щетинок также полезно для систематики Macrothricidae (Рис. 173-А-Б) и Ilyocryptidae.

На концах латеральных щетинок некоторых *Ilyocryptus*, и на особой апикальной щетинке на экзоподите *Simocephalus*, имеются крошечные крючочки для прикрепления к субстрату.

Антеннальная формула. Важным вкладом в стандартизацию описаний придатков представителей разных семейств Anomopoda стали антеннальные формулы, отражающие число шипов и щетинок на члениках экзоподита и эндоподита антенны II. Они были впервые предложены Дыбовским и Гроховским (Dybowski, Grochowski, 1898) и затем модифицированы Бенингом (1941). Ныне антеннальная формула — неотъемлемая часть описания Anomopoda разных семейств (Смирнов, 1971a; Smirnov, 1992b, 1996a; Silva-Briano, 1998).

Однако эти формулы нуждаются в существенном уточнении в части учета шипов на недистальных антеннальных члениках. Дело в том, что не все шипы на одном членике ветви равнозначны и гомологичны, особенно это касается *Macrothrix* (Macrothricidae), *Leydigia* и некоторых других Chydoridae. У подавляющего большинства Anomopoda на каждом членике ветвей антенн II (включая и апикальные) имеется не более одного шипа, обычно на большинстве члеников они вообще отсутствуют. Эти крупные шипы — гомологи щетинок, часто их вооружение идентично таковому у

щетинок, а разница заключается только в длине. Я предлагаю называть такие шипы первичными. Первичные шипы, как и щетинки, перед линькой закладываются во ввернутом состоянии. Часто эти шипы подразделяются на проксимальный и дистальный отделы.

У новорожденного самца *Bosminopsis deitersi* на эндоподите имеется апикальный шип, сходный с таковым у самки, а у взрослого самца он удлиняется и превращается в "щетинку". Апикальный членик экзоподита *Moina* несет три щетинки, а *Moinodaphnia* — как бы четыре, но, на самом деле, ее четвертая "щетинка" (Рис. 149-Ж-З) — это лишь видоизмененный шип, имеющийся и у *Moina*, хотя и гораздо менее развитый. У подавляющего большинства Anomopoda на апикальных члениках обеих ветвей имеются три щетинки и один первичный шип (иногда последний практически полностью редуцирован).

На антенне II ряда Anomopoda, например, на 1-2-ом члениках эндоподита *Leydigia* (Рис. 172-Ж-З) и 1-3-ем члениках экзоподита некоторых *Macrothrix* (Рис. 166, см. также другие виды: Смирнов, 1971a, 1992b), расположено по несколько относительно больших "шипов". Однако, в случае наличия на членике более одного шипа, они могут быть всегда подразделе-

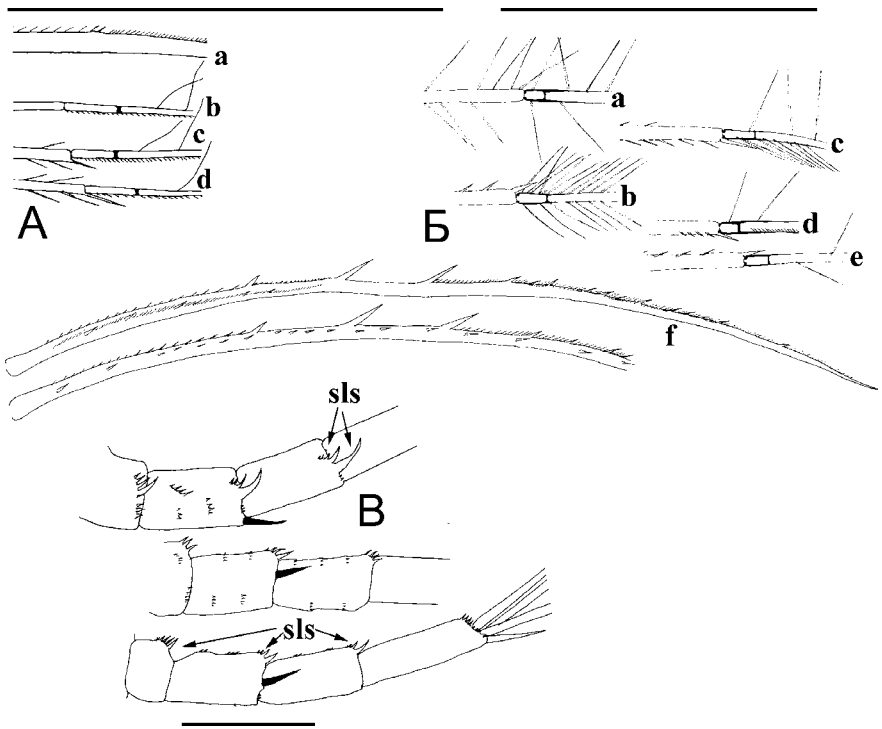


Рисунок 173. Антенна II Macrothrix (Macrothricidae):
А — *Macrothrix spinosa* (Macrothricidae), вооружение щетинок, латинские буквы соответствуют таковым на Рис. 157Г; Б-В — *Macrothrix elegans* (Macrothricidae), вооружение щетинок, латинские буквы соответствуют таковым на Рис. 157Д; вариабельность вооружения экзоподита. Масштаб: 0.1 мм.

Таблица 1.
Антеннальные формулы для различных родов современных Anomopoda

Род	Щетинки	Шипы
Ilyocryptus, *Acantholeberis*, *Ophryoxus*	0-0-0-3/1-1-3	0-1-0-1/0-0-1
Parophryoxus	0-0-0-3/0-0-3	0-1-0-1/0-0-1
Bunops, *Neothrix, Gondwanothrix*	0-0-0-3/1-1-3	0-0-0-1/0-0-1
Onchobunops, *Drepanothrix*	0-0-0-3/1-1-3	0-1-0-1/0-0-1
Wlassicsia, *Streblocerus*, *Macrothrix* (все виды)	0-0-1-3/1-1-3	0-1-0-1/0-0-1
Grimaldina	0-0-1-3/1-1-3	0-1-0-1/0-0-1
Pseudomoina, *Guernella, Lathonura*	0-1-1-3/1-1-3	0-1-0-1/0-0-1
Eurycercus, бóльшая часть Chydoridae, в т.ч. все виды *Leydigia*	0-0-3/1-1-3	1-0-1/0-0-1
Pseudochydorus, *Indialona, Chydorus dentifer*	0-0-3/1-1-3	0-0-1/0-0-1
Nicsmirnovius, *Kozhowia*	0-0-3/0-1-3	1-0-1/0-0-1
Parakozhowia	0-0-3/0-0-3	1-0-1/0-0-1
Bryospilus	0-0-3/0-1-2	1-0-1/0-0-1
Paralona	0-0-3/0-1-2	0-0-1/0-0-1
Dumontia, *Moina*, *Moinodaphnia*, *Simocephalus*, *Ceriodaphnia* (часть), *Daphnia* (часть)	0-0-1-3/1-1-3	0-1-0-1/0-0-1
Ceriodaphnia (часть), *Daphnia* (часть)	0-0-1-3/1-1-3	0-0-0-1/0-0-1
Daphnia cristata	0-0-1-3/0-1-3	

ны на первичный (он всегда один, закрашен черным цветом на Рис. 173-В) и дополнительные шипы, как у *Macrothrix*. У *Leydigia* на 1-2 члениках эндоподита все шипы дополнительные, первичных шипов нет.

При этом, если основной шип — гомолог щетинки, то дополнительные шипы, напротив, гомологи сетул или зубчиков, имеющихся на ветвях у многих Anomopoda. У *Neothrix* они весьма крепкие и длинные (Рис. 167-А-В). Обычно именно на дистальном конце каждого членика эта система наиболее развита (это относится и к апикальным сегментам). Дополнительные шипы — дериваты этих зубчиков и сетул, поэтому предлагается их называть вторичными (Рис. 173-В: sls). Перед линькой они закладываются в подвернутом состоянии, сходно с зубчиками ветвей.

В пределах рода *Macrothrix* имеется немало представителей, у которых нет никаких шипов или зубчиков на дистальном конце неапикальных члеников антенн II (Рис. 164), а также таковых с относительно хорошо развитыми зубчиками (Рис. 166-В-Г, З), которые слишком малы, чтобы назвать их "шипами". К тому же, в составе некоторых групп видов, в первую очередь *M. triserialis* (Dumont et al., 2002) и *M. hirsuticornis*, имеются как виды с зубчиками, так и вовсе лишенные их. Вооружение члеников в виде вторичных шипов явно возникло независимо в разных группах видов этого рода.

Если у какого-либо вида *Macrothrix* вторичные шипы имеются, то их размер сильно варьирует у рачков из разных популяций и внутри одной популяции (Рис. 166-В-З; Рис. 173-В, см. также: Kotov et al., 2004). Неоднократно предполагалось, что "*M. groenlandica*" с двумя дополнительными шипами на втором членике экзоподита — всего лишь экологическая форма *M. hirsuticornis*, в норме не несущего этих шипов (Hudec, 1983; Margaritora, Usai, 1983; Usai, Margaritora, 1987).

Все шипы, как первичные, так и дополнительные, ранее включались в антеннальную формулу (Smirnov, 1992b). При этом "уравнивались в правах" две явно негомологичные структуры. Подобный подход затрудняет

эволюционные построения и не позволяет проследить эволюцию числа первичных ("истинных") шипов на вторых антеннах. Выход из данной ситуации я вижу в исключении вторичных шипов из антеннальной формулы. Их число может быть использовано для установления родства между видами в пределах рода, но не является диагностическим для того или иного рода. Теперь стало понятно, что число первичных шипов на каждом членике антенны II у всех Anomopoda не превышает одного (Табл. 1), все формулы выводятся из 0-1-1-3/1-1-3 для щетинок и 0-1-0-1/0-0-1 для шипов.

3.9.3. Мандибулы

Общее строение. Рядом авторов разобраны особенности мускульного оснащения мандибул Anomopoda (Binder, 1931; Mahoon, 1960; Fryer, 1963, 1974, 1991b), но освещение анатомических подробностей не входит в цели данной работы. Среди Anomopoda только *Bosmina* имеют толстые и короткие мандибулы, а у прочих представителей отряда они относительно более вытянуты (Смирнов, 1984). Главной особенностью мандибул Anomopoda, как и всех прочих Branchiopoda, является их асимметрия (Рис. 174).

Еще Оцошинска-Банкерова (Ocioszyńska-Bankierowa, 1933a), продемонстрировала асимметрию мандибул *Daphnia* и сходность их строения с таковыми у крупных Branchiopoda. Эдвардз (Edwards, 1980) провела исследование молярной поверхности мандибул 18 видов североамериканских *Daphnia*, выявила общую схему строения, показала межвидовые различия и сделала заключения о степени родства между разными видами. Мандибулы нескольких видов европейских *Daphnia* изучены Глаголевым (1986). Помимо *Daphnia*, ранее были исследованы обе мандибулы *Bosmina coregoni maritima* (Meurice, Monoyer, 1984), *Simocephalus vetulus* и правая мандибула *Eurycercus glacialis* (Richter, 2004). Ниже анализ строения мандибул приводится в основном базируясь на оригинальных данных автора.

Строение жевательной поверхности мандибул. Моей целью было исследовать разнообразие устройства молярной поверхности в пределах отряда и перспективы применения признаков мандибул в систематике Anomopoda. В итоге, у Anomopoda мной выявлено несколько типов строения мандибул, в том числе, неизвестных для других Cladocera и крупных Branchiopoda. Отметим, что жевательные поверхности представлены на иллюстрациях ниже всегда спинным краем кверху, брюшным краем (по возможности) книзу. У правой мандибулы ее задний край всегда расположен в правой части фотографии, а у левой — в левой (Рис. 175-192).

Наименее специализированы мандибулы подрода *Daphnia* (*Daphnia*) (Рис. 175-176), для которых характерны:

(1) округлая форма обеих мандибул без крупных боковых выступов и длинных краевых выростов;

(2) слабо выраженная асимметрия, относительно слабое и пропорциональное развитие системы краевых выростов, причем, более сильно выросты развиты на левой мандибуле;

(3) слабая олигомеризованность: большое число сходных диагональных складок, мелкие размеры и однообразие элементов (бугорков) самих складок;

(4) слабые различия в форме и размере выростов одного края;

(5) полное отсутствие выростов на спинном крае левой мандибулы;

(6) наиболее длинные зубцы на брюшном крае левой мандибулы;

(7) наличие серии небольших задне-спинных зубцов, размер которых убывает спереди назад на правой мандибуле;

(8) наличие аналогичной серии на левой мандибуле, но с рядом ямок, противостоящих зубцам на правой мандибуле.

У подрода *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) уменьшен размер задне-спинных зубцов и упрощена вся задне-спинная зона (Глаголев, 1986), то есть, отсутствует инструмент для размельчения крупной пищи (Рис. 175).

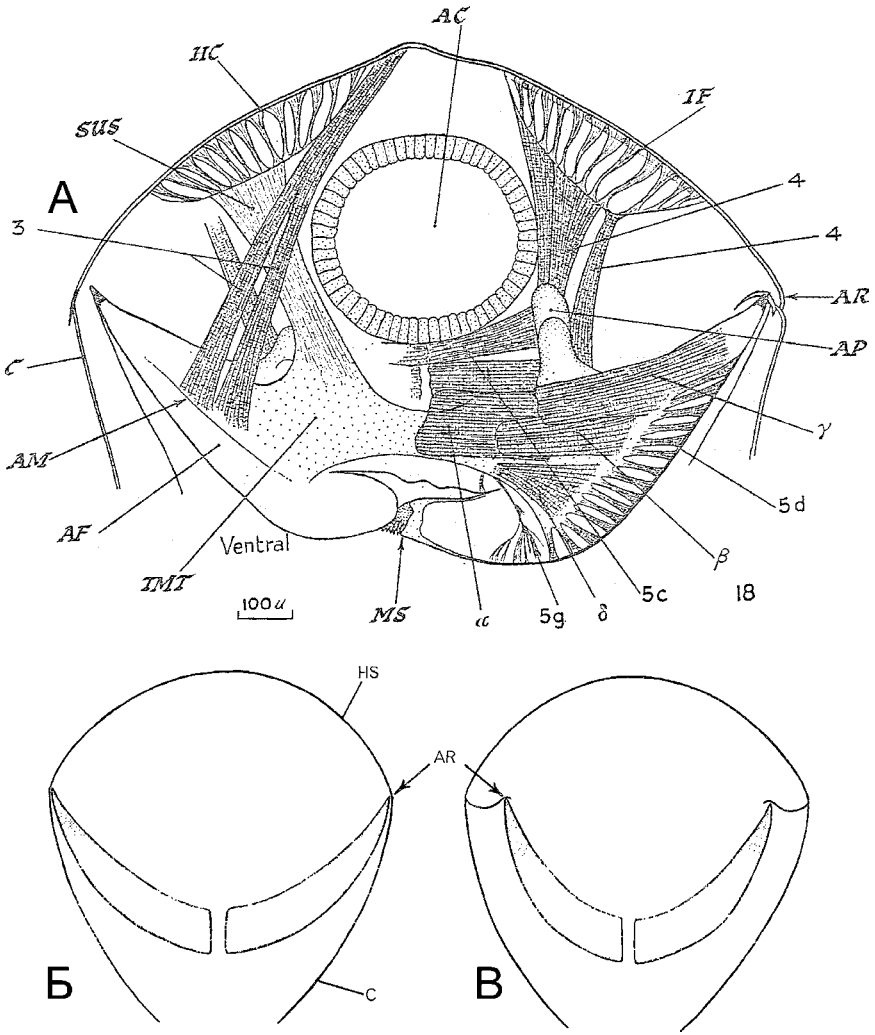


Рисунок 174. Мандибулы Anomopoda:
А — Мускулатура мандибул *Eurycercus* (Eurycercidae) на поперечном срезе; Б-В — схема причленения мандибул Aloninae (Б) и Chydorinae (В) (Chydoridae). (А по: Fryer, 1963; Б-В по: Fryer, 1968).

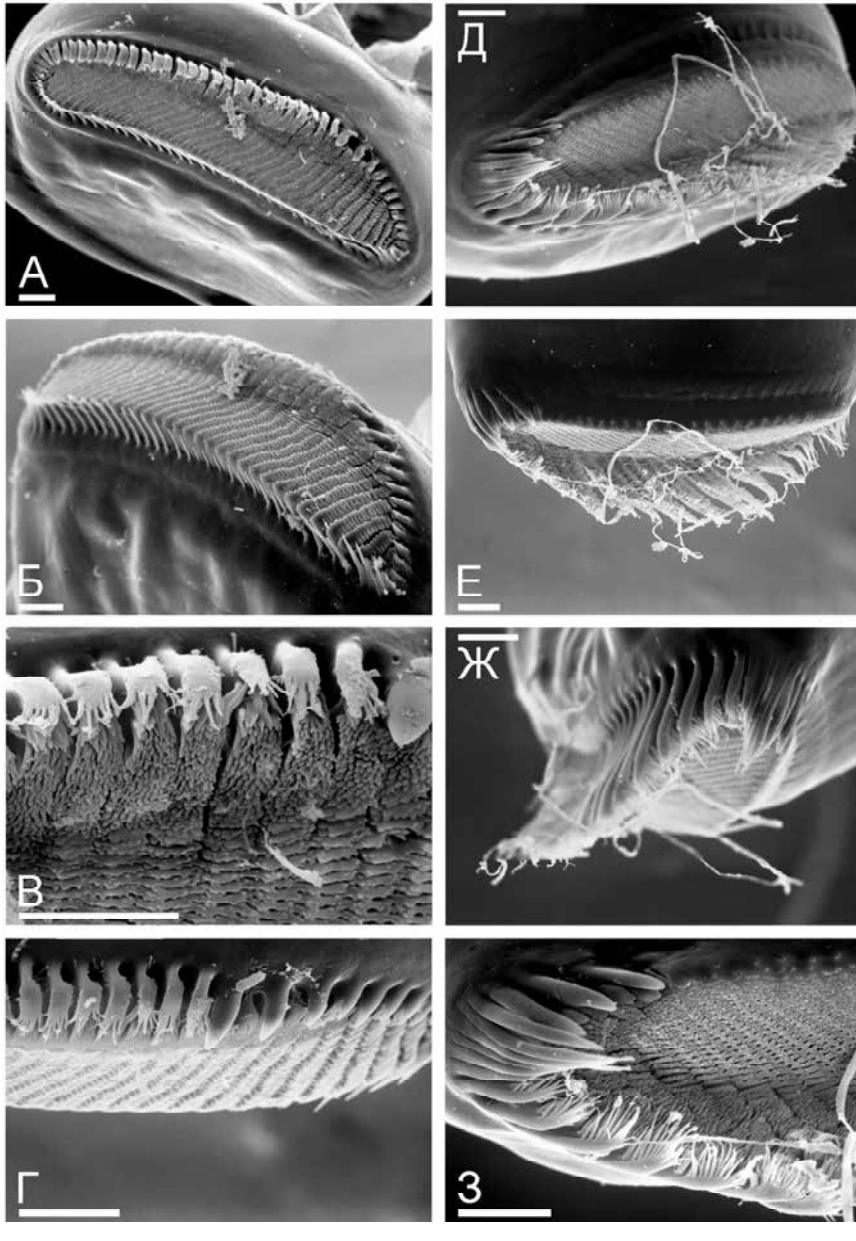


Рисунок 175. Жевательная поверхность мандибул *Daphnia magna* (Daphniidae): А-Б — правая мандибула, вид с дистальной стороны и сзади; В-Г — вооружение ее спинного края и заднеспинной зоны, вид со спинной стороны; Д-Ж — левая мандибула, вид с дистальной, спинной стороны и сзади; З — заднеспинная зона. Масштаб: 0.01 мм.

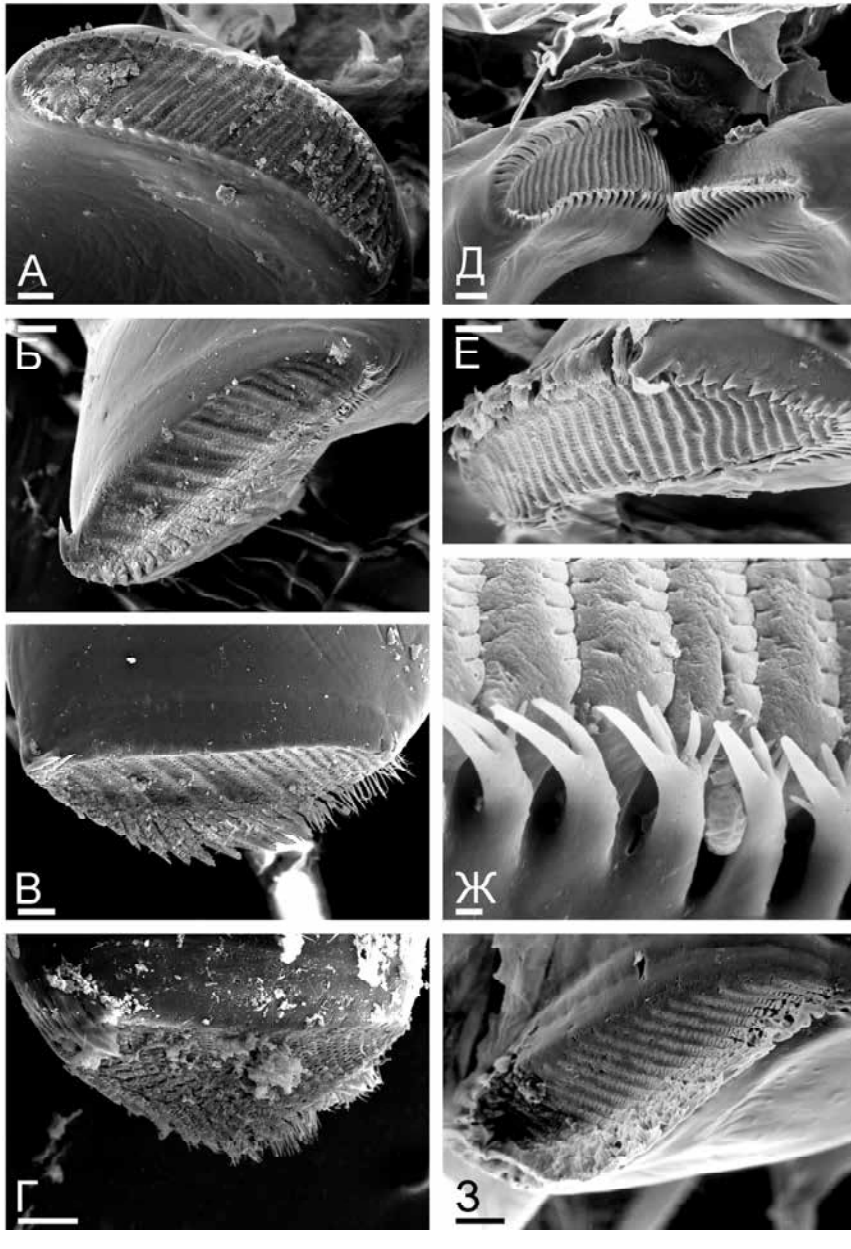


Рисунок 176. Мандибулы *Daphnia* (Daphniidae):
А-В — *Daphnia exilis*, правая и левая мандибулы; Г — *Daphnia pusilla*, правая мандибула; Д-З — *Daphnia pulex*, две мандибулы, правая, вооружение ее брюшного края, левая. Масштаб: А-Е, З — 0.01 мм; Ж — 0.001 мм.

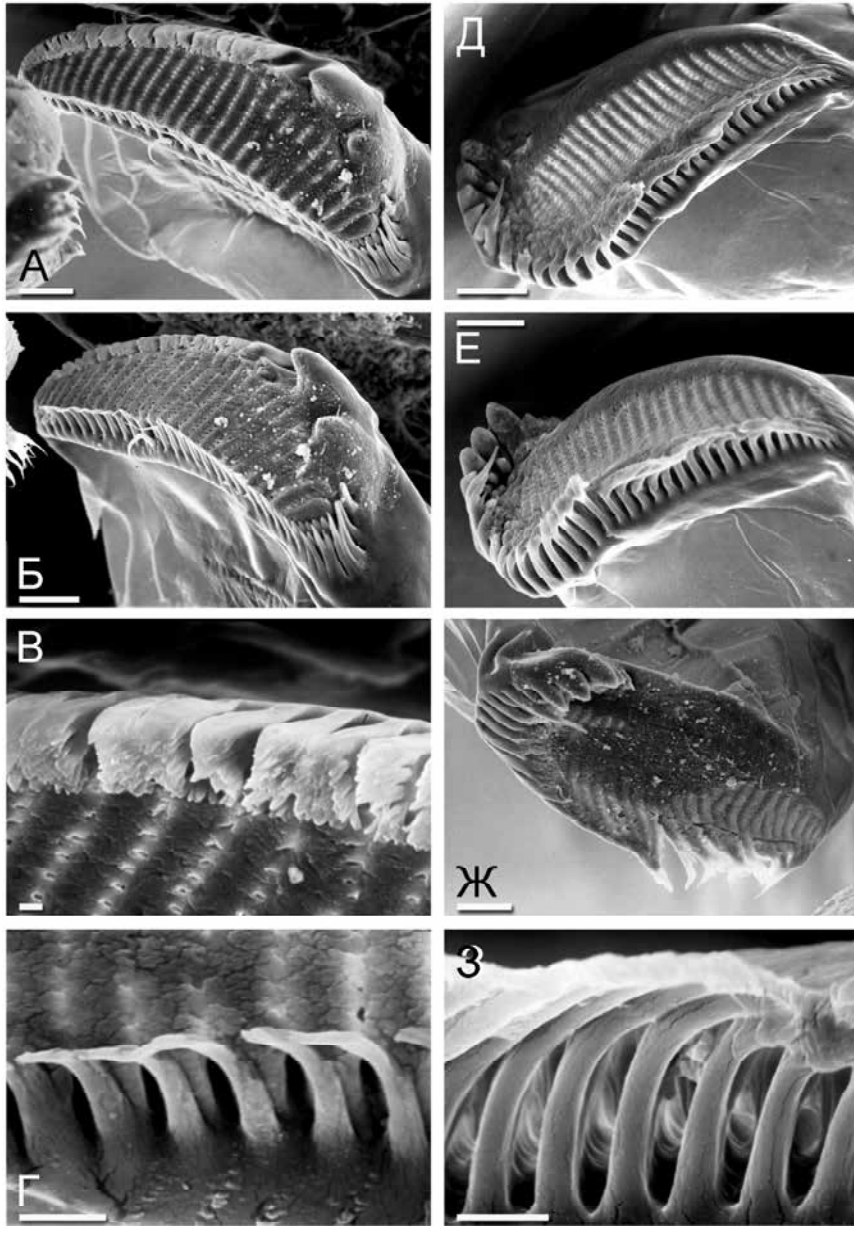


Рисунок 177. Мандибулы *Simocephalus vetulus* (Daphniidae): А-Г — правая мандибула, вооружение ее спинного и брюшного края; Д-Ж — левая мандибула и вооружение ее брюшного края. Масштаб: А-Б, Д-Ж — 0.01 мм; В-Г, З — 0.001 мм.

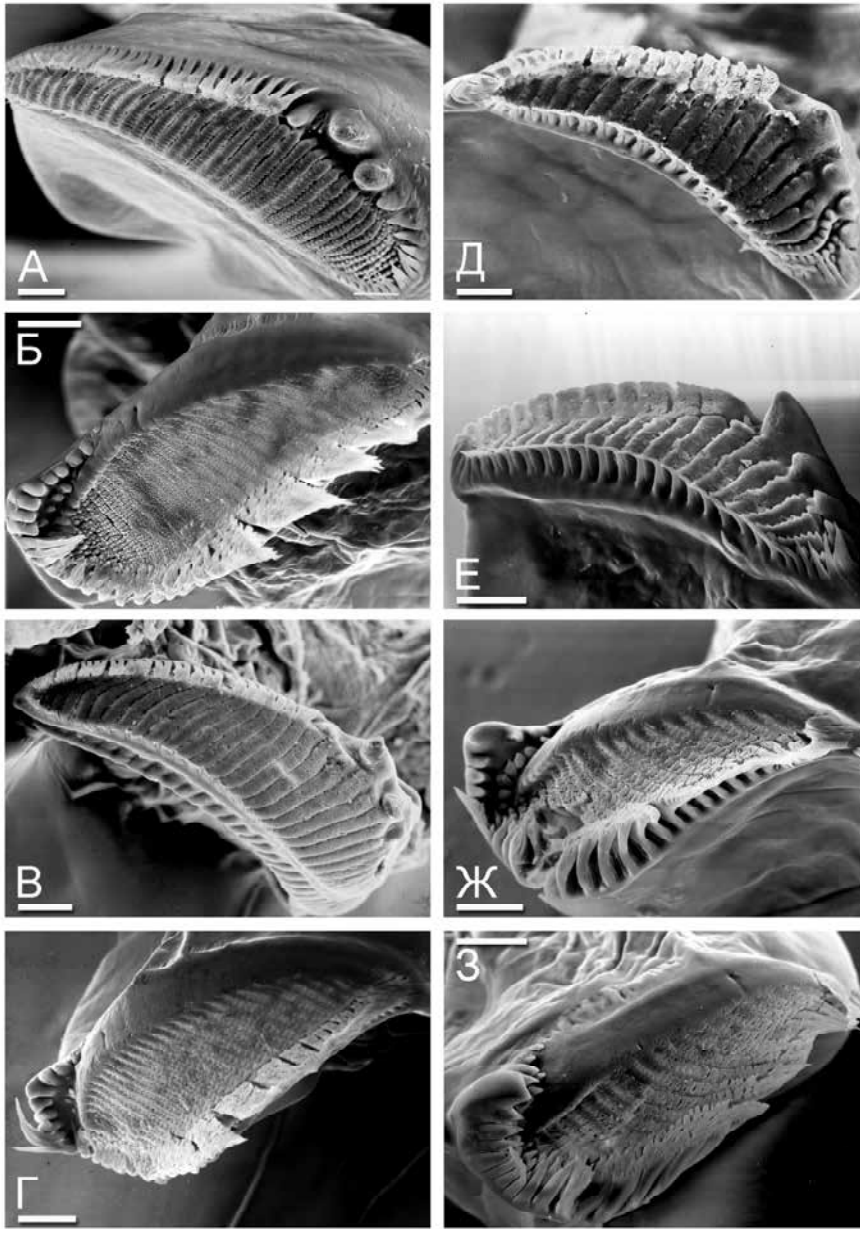


Рисунок 178. Жевательная поверхность мандибул *Simocephalus* (Daphniidae):
А-Б — *S. exspinosus*, правая и левая мандибулы; В-Г — *S. acutirostratus*, правая и левая; Д-Е — *S. serrulatus*, правая мандибула, вид с дистальной и брюшной стороны; Ж-З — левая, вид с дистальной и спинной стороны. Масштаб: 0.01 мм.

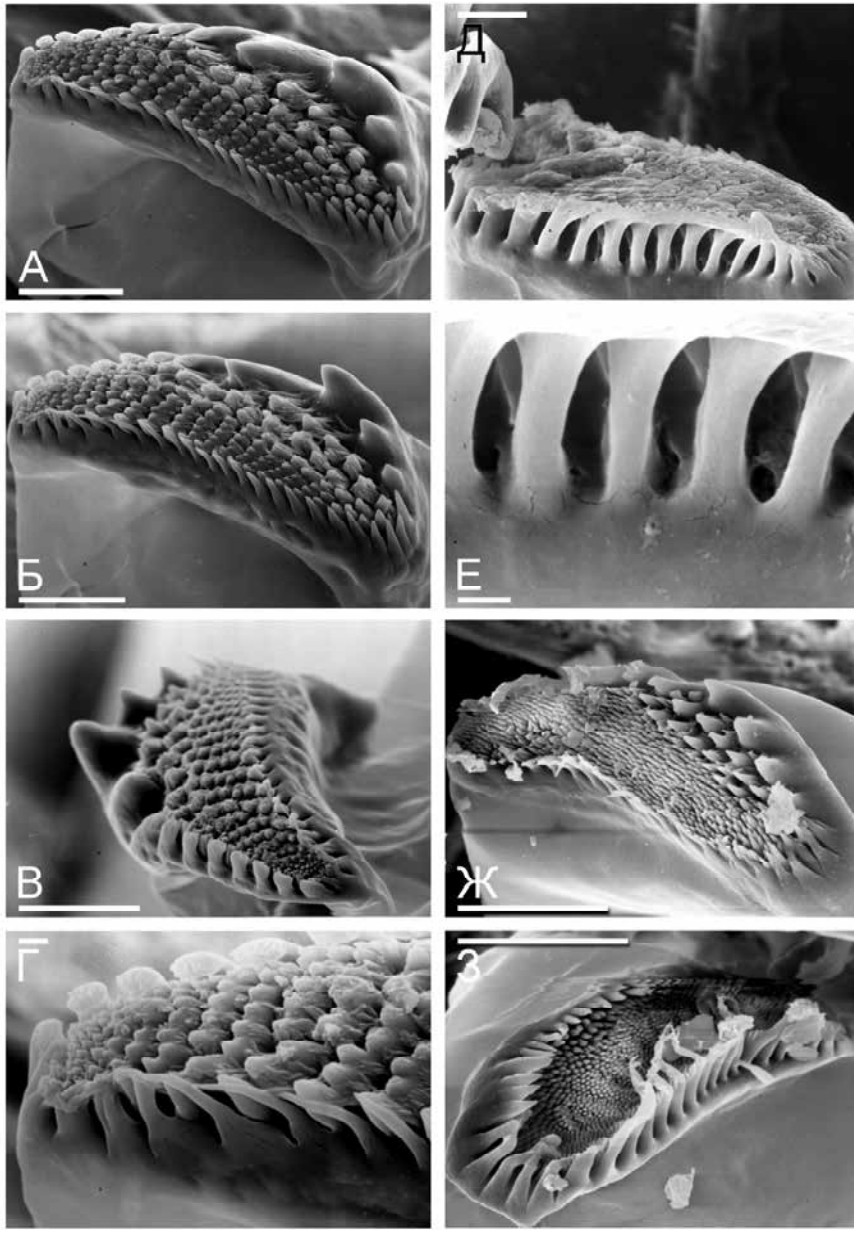


Рисунок 179. Жевательная поверхность мандибул Daphniidae:
А-Г — *Megafenestra aurita*, правая мандибула, вид с дистальной, брюшной стороны и спереди; ее передняя часть; Д-Е — левая мандибула и поры между элементами ее брюшного края; Ж-З — *Ceriodaphnia laticaudata*, правая и левая мандибулы. Масштаб: А-В, Ж-З — 0.01 мм; Г-Е — 0.001 мм.

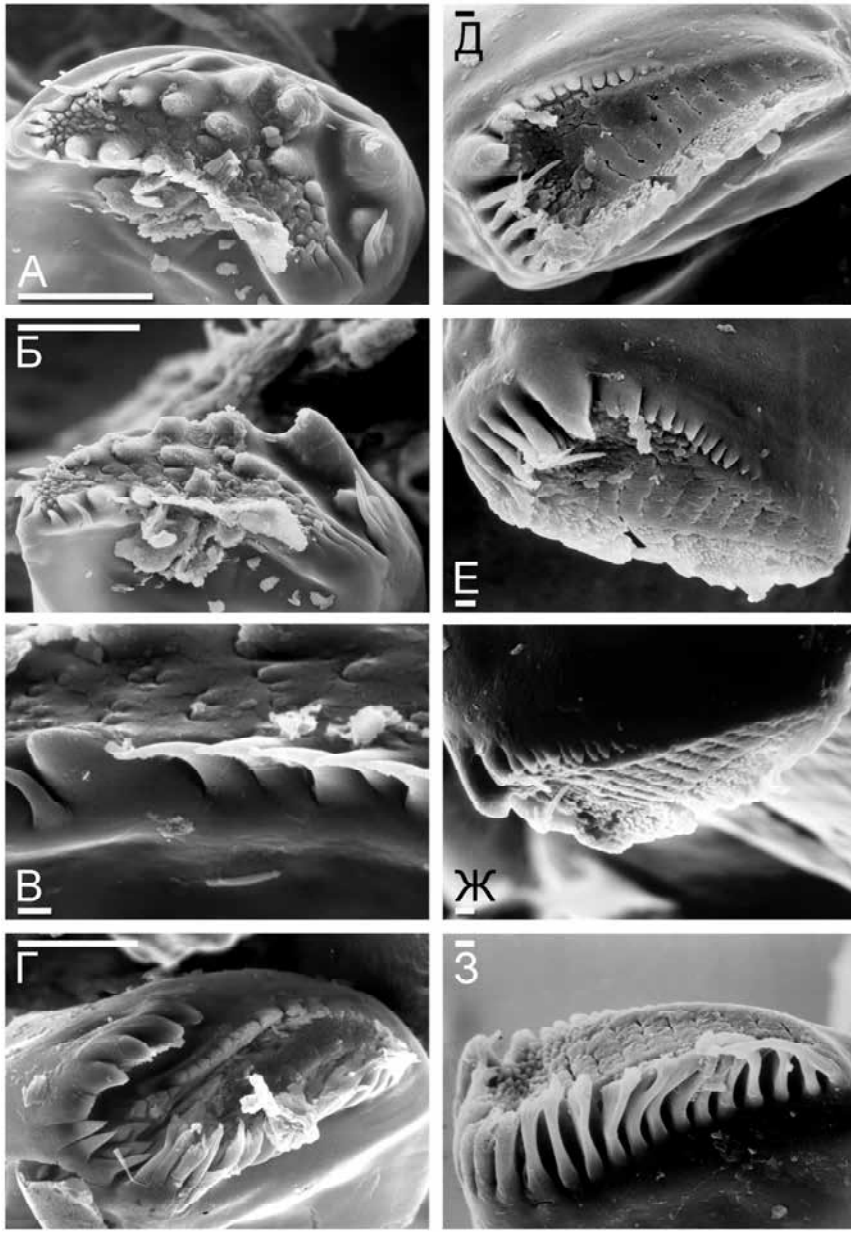


Рисунок 180. Жевательная поверхность мандибул Daphniidae и Moinidae:
А-В — *Scapholeberis mucronata*, правая мандибула, вид с дистальной и брюшной стороны и вооружение брюшного края; Г — левая; Д-З — *Moinodaphnia macleayi*, левая мандибула, вид с дистальной, спинной, переднеспинной и брюшной стороны. Масштаб: А-Б, Г — 0.01 мм; В, Д-З — 0.001 мм.

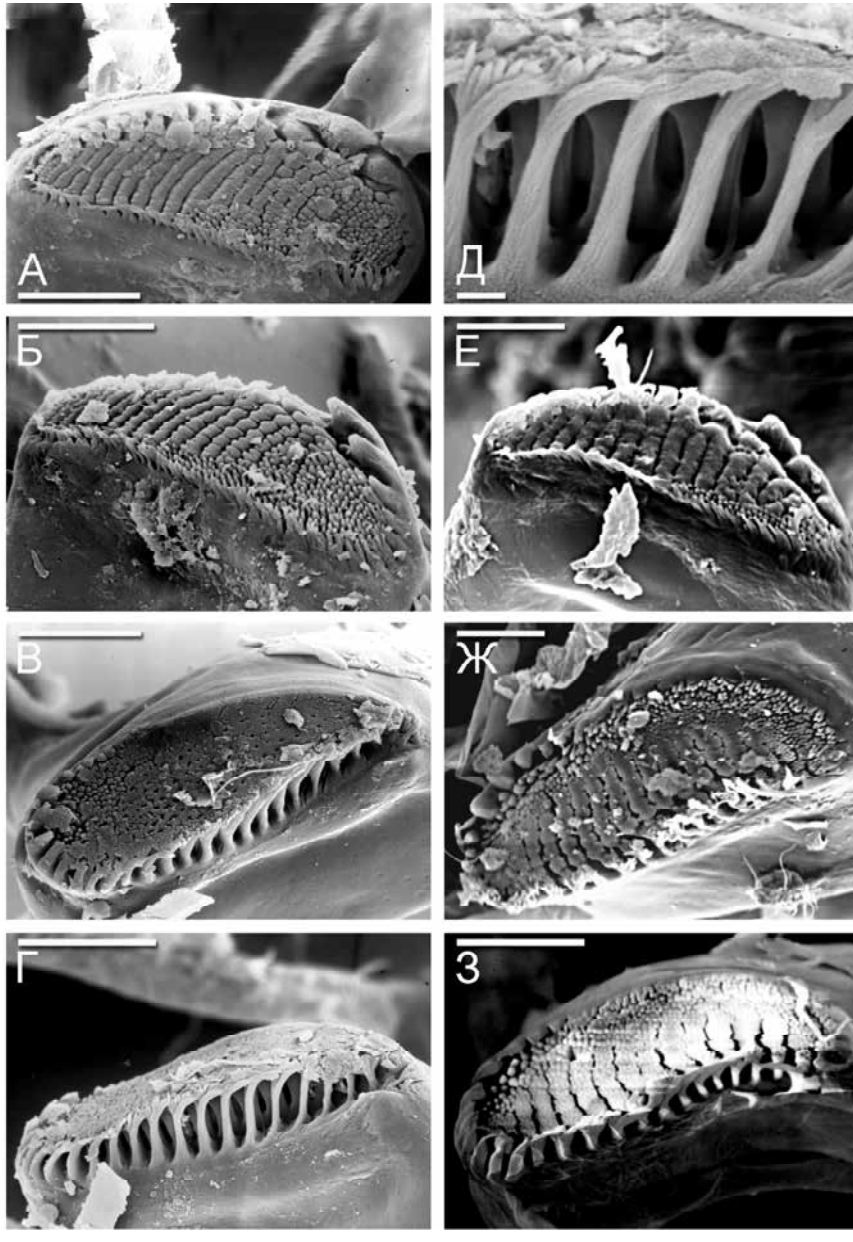


Рисунок 181. Жевательная поверхность мандибул *Moina* (Moinidae):
А-Б — *Moina chankensis*, правая мандибула; В-Д — левая и ее брюшной край; Е — *Moina micrura*, правая мандибула; Ж-З — *Moina macrocopa,* левая мандибула. Масштаб: Д — 0.01 мм; А-Г, Е-З — 0.001 мм.

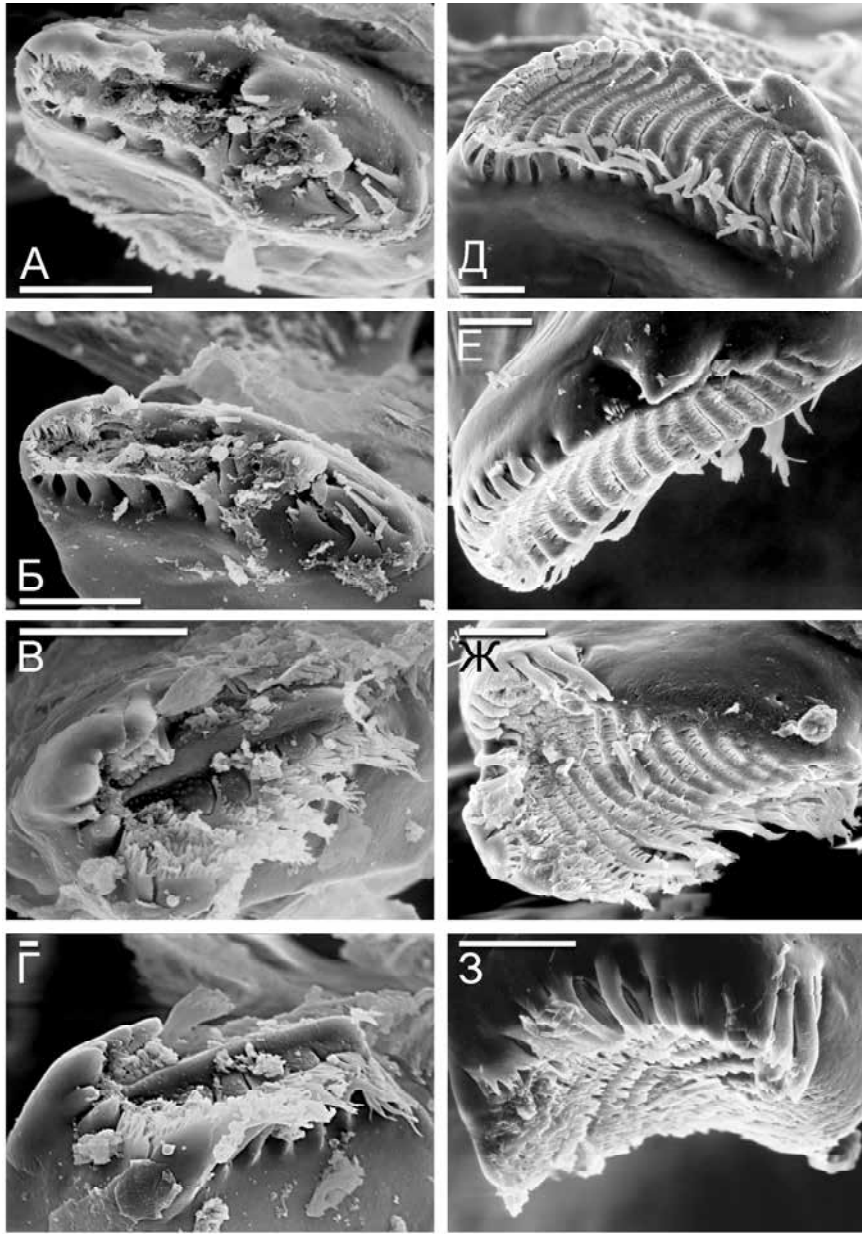


Рисунок 182. Жевательная поверхность мандибул Ilyocryptidae и Ophryoxidae: А-Б — *Ilyocryptus tuberculatus*, правая мандибула; В-Г — левая; Д-Е — *Ophryoxus gracilis*, правая мандибула; Ж-З — левая. Масштаб: А-В, Д-З — 0.01 мм; Г — 0.001 мм.

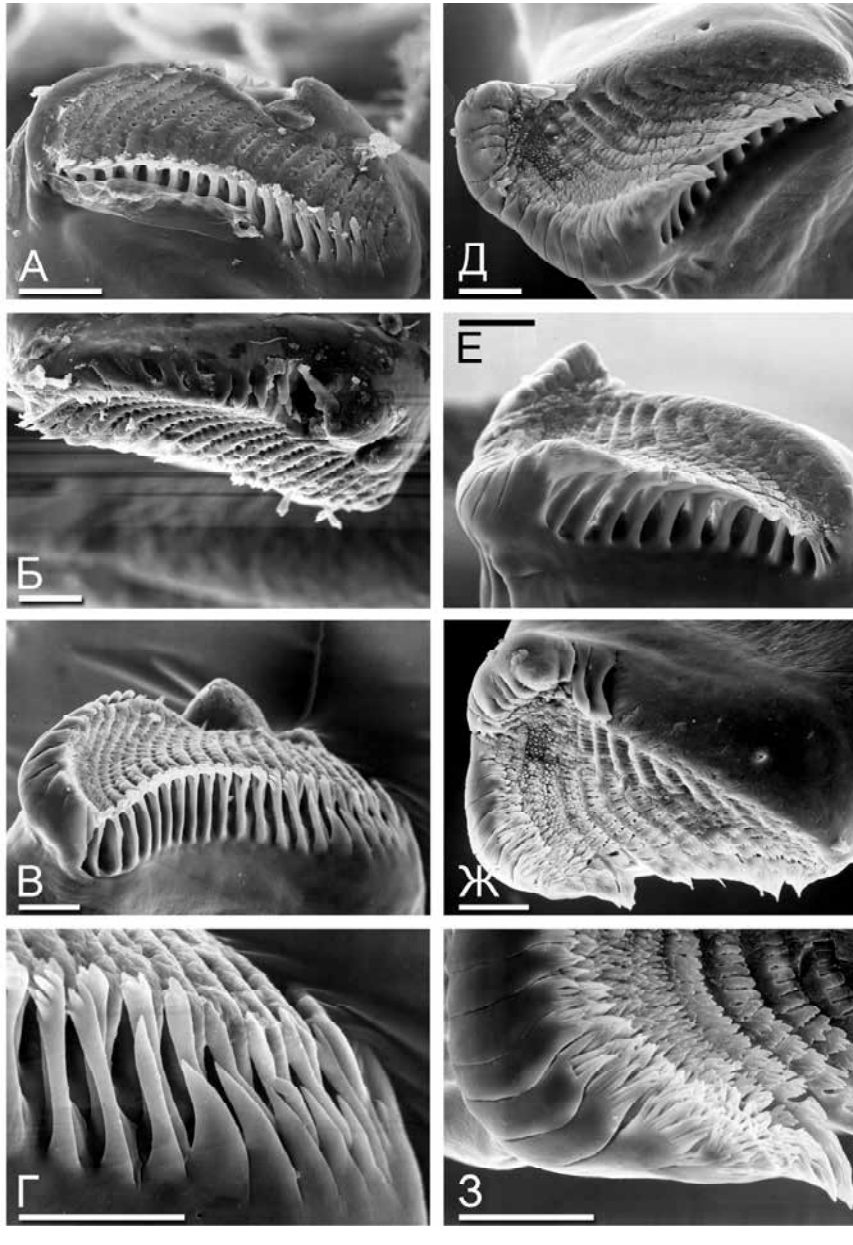


Рисунок 183. Жевательная поверхность мандибул *Acantholeberis curvirostris* (Acantholeberidae):
А-Г — правая мандибула; Д-З — левая мандибула. Масштаб: 0.01 мм.

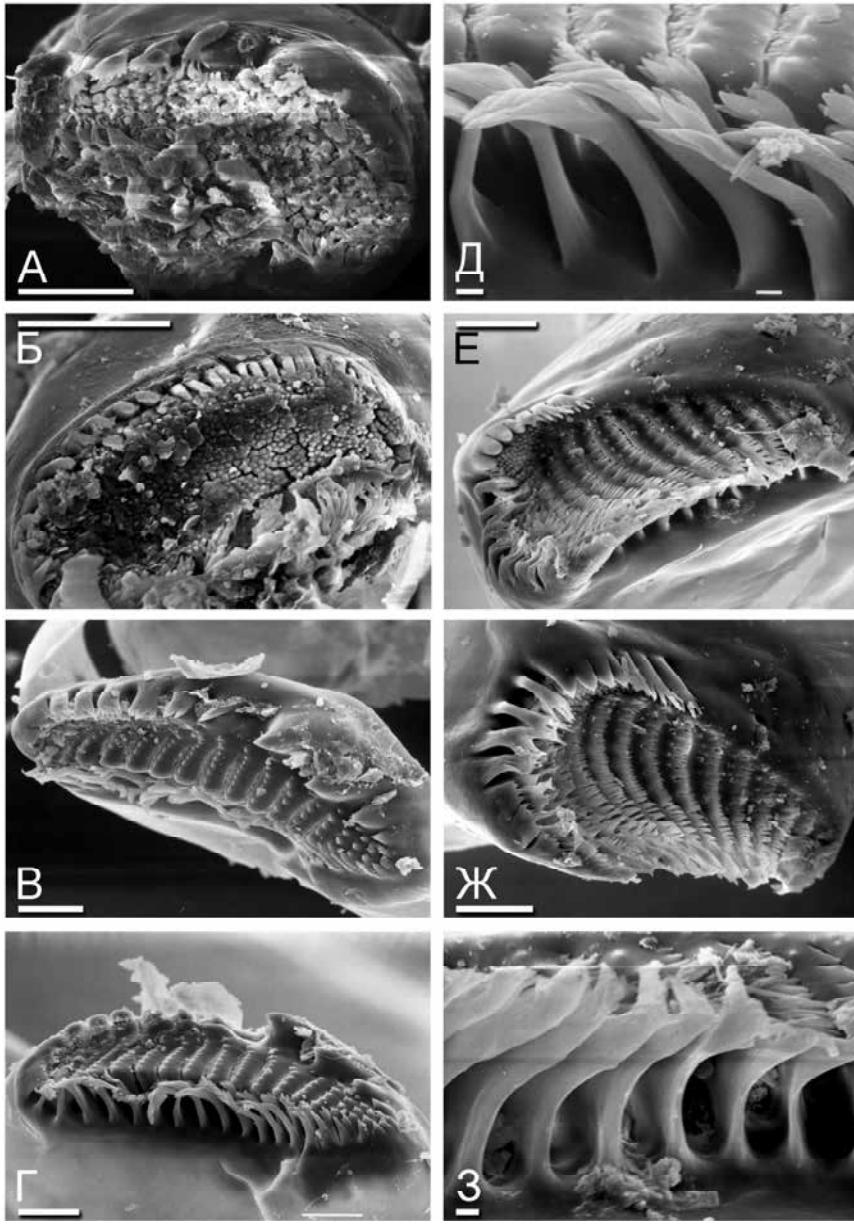


Рисунок 184. Мандибулы Macrothricidae:
А-Б — *Onchobunops tuberculatus*, правая и левая мандибулы; В-Д — *Pseudomoina lemnae*, правая мандибула, вооружение ее брюшного края; Е-З — левая мандибула и вооружение ее брюшного края. Масштаб: А-Г, Е-Ж — 0.01 мм; Д, З — 0.001 мм.

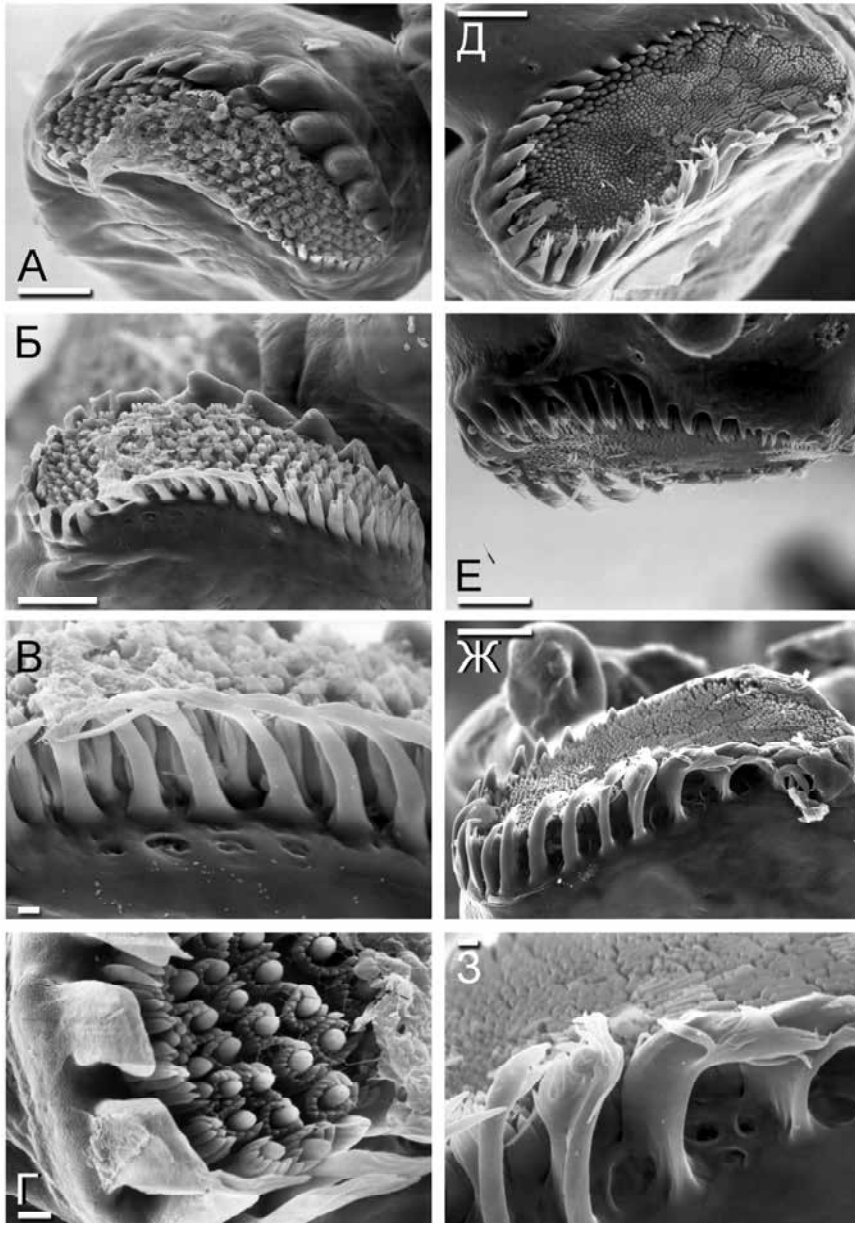


Рисунок 185. Мандибулы *Macrothrix longiseta* (Macrothricidae):
А-Г — правая мандибула, поры около зубцов брюшного края и вооружение передне-спинной зоны; Д-З — левая мандибула и поры около зубцов ее брюшного края. Масштаб: А-Б, Д-Ж — 0.01 мм; В-Г, З — 0.001 мм.

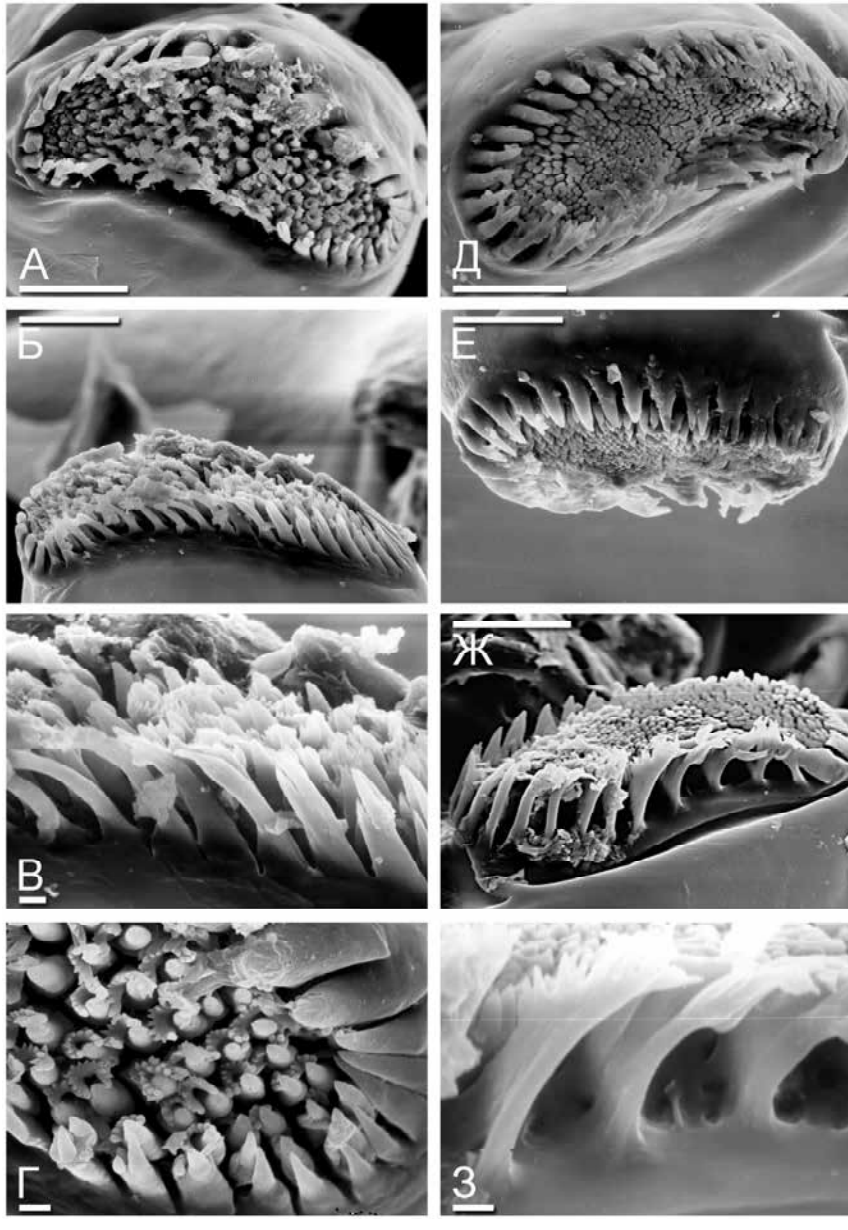


Рисунок 186. Жевательная поверхность мандибул *Macrothrix flagellata* (Macrothricidae): А-Б — правая мандибула, дистально и с брюшной стороны; В — вооружение брюшного края; Г — элементы переднебрюшной зоны; Д-Ж — левая мандибула дистально, со спинной и с брюшной стороны; З — поры на ее брюшном крае. Масштаб: А-Б, Д-Ж — 0.01 мм; В-Г, З — 0.001 мм.

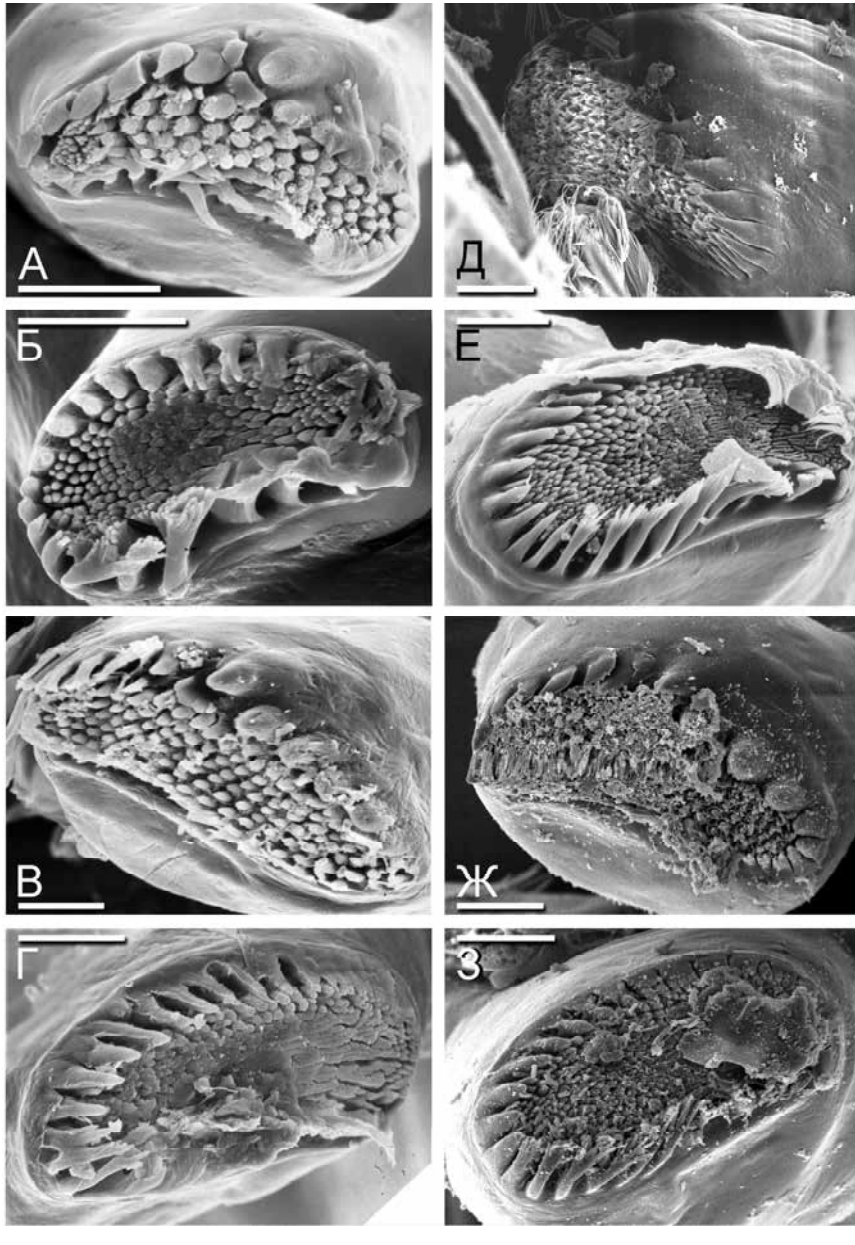


Рисунок 187. Жевательная поверхность мандибул *Macrothrix* (Macrothricidae): А-Б — *M. williamsi*, правая и левая мандибулы; В-Г — *M. tripectinata*, правая и левая мандибулы; Д-Е — *M. dadayi*, правая и левая мандибулы; Ж-З — *M. hirsuticornis*, правая и левая мандибулы. Масштаб: 0.01 мм.

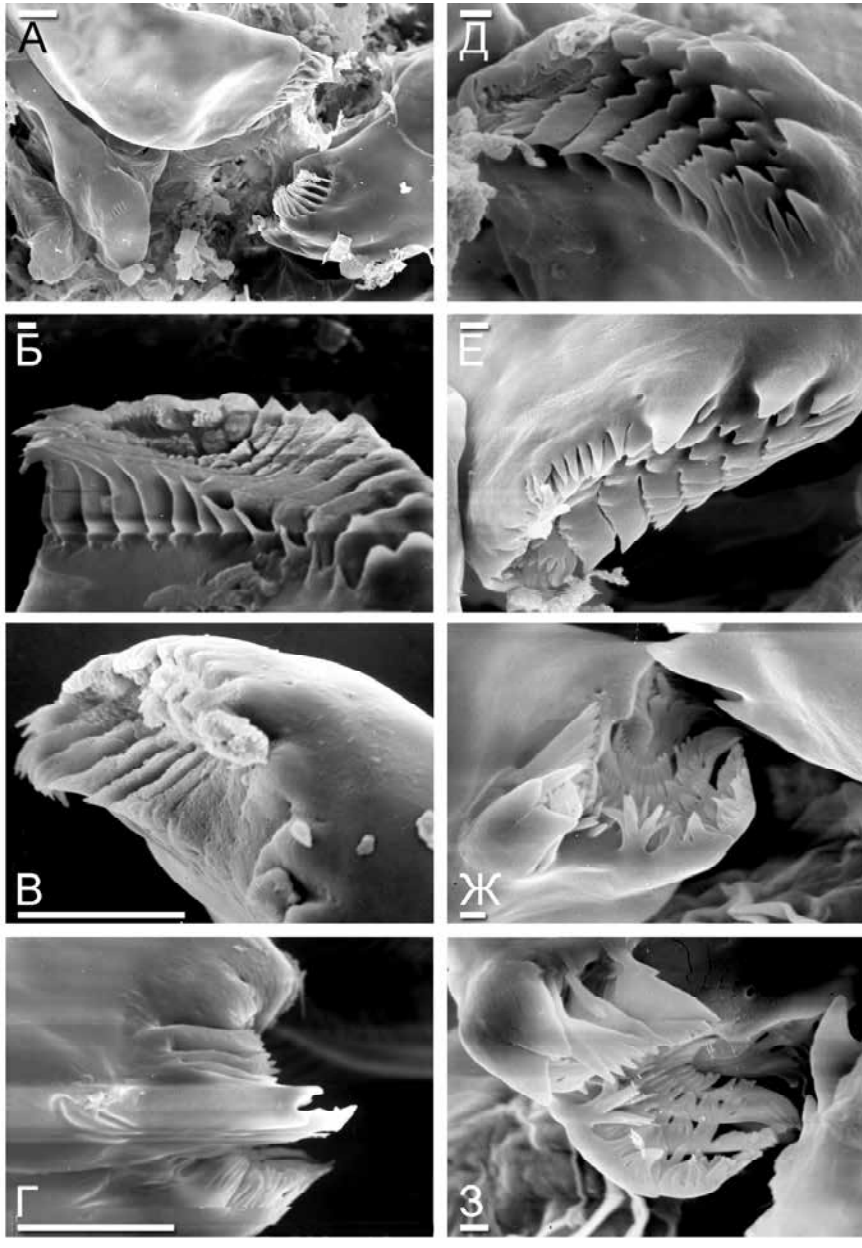


Рисунок 188. Жевательная поверхность мандибул Bosminidae:
А-Г — *Bosmina* cf. *longispina*, две мандибулы, правая с брюшной стороны и сзади, левая, вид сзади; Д-Е — *Bosminopsis deitersi*, правая мандибула; Ж-З — *Bosminopsis deitersi*, левая мандибула. Масштаб: А, В-Г — 0.01 мм; Б, Д-З — 0.001 мм.

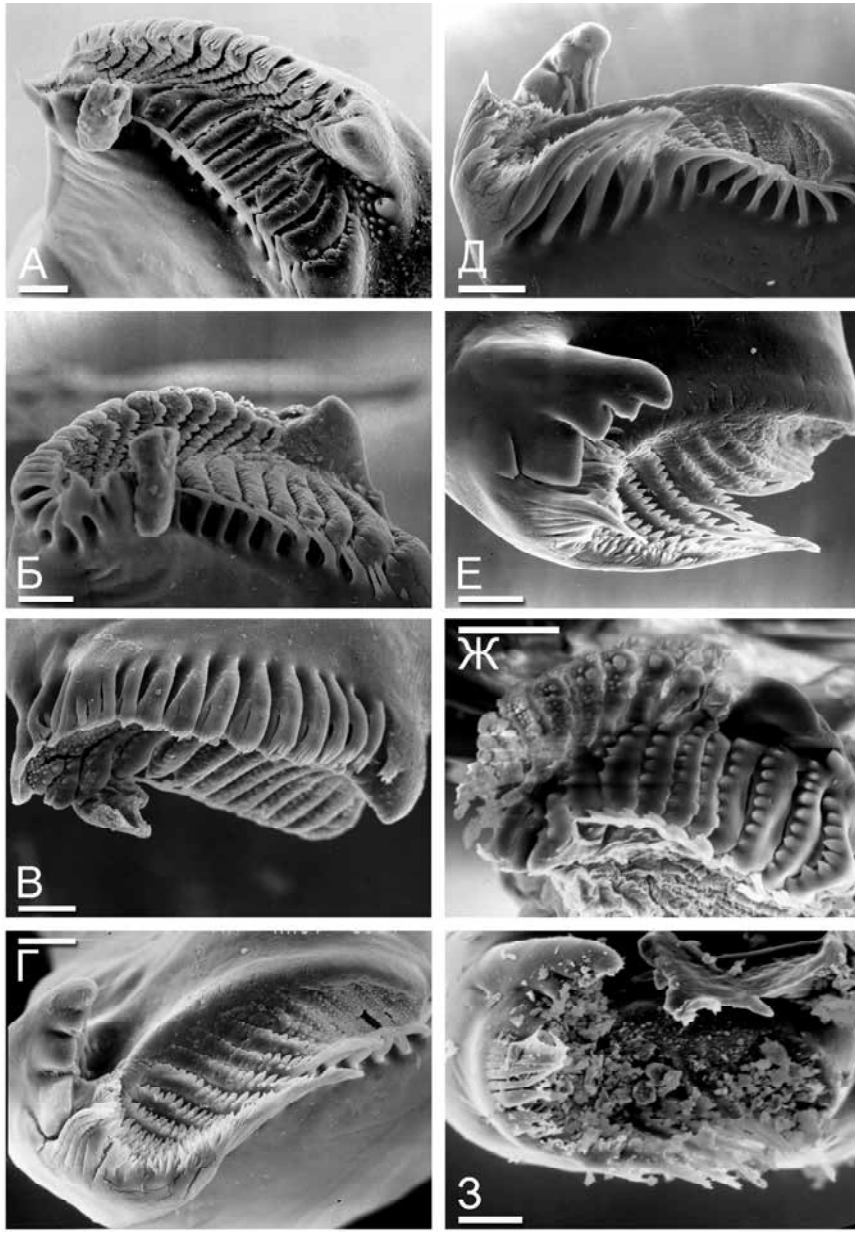


Рисунок 189. Жевательная поверхность мандибул Eurycercidae:
А-В — *Eurycercus lamellatus,* правая мандибула, вид с дистальной, брюшной и спинной стороны; Г-Е — левая мандибула, вид с дистальной, брюшной и спинной стороны. Ж-З — *Eurycercus* sp., Колумбия, правая и левая мандибулы с дистальной стороны. Масштаб: 0.01 мм.

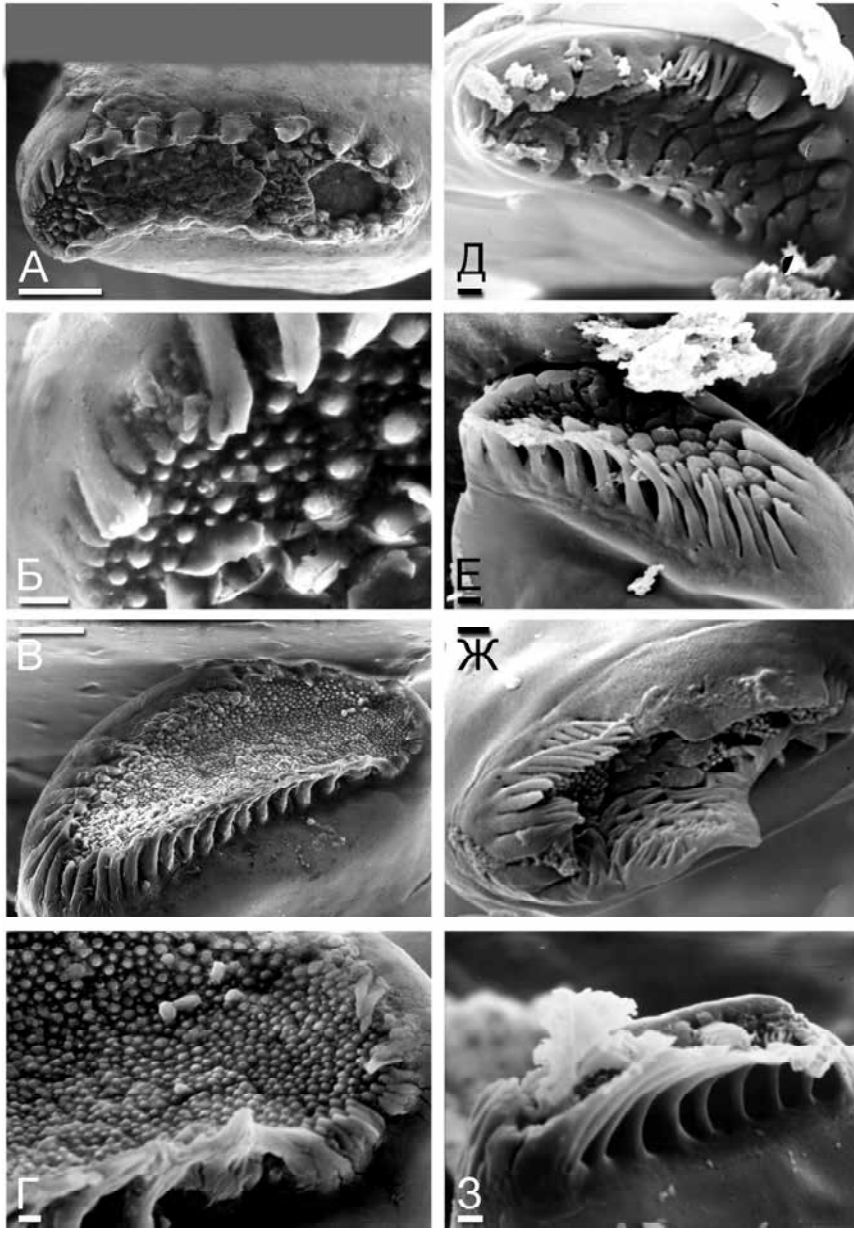


Рисунок 190. Жевательная поверхность мандибул Chydoridae:
А-Б — *Saycia cooki*, правая мандибула; В-Г — левая; Д-Е — *Acroperus hapae,* правая мандибула; Ж-З — левая. Масштаб: А, В — 0.01 мм; Б, Г-З — 0.001 мм.

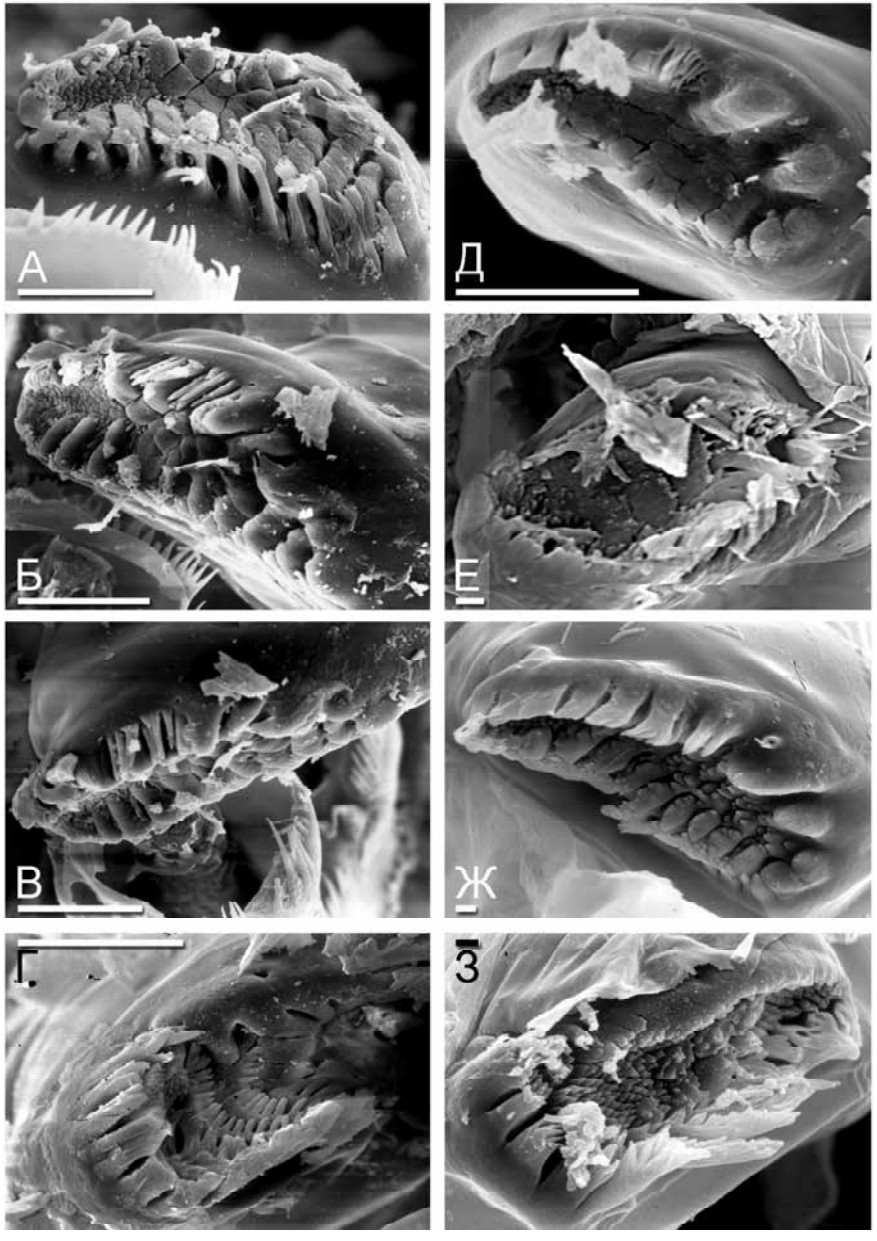


Рисунок 191. Жевательная поверхность мандибул Chydoridae:
А-В — *Alona kendallensis*, правая мандибула; Г — левая; Д-Е — *Kozhowia kozhowi*, правая и левая мандибула; Ж-З — *Kozhowia brevidentata*, правая и левая мандибула. Масштаб: А-Д — 0.01 мм; Е-З — 0.001 мм.

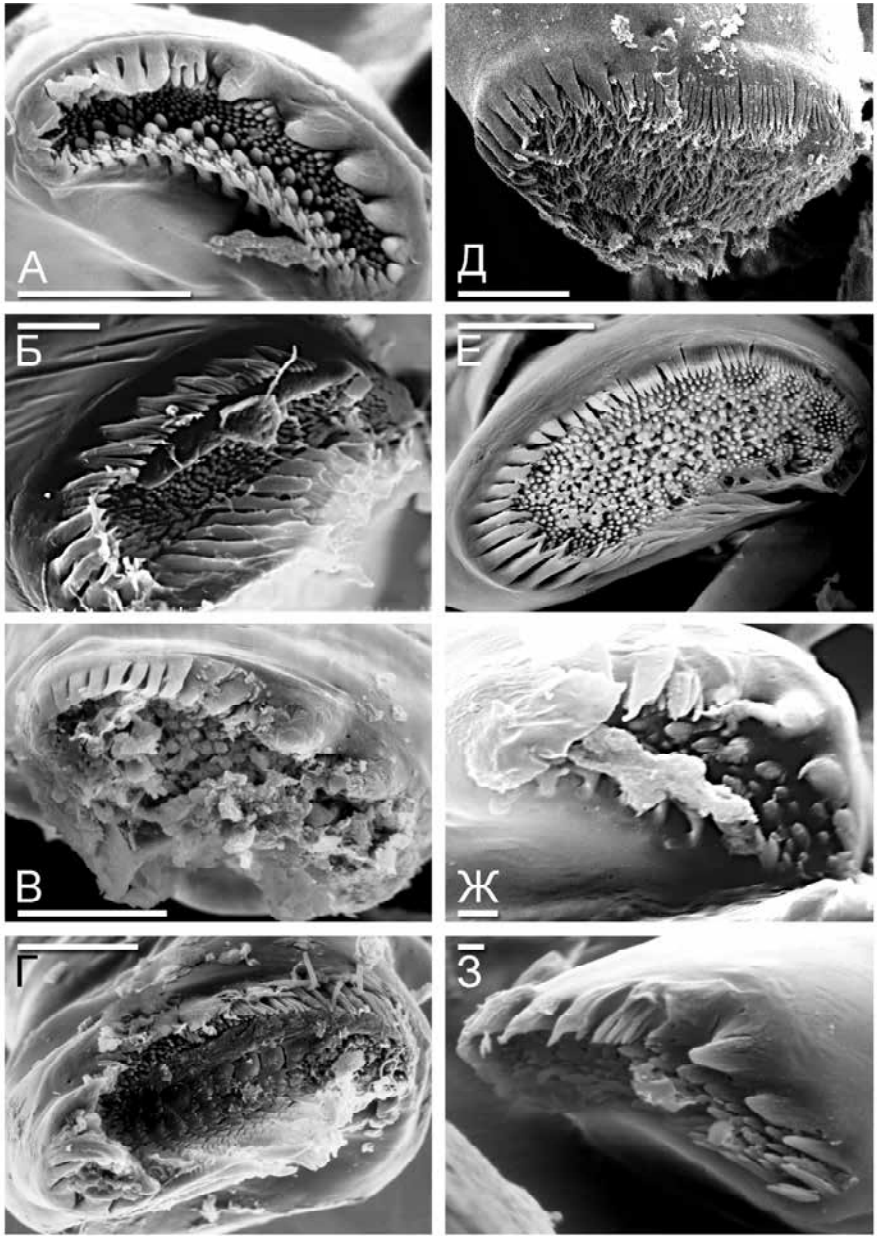


Рисунок 192. Жевательная поверхность мандибул Chydoridae:
А-Б — *Tretocephala ambigua*, правая и левая мандибулы; В-Г — *Euryalona orientalis*, правая и левая мандибулы; Д — *Leydigia ciliata*, левая мандибула; Е — *L. acanthocercoides*, левая мандибула; Ж-З — *Indialona ganapati*, правая мандибула. Масштаб: А-Е — 0.01 мм; Ж-З — 0.001 мм.

Среди Daphniidae встречаются более специализированные типы строения жевательной поверхности. У *Megafenestra* (Рис. 179-А-Г) бугорки на диагональных складках правой мандибулы укрупнены, а задне-спинные зубцы относительно велики, в то время как левая мандибула сходна с таковой у *Daphnia*. Мандибулы *Simocephalus* (Рис. 178) и *Scapholeberis* (Рис. 180-А-Г) более сильно видоизменены по сравнению с исходным типом и будут обсуждены ниже.

У крупных *Eurycercus* (Рис. 189), *Acantholeberis* (Рис. 183), *Ophryoxus* (Рис. 182-Д-З), *Ilyocryptus* (Рис. 182-А-Г), *Pseudomoina* (Рис. 184-В-Ж) сокращено число диагональных складок. Но главной особенностью жевательных поверхностей мандибул этих животных является мощное развитие заднеспинных зубцов — орудия перетирания крупной пищи. На правой мандибуле их число сокращено (до одного, очень крупного, и второго, рудиментарного, у *Eurycercus*), а размер сильно увеличен. На левой мандибуле *Eurycercus* и *Ilyocryptus* имеется специальный отчлененный вырост, который вместе с зубцами на правой мандибуле образует жернов для размалывания пищи. У *Ophryoxus*, *Acantholeberis* и *Pseudomoina* этот жернов менее выражен, хотя тоже имеется. Аналогично устроены мандибулы некоторых Chydoridae, например *Kozhowia* и *Alona* (Рис. 191).

Высокая степень олигомеризации элементов молярных поверхностей мандибул *Eurycercus* (особенно задне-спинных зубцов) — следствие адаптации к питанию разнообразной пищей в прибрежных зарослях, что подтверждено анализом содержимого кишечников (Fryer, 1963). Примечательно, что мандибулы у *Eurycercus lamellatus*, рассматриваемого многими исследователями в числе наиболее примитивных представителей Chydoridae и всего отряда (Fryer, 1963; Смирнов, 1971а), устроены сложнее, чем у *Daphnia* — одного из наиболее специализированных родов Daphniidae и Anomopoda в целом.

У *Moina* (Рис. 181), *Moinodaphnia* (Рис. 180-Д-З) и *Simocephalus* (Рис. 177-178) с большим числом диагональных складок на передне-брюшной зоне (в отличие от описанных выше родов) на задне-спинной зоне правой мандибулы имеется несколько зубцов, а на левой мандибуле — оттянутый выступ со сложной системой зубцов; задние элементы передне-брюшной зоны также велики и образуют подобие грабель, загнутых вперед.

У наиболее мелких исследованных Anomopoda, *Bosminopsis* и *Bosmina* (Bosminidae) (Рис. 188), наблюдается ярко выраженная олигомеризация всех частей жевательных поверхностей:

(1) сильнейшие среди Anomopoda различия в строении левой и правой мандибул;

(2) увеличение относительного размера выростов брюшного и заднего края левой мандибулы;

(3) распад ряда элементов левой мандибулы на несколько "грабель";

(4) сокращение числа диагональных складок до десятка и менее;

(5) специализация элементов самой диагонали, которая вместо ряда однообразных мельчайших бугорков несет несколько крупных зубчиков, вид которых закономерно меняется от спинного края к брюшному;

(6) редукция краевых выростов правой мандибулы и уменьшение числа задне-спинных зубцов на ней.

У многих Anomopoda разных семейств полностью отсутствуют диагональные складки, а бугорки равномерно распределены по передне-брюш-

ной зоне. Такой тип строения характерен для *Ceriodaphnia laticaudata* (Рис. 179-Ж-З), *Scapholeberis mucronata* (Рис. 180-А-Г) (Daphniidae), *Saycia cooki* (Рис. 190-А-Г), *Leydigia laevis*, *Tretocephala ambigua*, *Euryalona orientalis* (Рис. 192) (у последнего вида так устроена только правая мандибула) (Chydoridae), *Onchobunops tuberculatus* и многочисленных исследованных видов рода *Macrothrix* (Macrothricidae) (Рис. 185-187). В пределах *Macrothrix* есть как виды, у которых еще прослеживаются следы диагоналей на правой мандибуле (*M. paulensis*, *M. pholpunthini*), так и представители без каких-либо намеков на них (*M. capensis*). Причем, для этого рода крайне характерна дифференциация бугорков на передне-брюшной зоне, когда вокруг одного большего выроста сгруппировано кольцо из меньших.

У всех видов с редуцированными диагоналями вооружение задне-спинной зоны обеих мандибул обычно представляет собой серию зубцов, не столь крупных, как описанные ранее у *Eurycercus* и *Ophryoxus*, исключение составляет *Scapholeberis* с крупными зубцами на обеих мандибулах.

3.9.4. Ротовые части

Парагнаты. Парагнаты (Рис. 193: pgn) — небольшие парные пост-оральные придатки, негомологичные парным конечностям, имеются у ряда крупных Branchiopoda и крупных Ctenopoda (Cannon, Leak, 1933). У Notostraca

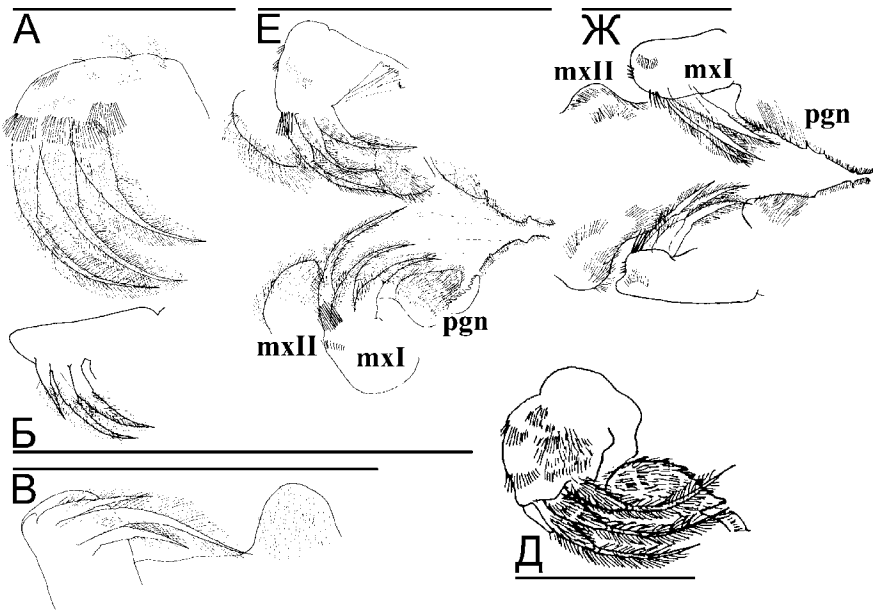


Рисунок 193. Ротовые части Anomopoda: А — *Daphnia curvirostris*, максилла I; Б — *Spinalona anophtalma*, максилла I; В — *Leydigia ciliata*, максилла I и парагната, вид изнутри; Д — *Macrothrix tripectinata*, максилла I и парагната, вид изнутри; Е — *Macrothrix elegans*, ротовые части, вид с брюшной стороны; Ж — *Macrothrix paulensis*, ротовые части, вид с брюшной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

хорошо выражен лабиум (нижняя губа) (Calman, 1909; Wagler, 1927; Dumont, Negrea, 2002), аналог парагнат. Бенинг (1941, С. 9) написал, что "нижняя губа ... обычно ... мало заметная у Calyptomera, больших размеров она достигает у *Leptodora*". Однако это мнение, как и последующее утверждение Смирнова (1971a) о наличии парагнат у Chydoridae, базировалось на статье Кэннона и Лик (Cannon, Leak, 1933), при этом, парагнаты ранее для Anomopoda ни разу не описывались.

Мной они впервые были найдены у представителей родов *Macrothrix* (Macrothricidae) и *Leydigia* (Chydoridae: Aloninae) (Рис. 193). К сожалению, эти придатки слишком малы, чтобы быть найденными у эмбрионов, поэтому ничего нельзя сказать об их сегментарной принадлежности.

Максиллы I. У большинства видов Anomopoda максиллы I (Рис. 193: mxI) представляют собой небольшие лопасти, несущие три длинные и одну короткую щетинки (Claus, 1876; Lilljeborg, 1901; Behning, 1912; Fryer, 1963, 1974, 1995). У некоторых Chydoridae и Macrothricidae имеется только три щетинки (Смирнов, 1971a; Kotov et al., 2004). Мной найдено, что среди видов рода *Macrothrix* есть виды как с тремя, так и с четырьмя щетинками (Рис. 193). У *Pseudochydorus* cf. *globosus* из Бразилии на максилле I имеются две длинные и одна рудиментарная щетинки (Hollwedel et al., 2003). Наконец у некоторых Aloninae, например, *Alona monacantha*, число щетинок на максилле I сокращено до двух (Sinev, 2004c).

Максиллы II. Максиллы II отсутствуют у большинства Anomopoda (Fryer, 1963, 1968, 1991b). Фрайер (Fryer, 1974, 1995) нашел их у крупного макротрицидоподобного рачка *Acantholeberis*. У исследованных видов *Macrothrix* (Macrothricidae) также отмечены максиллы II (представляющие собой опушенные бугорки, лишенные каких-либо щетинок), не отмеченные предыдущими исследователями этих рачков (Рис. 193-Е-Ж, mxII), при этом, у другой части видов этого рода они найдены не были (Рис. 193-Д).

3.10. Торакальные конечности

Общая схема строения. Торакоподы Anomopoda уникальны для Branchiopoda полным отказом от сериальной гомологии, они устроены весьма сложно, ни одна из пар не похожа на другую (что отражено в названии отряда) (Рис. 194-220). Однако большинство авторов старых и современных публикаций избегало (и избегает!) описаний торакальных конечностей. Даже самый начальный этап их изучения — вычленение отдельных торакоподов, особенно у мелких Anomopoda — требует специальных навыков, и зачастую вызывает священный страх у неопытных исследователей.

В данной главе, перед описанием отдельных конечностей, я привожу общую схему строения таковых у Anomopoda (и Branchiopoda в целом). Она предполагает выделение основания (протоподита) с двумя частями — коксоподитом и базиподитом, и двух ветвей — экзоподита и эндоподита. Внешний вырост на коксоподите называется преэпиподит, а на базиподите — эпиподит. Внутренний вырост на коксоподите называется гнатобаза (эндит 1), а на базиподите — базальный эндит (эндит 2). На эндоподите также имеются выросты — малые эндиты (эндиты 3-5). На всех эндитах имеется два ряда щетинок — маргинальные (передний ряд) и медиальные (задний ряд).

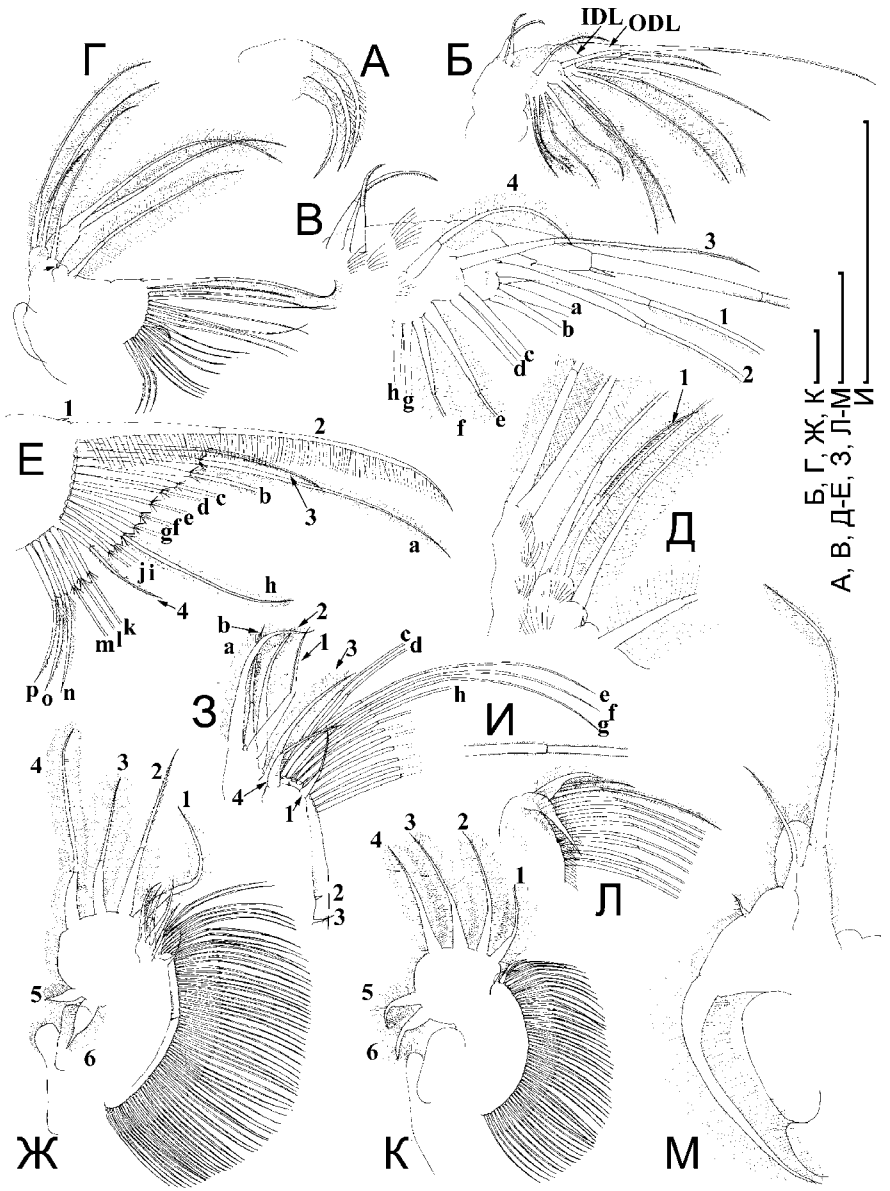


Рисунок 194. Максиллы I и торакоподы *Daphnia paggii* (Daphniidae):
А — максилла I; Б-В — торакопод I; Г-Е — торакопод II, его дистальная часть и гнатобаза; Ж-И — торакопод III, его внутренне-дистальная часть и фильтрующая щетинка гнатобазы; К-Л — торакопод IV и его внутренне-дистальная часть; М — торакопод V. Масштаб: 0.1 мм. (По: Kotov et al., 2010).

Все обсуждение гомологий торакальных конечностей Anomopoda отнесено в главу 7. При описании отдельных пар конечностей я опускаю эпиподиты и преэпиподиты, поскольку они устроены просто и относительно однообразно.

Торакальная конечность I-ой пары. У Daphniidae — Moinidae торакопод I вытянутый и относительно узкий (Рис. 194-Б-В; Рис. 195-А-В; Рис. 196-В-Е; Рис. 197-А-В; Рис. 198-Б-В, Е-Ж; Рис. 199-А; Рис. 215А-Б), в то время как у всех остальных семейств — широкий и массивный (Рис. 200-А; Рис. 201-Б; Рис. 202-А; Рис. 203-Б; Рис. 204-В; Рис. 205-А; Рис. 206-Г-Е; Рис. 207-А; Рис. 208-А-Б; Рис. 209-А; Рис. 210-А; Рис. 211-А-Б; Рис. 212-А; Рис. 213-214; Рис. 215-В-Д).

Экзоподит этой торакальной конечности представлен, по моему мнению, двумя остатками. У большинства видов — это маленькая внешняя дистальная доля, несущая не более двух щетинок (Рис. 215: ODL). Только у Bosminidae обе щетинки на ней крупные (Рис. 207-А). У большей части Anomopoda одна из щетинок большая, а другая — маленькая. При этом у части Anomopoda имеется так называемая внешняя добавочная щетинка (accessory seta по: Frey, 1982а-б, и др.), а у *Eurycercus* — две внешние добавочные щетинки на небольшом бугорке, которые также (помимо вышеупомянутой внешней доли) являются остатком экзоподита (Рис. 215-Г: as). Как мне представляется, внешняя дистальная доля несет две щетинки из дистальной группы прото-экзоподита I, а внешние добавочные щетинки — остатки его латеральной группы щетинок. У самок Moinidae (Рис. 215Б) экзоподит редуцирован, при этом, у самцов части видов он имеется, располагаясь на крупном возвышении (Paggi, 1973; Смирнов, 1976; Глаголев, 1984).

На внутренней части торакопода I имеется четыре или пять эндитов. У Daphniidae и Moinidae эндит 1 (гнатобаза) отсутствует, в то время как у большинства Anomopoda он имеется, хотя никогда не бывает крупным. По-видимому, щетинки на гнатобазе I соответствуют дистальному вооружению гнатобаз последующих торакоподов, то есть переднему ряду, в то время как задних щетинок на ней нет. Видимо, максимальное число щетинок на гнатобазе I — четыре (*Acantholeberis*). У Ilyocryptidae (Рис. 200-А) гнатобаза выражена не у всех видов, а если и имеется, то часто не несет щетинок. У Dumontiidae на ней расположена одна длинная щетинка. У части Chydoridae и макротрицидоподобных Anomopoda гнатобаза отсутствует, у других — имеется (Silva-Briano, 1998).

Эндиты 2-4 у Anomopoda относительно невелики, несут по одной задней щетинке и несколько передних, число которых различно в разных семействах. Только у Moinidae на эндитах 2-3 нет передних щетинок. Эндит 5, внутренняя дистальная доля (inner distal lobe по: Fryer, 1963, 1968, 1974), обычно явно отделен от эндита 4 и имеет специфическое вооружение (Рис. 215: IDL). У *Neothrix* и самца *Eurycercus* на нем расположено четыре щетинки, две из них явно из заднего ряда, а одна — из переднего, статус четвертой щетинки неясен. Для этой части торакопода I у части Chydoridae характерно преобразование некоторых щетинок в мощные крюки, причем, у различых родов видоизменению подвергаются разные щетинки (Smirnov, 1999b) и степень выраженности крюков может отличаться даже у близких видов, например, *Camptocercus australis* и *C. uncinatus* (Smirnov, 1998). Ван Дамме и др. (Van Damme et al., 2011) проследили усложнение организации двух щетинок внутренней дистальной доли в ходе эволюционной истории рода *Anthalona*.

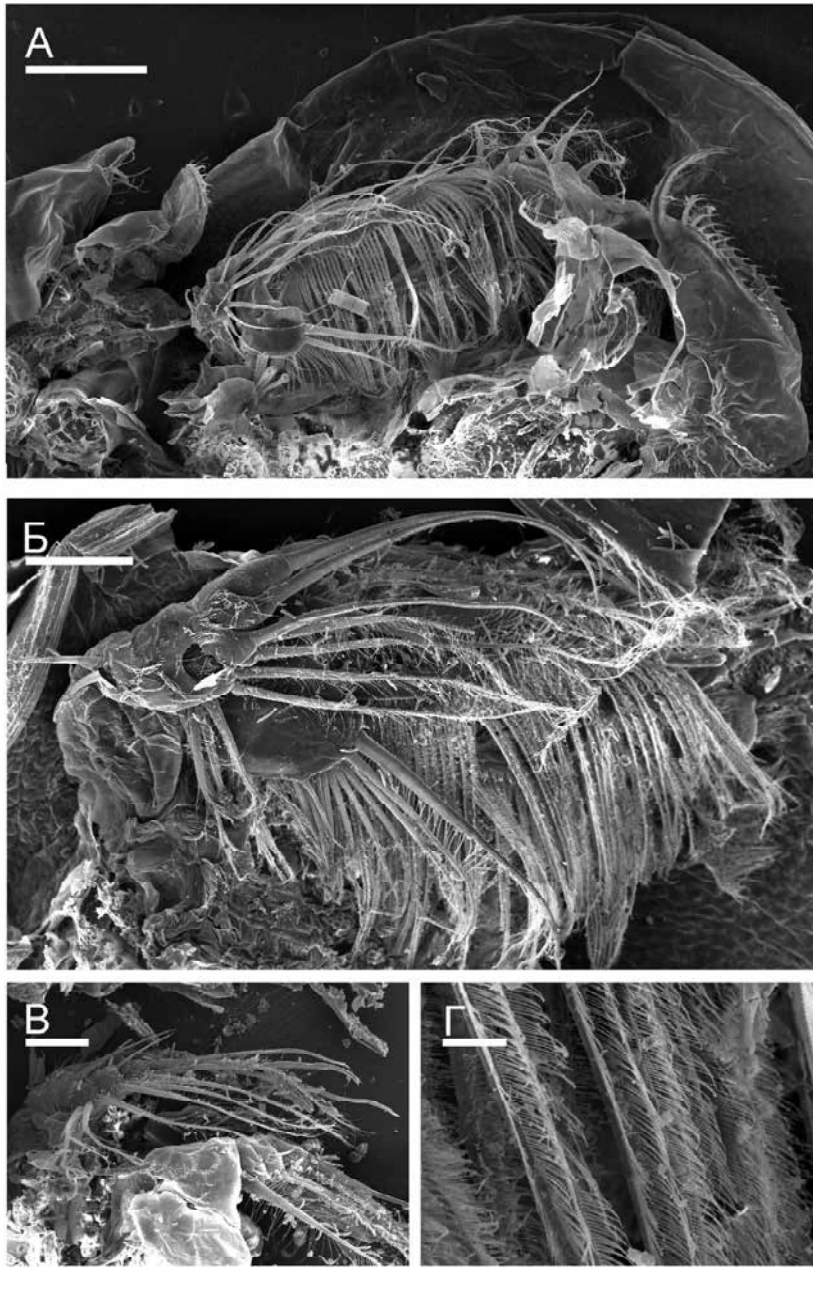


Рисунок 195. Система торакоподов Daphniidae, первичных фильтраторов:
А — *Daphnia laevis*, Argentina, фильтрующая камера, вид изнутри; Б-Г — *D. exilis*, фильтрующая камера, вид изнутри, торакоподы I-II изнутри, фильтрующие щетинки на гнатобазе III. Масштаб: А-Б — 0.1 мм; В-Г — 0.01 мм.

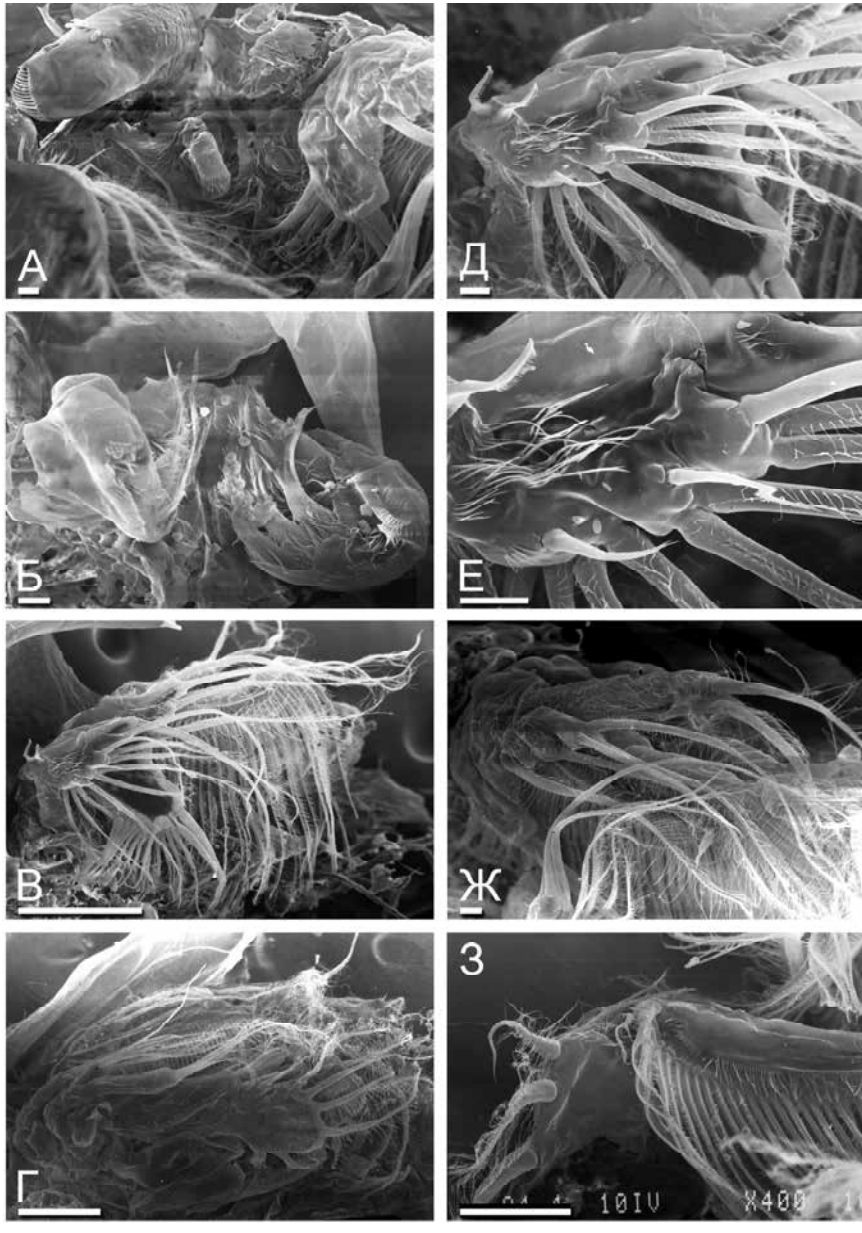


Рисунок 196. Головные и торакальные конечности *Daphnia galeata* (Daphniidae): А — пищевой желобок в районе максилл I — торакоподов I; Б — максиллы I; В-Г — система торакоподов изнутри (фильтрующая камера) и снаружи; Д-Е — торакопод I, вид изнутри; Ж — торакопод II; З — торакопод IV. Масштаб: В-Г, З — 0.1 мм; А-Б, Д-Ж — 0.01 мм.

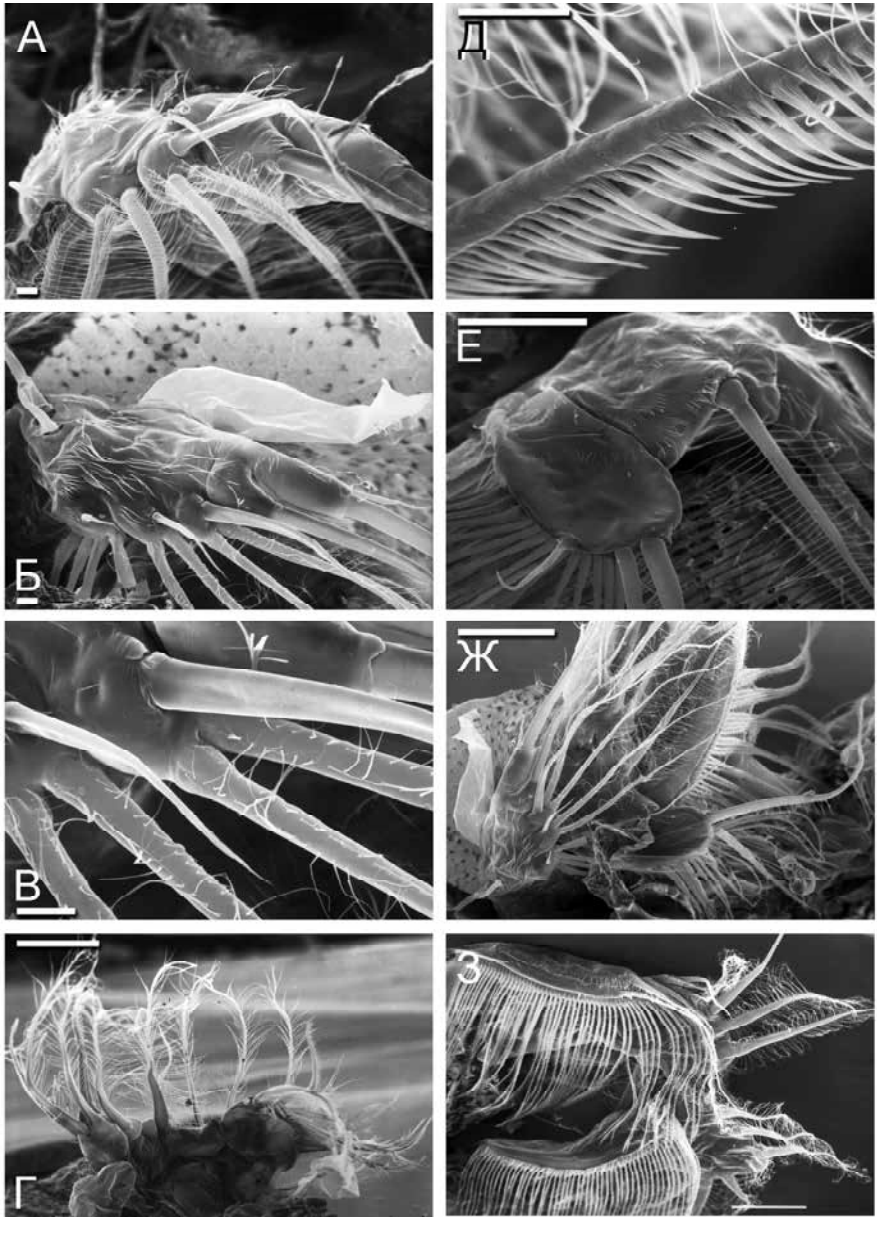


Рисунок 197. Торакоподы *Daphnia pulex* (Daphniidae):
А-В — торакопод I, вид изнутри; Г-Е — торакопод II, общий вид, вооружение жесткой щетинки на его эндите 5 и дистальное вооружение гнатобазы II; Ж — торакоподы I-III, вид изнутри; З — торакоподы III-IV, вид изнутри. Масштаб: Г, Е-З — 0.1 мм; А-В, Г — 0.01 мм.

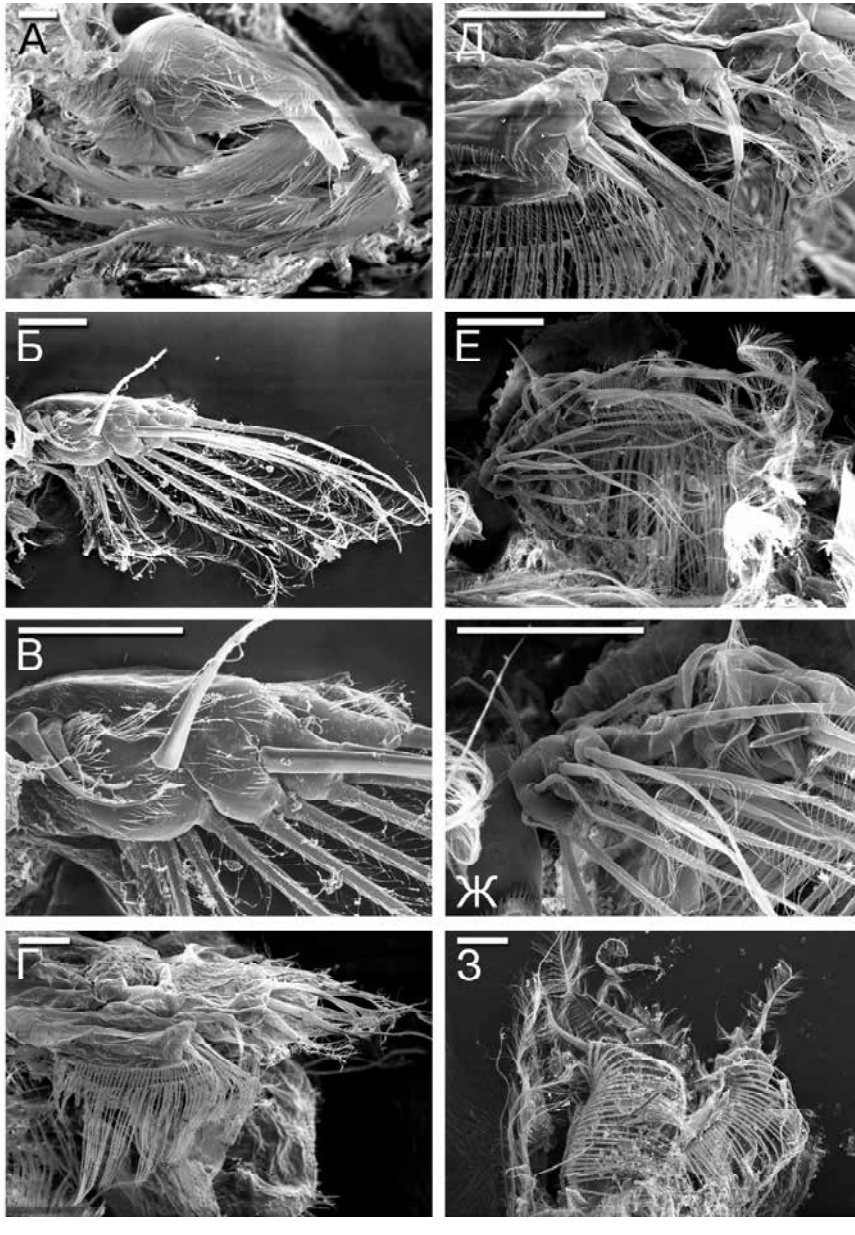


Рисунок 198. Головные и торакальные конечности Daphniidae:
А-В — *Daphnia magna*, максилла I и торакопод I, вид изнутри; Г-Д — торакопод III и его внутренне-дистальная часть; Е-З — *Simocephalus exspinosus*, фильтрующая камера, торакопод I и торакоподы III-IV. Масштаб: Б-З — 0.1 мм; А — 0.01 мм.

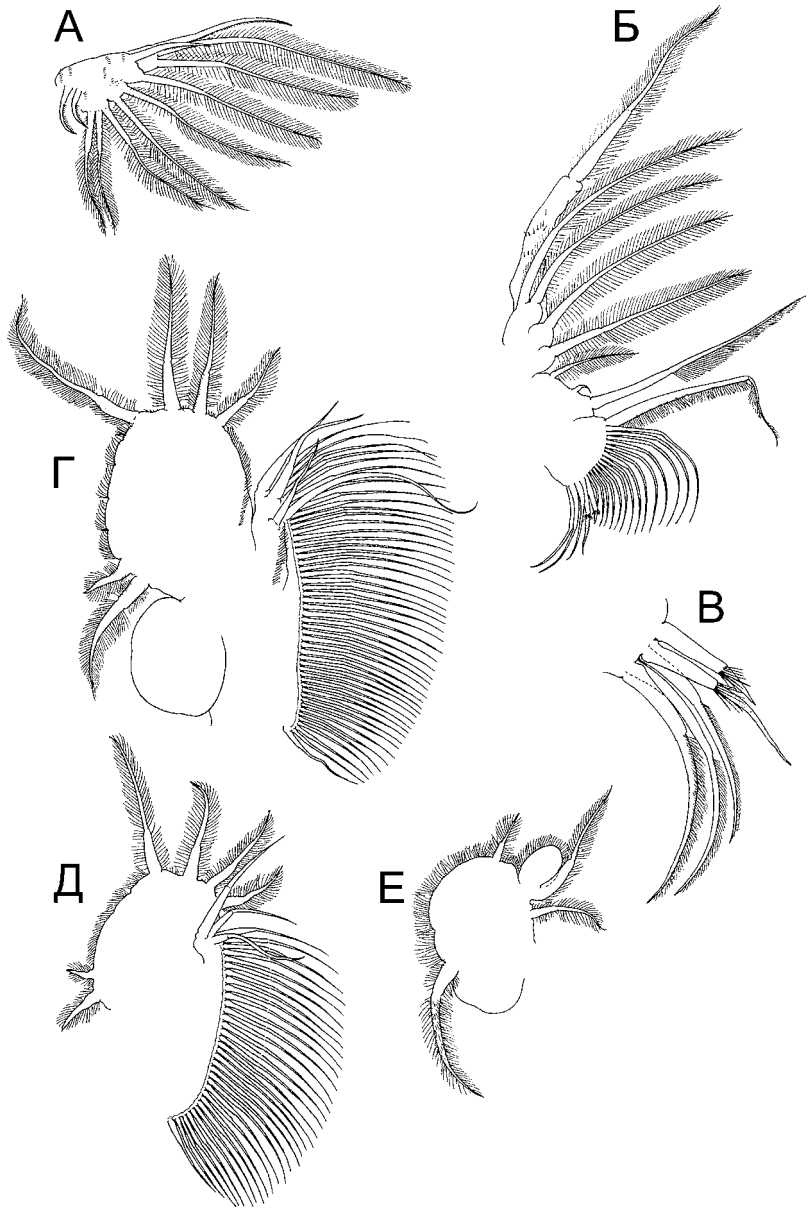


Рисунок 199. Торакальные конечности партеногенетической самки *Moina brachiata* (Moinidae):
А – торакопод I; Б-В – торакопод II; Г – торакопод III; Д – торакопод IV; Е – торакопод V. (По: Alonso, 1996. Масштабные линейки не были приведены автором).

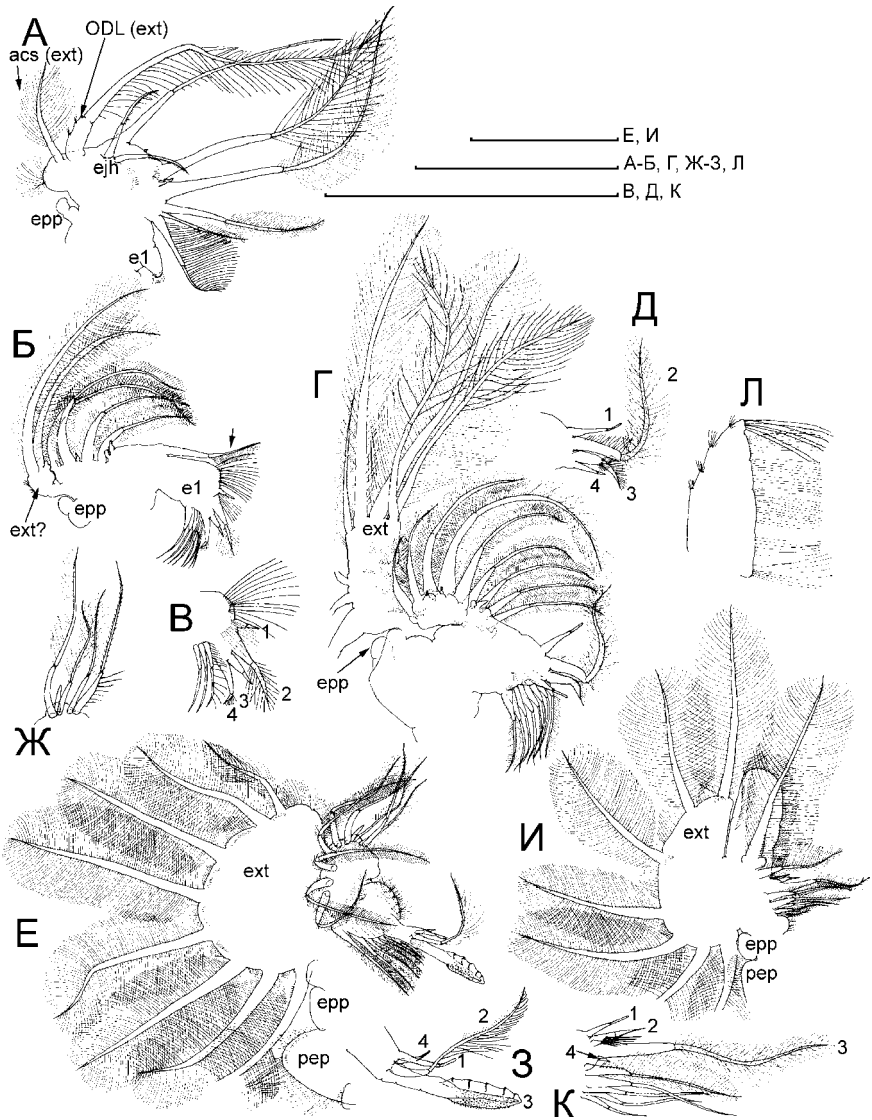


Рисунок 200. Торакальные конечности *Ilyocryptus brevidentatus* (Ilyocryptidae): А — торакопод I самки; Б — торакопод II; В — дистальное вооружение гнатобазы; Г — торакопод III; Д — дистальное вооружение гнатобазы III;. Е — торакопод IV; Ж — щетинки на его внутренней дистальной части; З — дистальное вооружение гнатобазы IV; И — торакопод V; К — его гнатобаза; Л — торакопод VI. Масштаб: 0.1 мм.

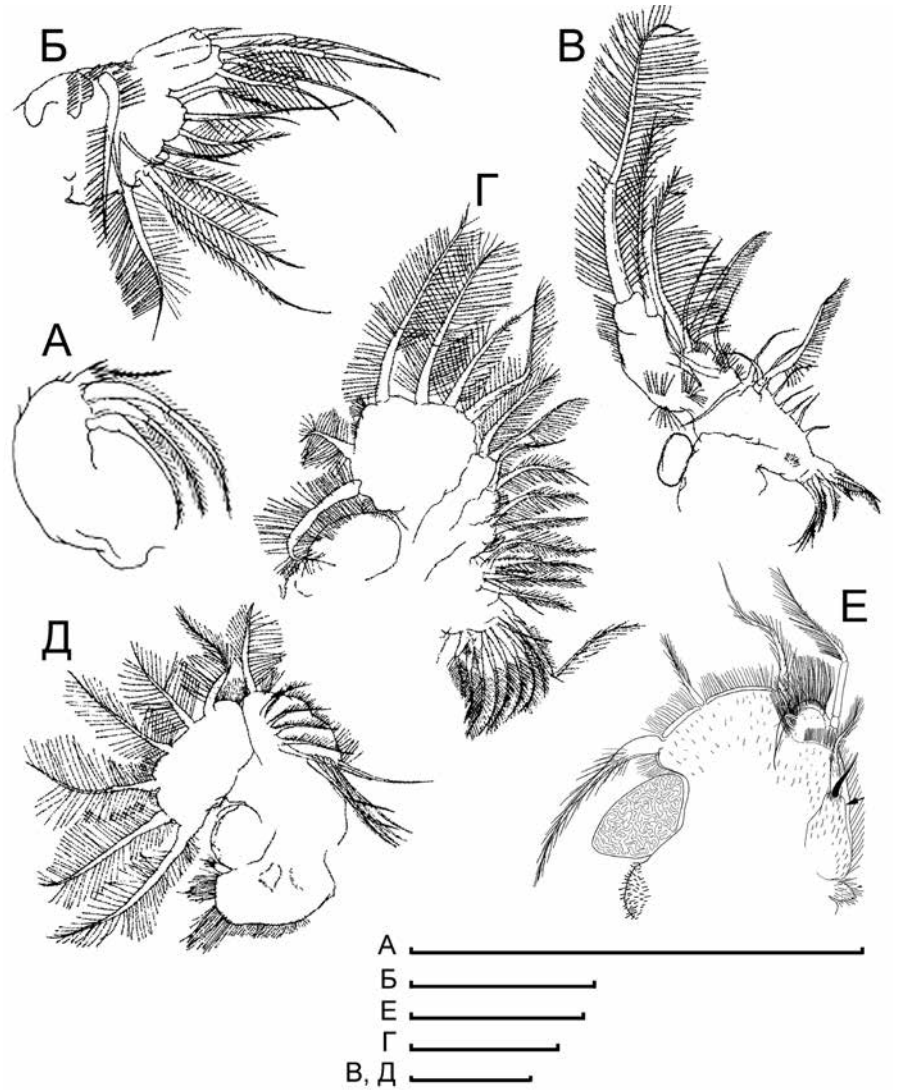


Рисунок 201. Максилла I и торакоподы *Dumontia oregonensis* (Dumontiidae): А — максилла I; Б — торакопод I; В — торакопод II; Г — торакопод III; Д — торакопод IV; Е — торакопод V. Масштаб: 0.1 мм. (А-Д по: Santos-Flores, Dodson, 2003; Е по: Van Damme et al., 2007a).

Щетинка на "предпоследнем сегменте" (Goulden, 1968) торакопода I (то есть на его эндите 4) Moinidae (Рис. 215-Б: 2), присутствие и вооружение которой имеет важное систематическое значение, — это передняя щетинка эндита 4, сдвинутая в маргинальное положение.

Помимо описанного краевого вооружения, на торакальной конечности I имеется пара выталкивающих крюков (Рис. 215: ejh) неясной гомологии, идея об их происхождении от щетинок экзоподита (Dumont, Silva-Briano, 1998, P. 121) представляется сомнительной. Наличие этих крюков рассмат-

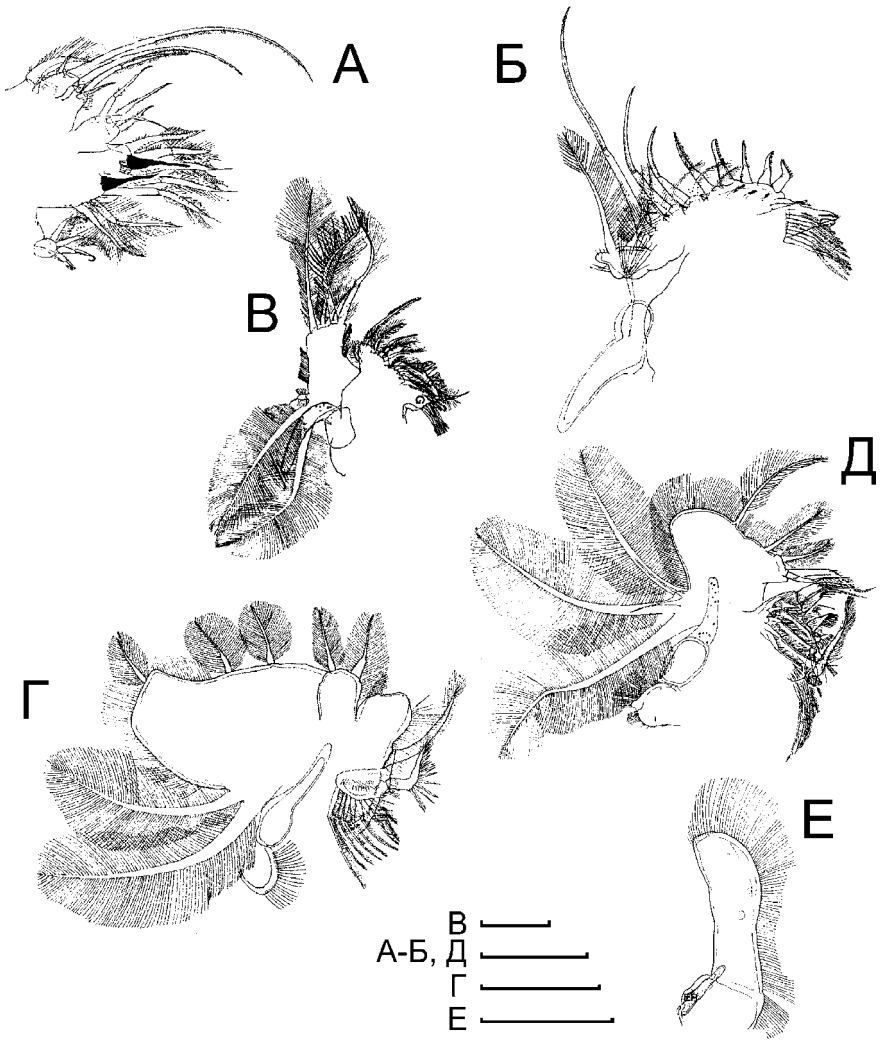


Рисунок 202. Торакоподы *Acantholeberis curvirostris* (Acantholeberidae):
А — торакопод I; Б — торакопод II; В — торакопод III; Г — торакопод IV; Д — торакопод V; Е — торакопод VI. Масштаб: 0.1 мм. (По: Dumont, Silva-Briano, 1998).

ривается как важнейшая синапоморфия Anomopoda (Olesen, 1998). Однако Macrothricidae рода *Neothrix* лишены этих крюков (Dumont, Silva-Briano, 1998). Я могу указать еще две группы Anomopoda, не соответствующие диагнозу отряда. У некоторых *Macrothrix* (группа видов *M. paulensis*) и *Ilyocryptus* (группа видов *I. acutifrons*) имеется только по одному выталкивающему крюку, никаких следов второго не найдено. Этот факт должен быть отражен в диагнозе Anomopoda.

У ряда Anomopoda, например, у самки *Moina diksamensis* или некоторых самцов *Bosmina* крюки сильно различаются по размеру (Van Damme, Dumont, 2008a; Kotov et al., 2009).

У Bosminidae (Рис. 207-А), Ilyocryptidae (Рис. 200-А) и представителей Chydoridae рода *Indialona* эндиты торакопода I слиты, а его вооружение

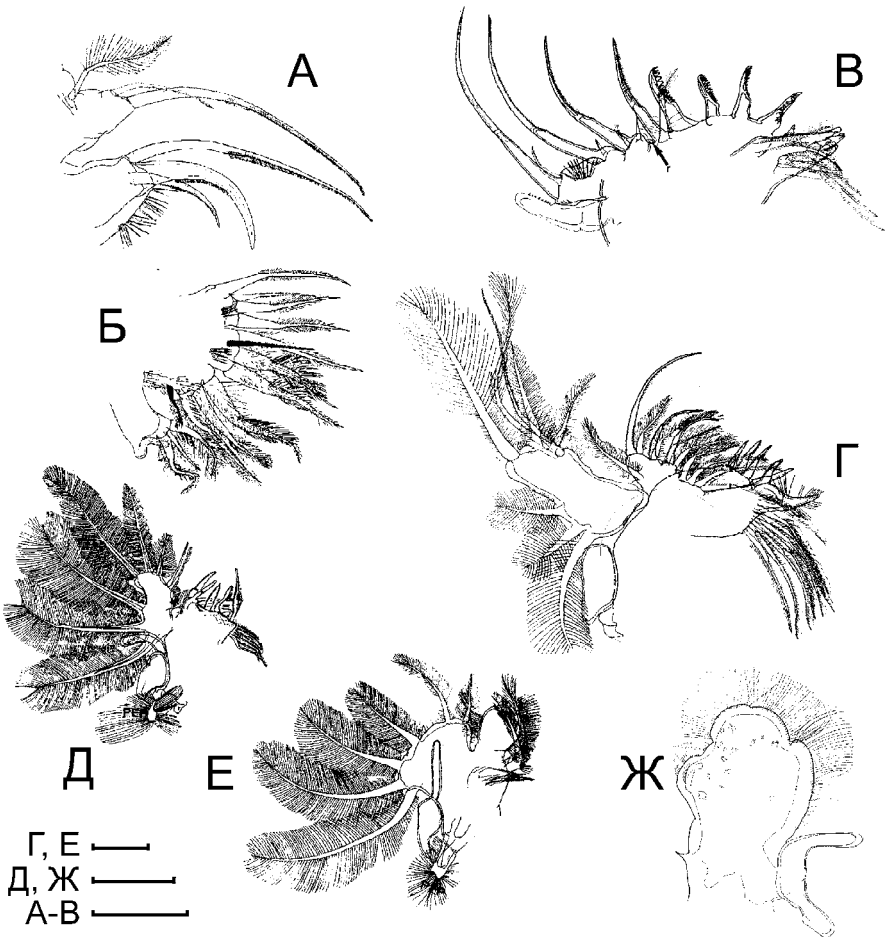


Рисунок 203. Торакоподы *Ophryoxus gracilis* (Ophryoxidae):
А-Б — торакопод I; В — торакопод II; Г — торакопод III; Д — торакопод IV; Е — Торакопод V; Ж — торакопод VI. Масштаб: 0.1 мм. (По: Dumont, Silva-Briano, 1998).

очень сильно упрощено, и только его часть может быть гомологизирована с таковым прочих Anomopoda. При этом экзоподит у всех вышеупомянутых рачков хорошо обособлен, а у представителей двух первых семейств также эндит 1 (гнатобаза) хорошо различим, а редукция в большей степе-

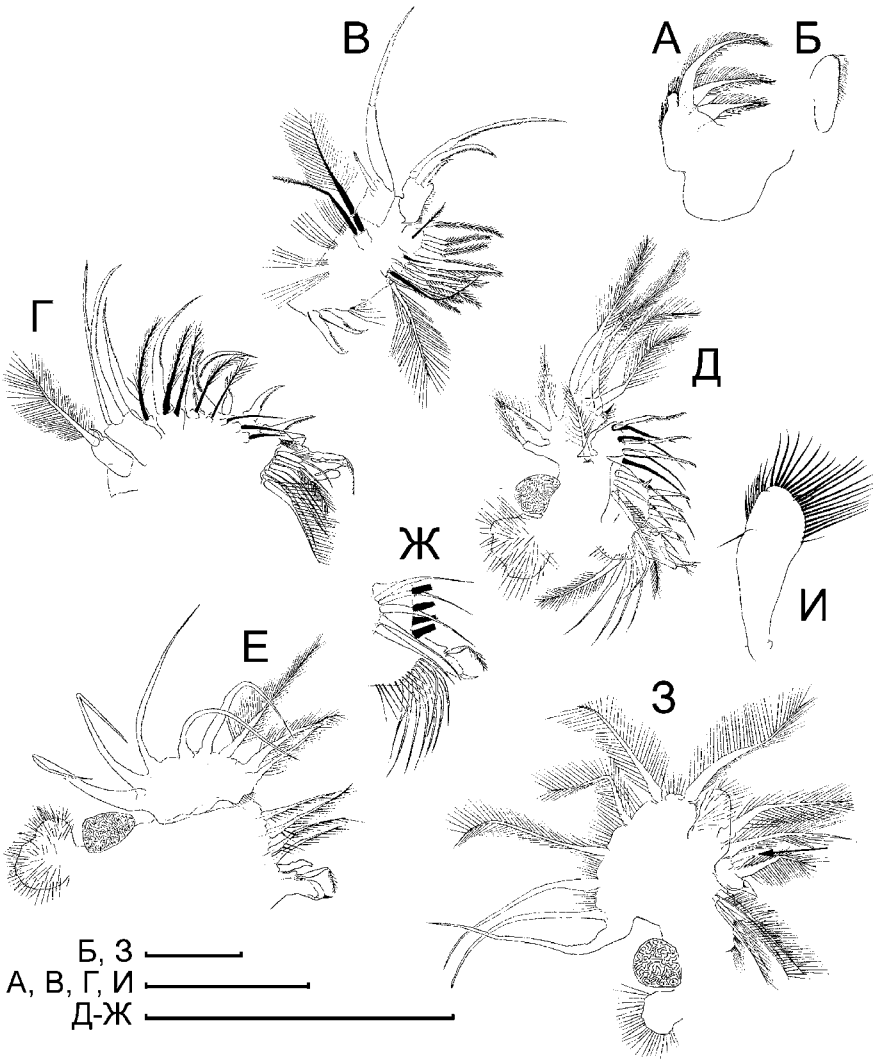


Рисунок 204. Торакоподы *Gondwanothrix halsei* (Gondwanotrichidae):
А — максилла I; Б — маскилла II; В — торакопод I; Г — торакопод II; Д — торакопод III; Е-Ж — торакопод IV; З — торакопод V. Масштаб: 0.1 мм. (По: Van Damme et al., 2007).

ни затронула вооружение середины внутреннего края торакопода. У самок Bosminidae, в отличие от всех прочих Anomopoda, редуцирован эндит 5 (внутренняя дистальная доля), в то время как у самцов (Рис. 207-Б) он имеется.

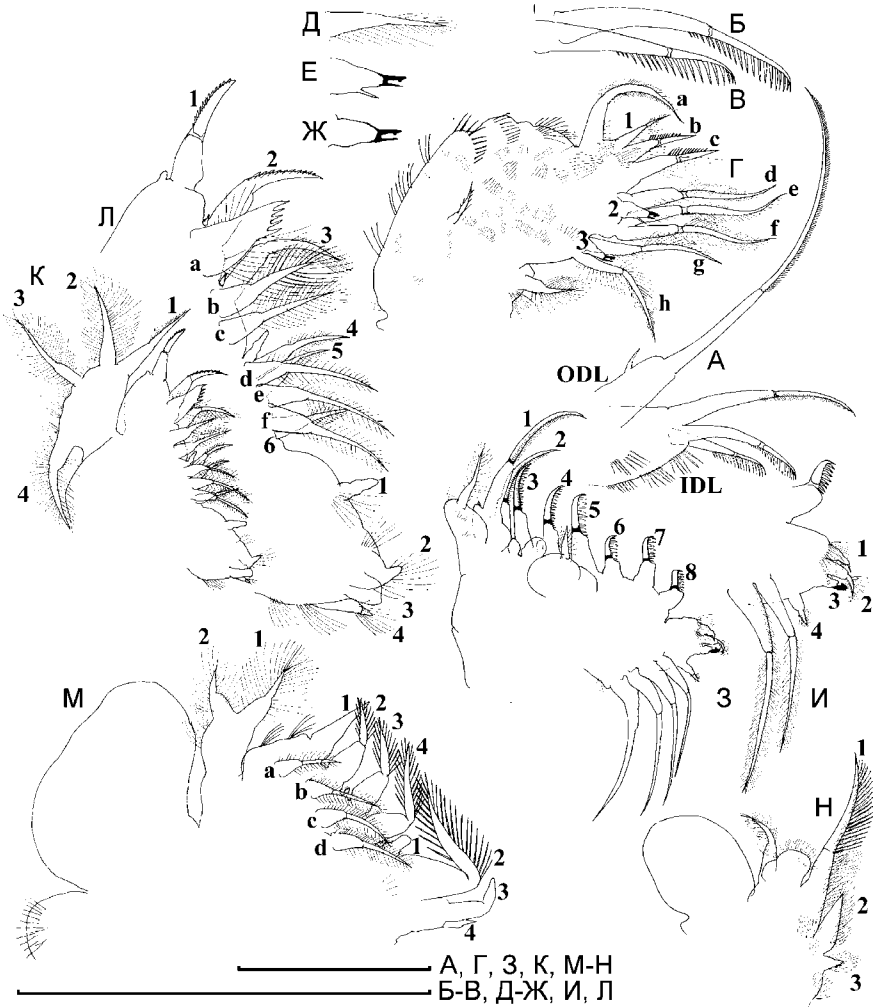


Рисунок 205. Торакоподы *Macrothrix atahualpa* (Macrothricidae):
А-В — дистальная часть торакопода I и две наименьшие щетинки внутренней дистальной доли; Г — торакопод I; Д-Ж — жесткие передние щетинки на внутренней части торакопода I; З-И — торакопод II и дистальное вооружение гнатобазы, вид сзади; К-Л — торакопод III и его внутренняя часть, вид сзади; М — торакопод IV, вид сзади; Н — торакопод V, вид сзади. Масштаб: 0.1 мм. (По: Kotov et al., 2010).

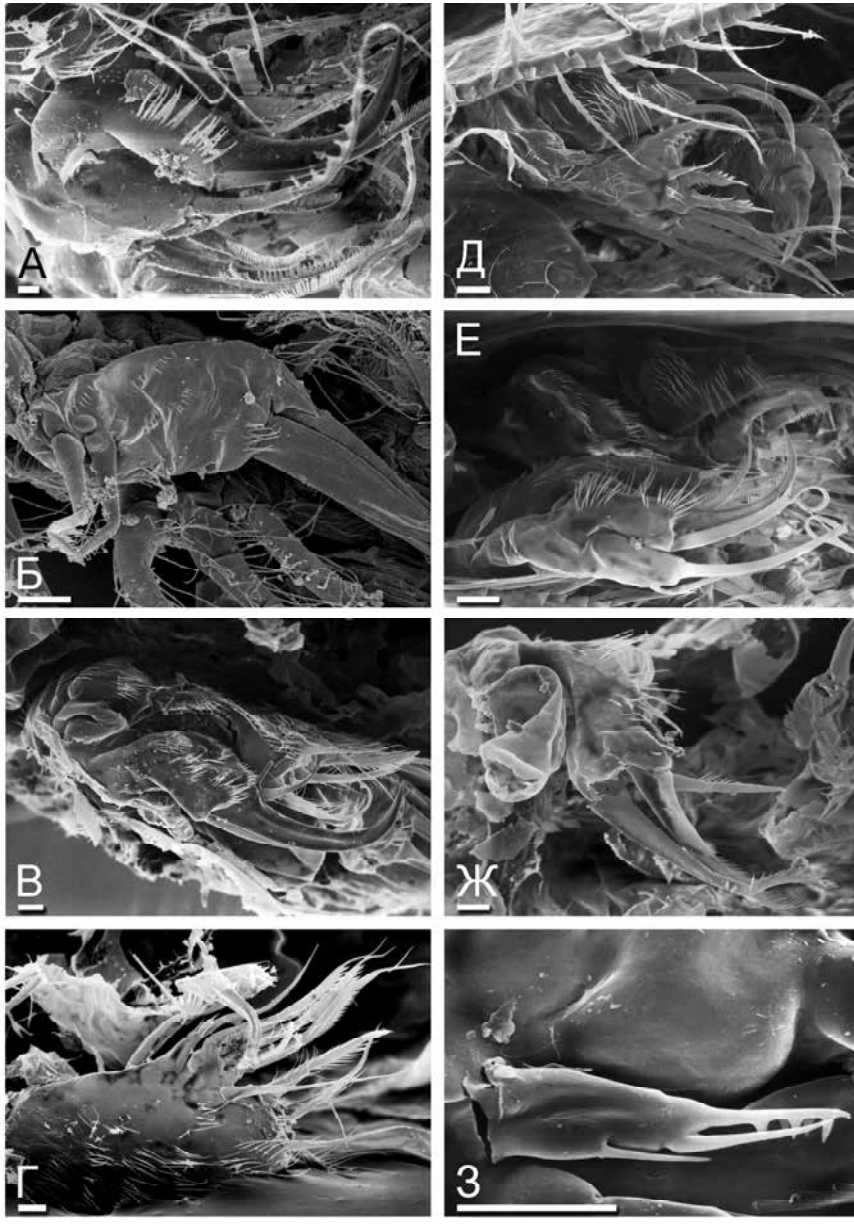


Рисунок 206. Торакопод I Eurycercidae, Ilyocryptidae, Macrothricidae:
А — *Eurycercus longirostris*, внутренняя и внешняя дистальные доли; Б — *Ilyocryptus paranaensis inarmatus*, торакопод I; В-Г — *Bunops serricaudata*, внешняя и внутренняя дистальные доли и вид изнутри; Д-Е — *Macrothrix rosea*, вид изнутри а также внутренняя и внешняя дистальные доли; Ж-З — *M. hardingi*, внутренняя дистальная доля и передняя щетинка на эндите 2. Масштаб: 0.01 мм.

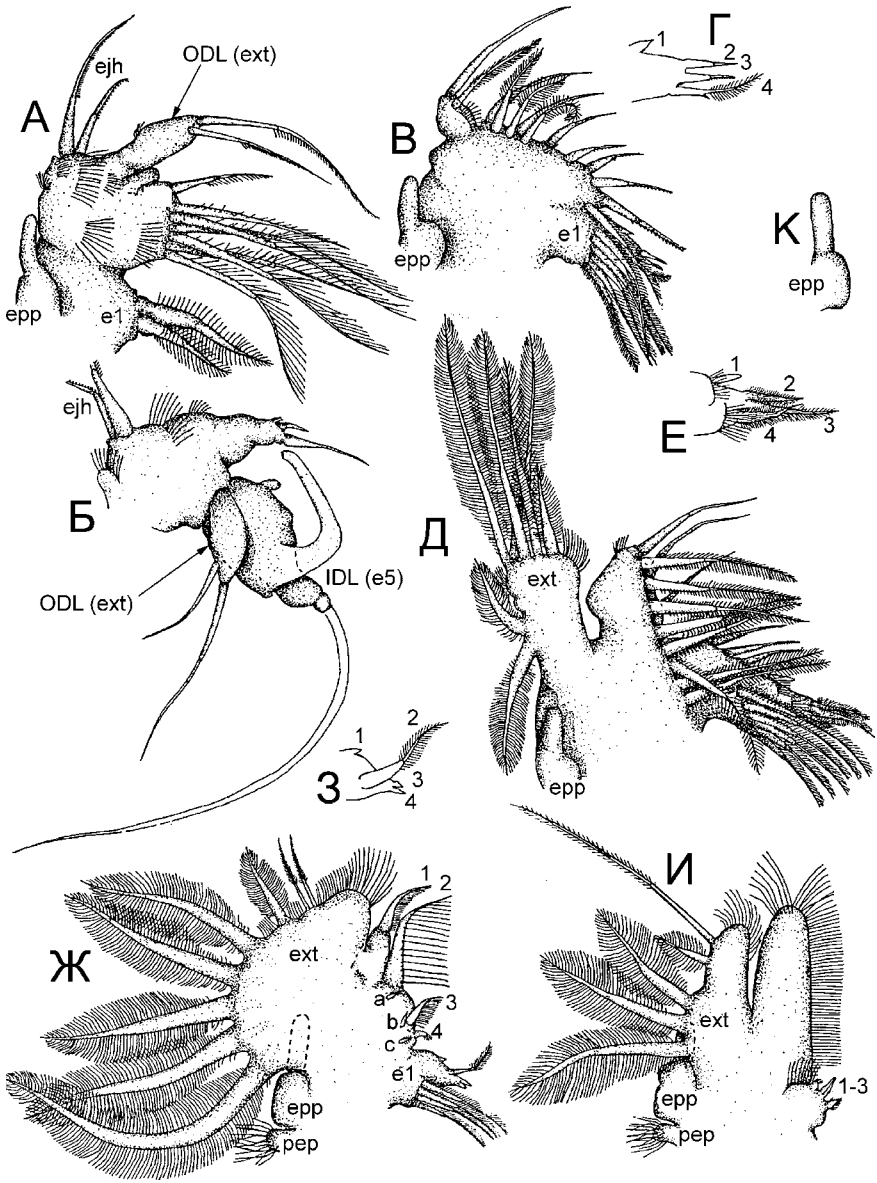


Рисунок 207. Торакальная конечность *Bosmina fatalis* (Bosminidae):
А — торакопод I самки; Б — его дистальная часть у самца; В — торакопод II; Г — дистальное вооружение гнатобазы; Д — торакопод III; Е — дистальное вооружение гнатобазы; Ж — торакопод IV; З — дистальное вооружение гнатобазы; И — торакопод V; К — торакопод VI. Масштаб: 0.1 мм.

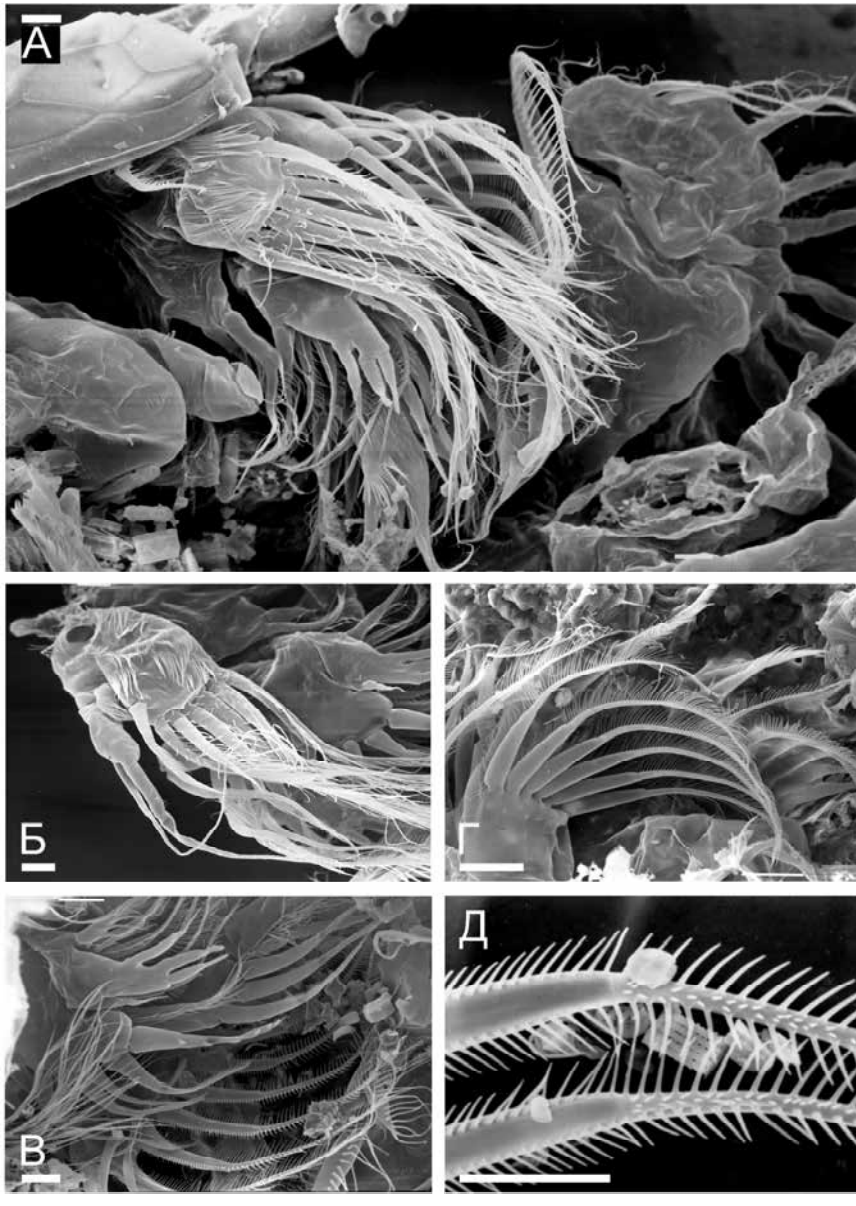


Рисунок 208. Торакоподы *Bosmina* cf. *longispina* (Bosminidae):
А — фильтрующая камера, вид изнутри; Б — торакопод I изнутри; В — гнатобазы и внутренний край торакоподов II-III; Г — фильтрующая пластинка гнатобазы III; Д — мягкие щетинки торакопода III с застрявшими диатомеями — именно они принимают участие в фильтрации, а не "фильтрующие" пластинки гнатобаз. Масштаб: 0.01 мм.

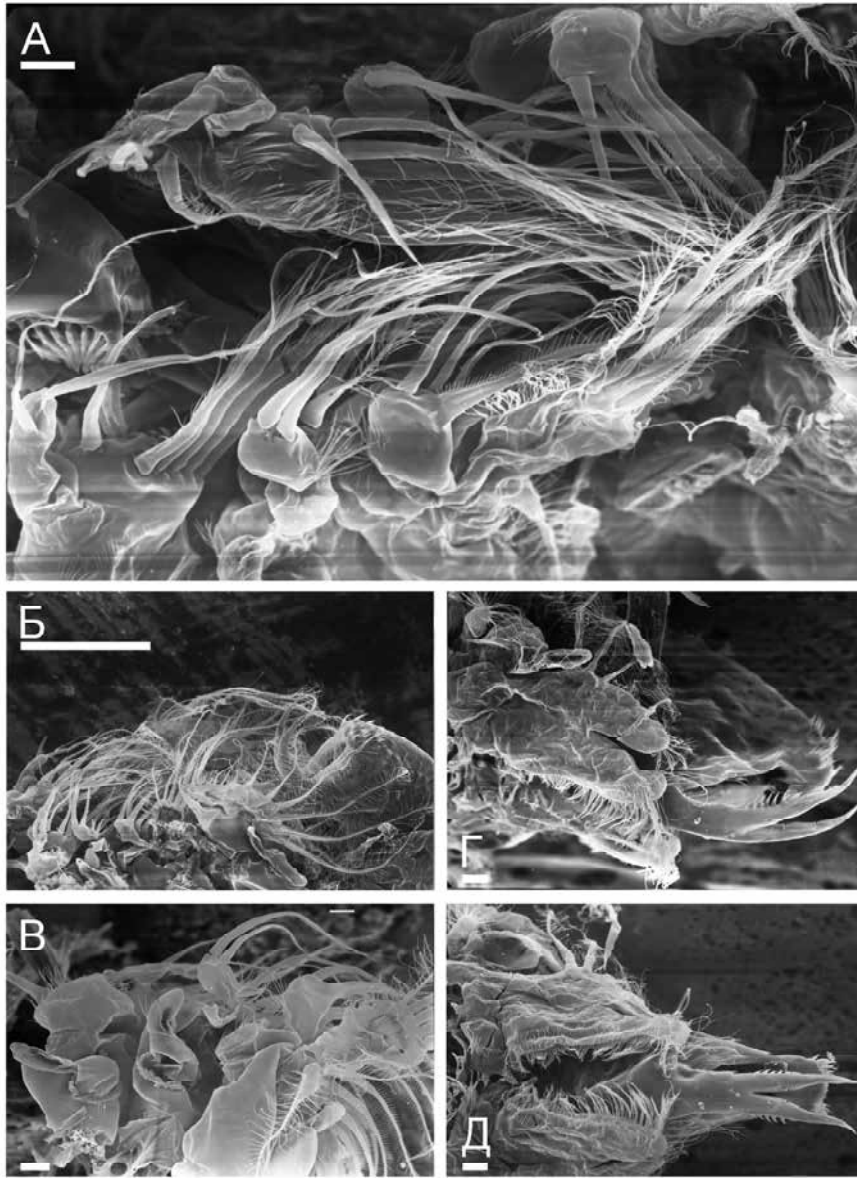


Рисунок 209. Система торакоподов *Bosmina* cf. *longispina* (Bosminidae):
А — вид с брюшной стороны; Б-В — вид снаружи; Г-Д — торакоподы пятой пары. Масштаб: Б — 0.1 мм; А, В-Д — 0.01 мм.



Рисунок 210. Торакоподы *Eurycercus longirostris* (Eurycercidae):
А-В — торакопод I, общий вид, внешняя дистальная доля и внутренняя дистальная доля; Г-Д — торакопод II, общий вид и дистальное вооружение гнатобазы; Е-Ж — торакопод III, общий вид и внутренняя часть; З — торакопод IV; И-К — торакопод V, общий вид и дистальное вооружение гнатобазы; Л — торакопод VI. Масштаб: 0.1 мм. (По: Bekker et al., 2012).

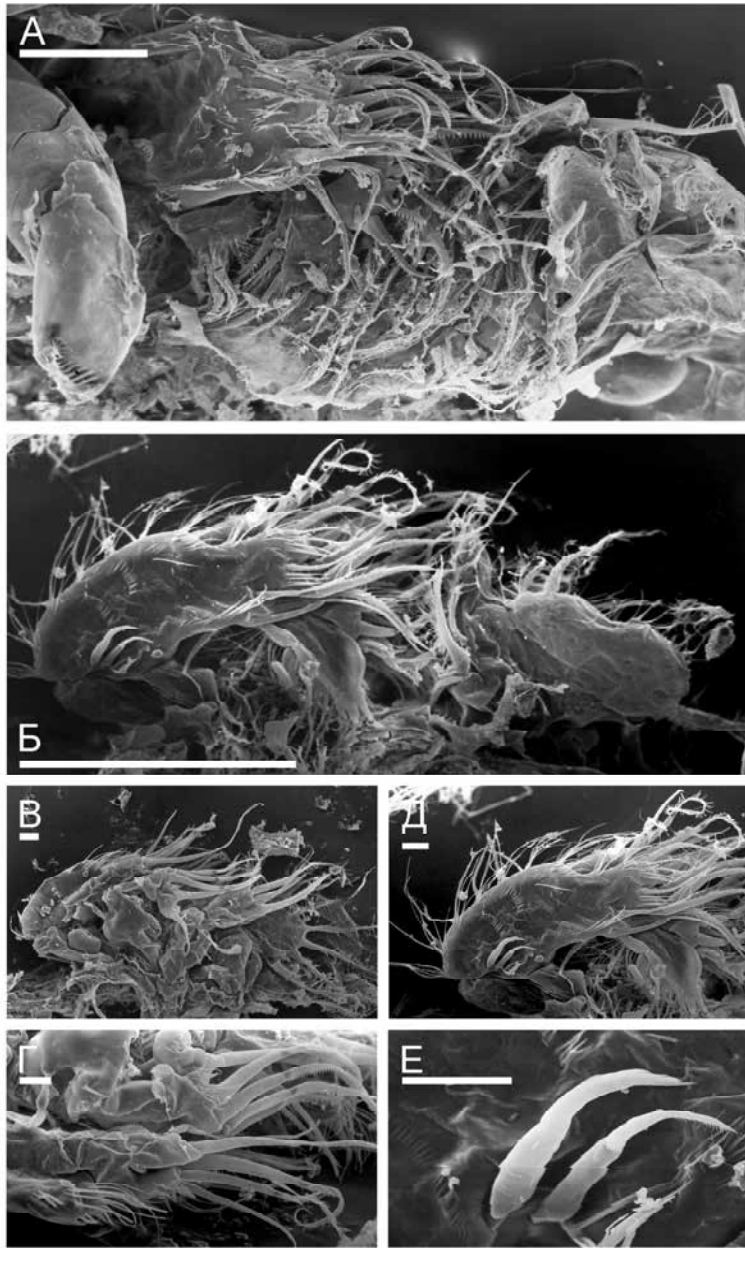


Рисунок 211. Система торакоподов Anomopoda — вторичных фильтраторов:
А — *Eurycercus longirostris*, фильтрующая камера, вид изнутри; Б-Е — *Pleuroxus uncinatus*, фильтрующая камера изнутри, система торакальных конечностей снаружи, дистальная часть торакопода I, торакопод I изнутри и выталкивающие крюки. Масштаб: А-Б — 0.1 мм; В-Е — 0.01 мм.

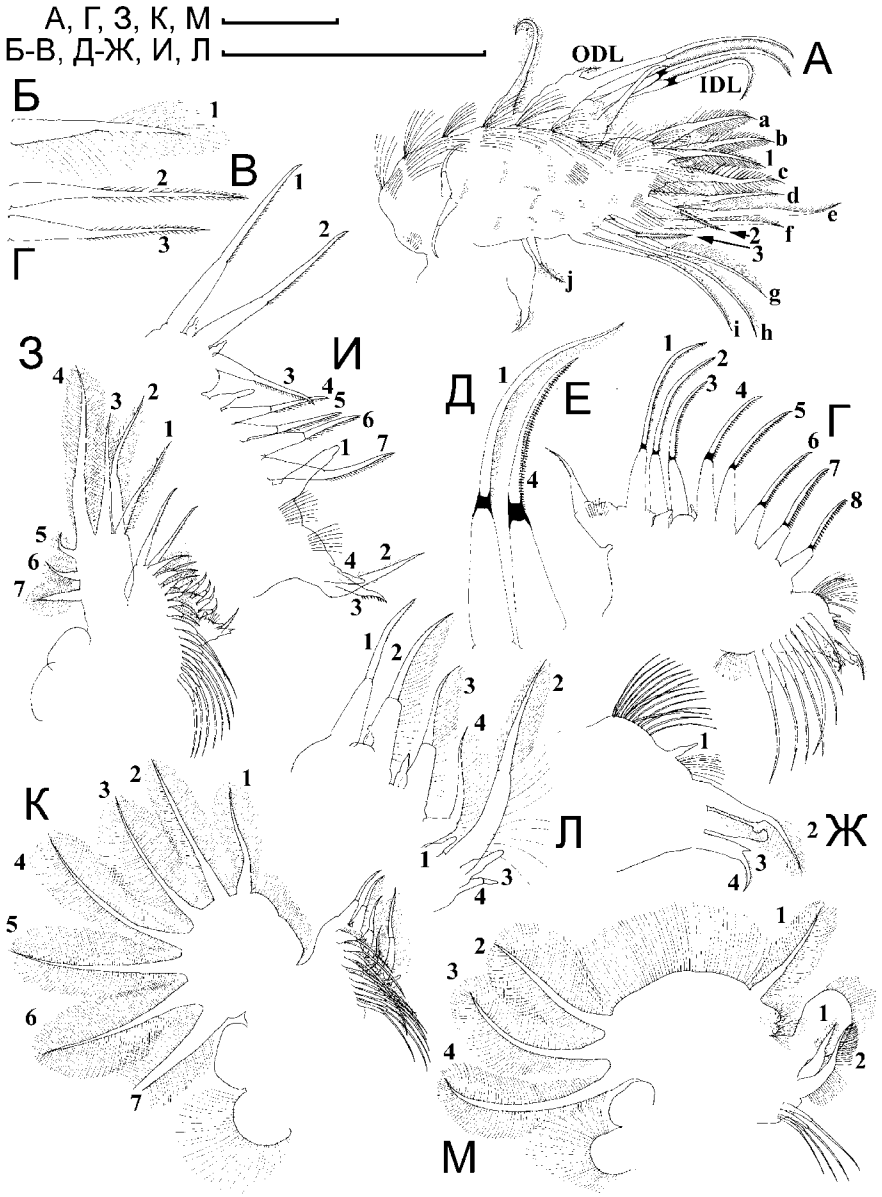


Рисунок 212. Торакоподы *Pleuroxus fryeri* (Chydoridae):
А-Г — торакопод I; Г-Ж — торакопод II; З-И — торакопод III; К-Л — торакопод IV; М — торакопод V. Масштаб: 0.1 мм. (По: Kotov et al., 2010).

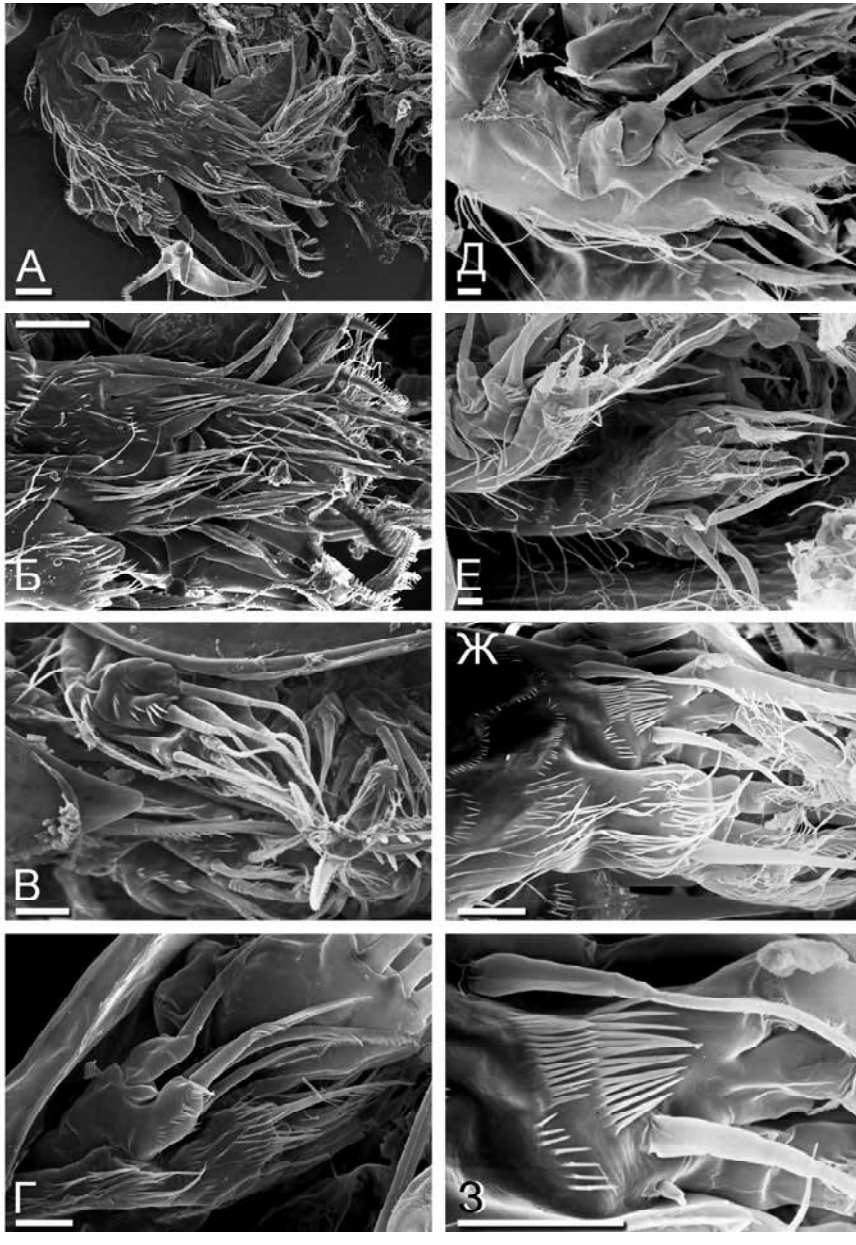


Рисунок 213. Торакопод I Chydoridae:
А-Б — *Chydorus* sp., Юкатан, вид изнутри; В — *Paralona pigra*, внешняя и внутренняя дистальные доли; Г — *Alonella excisa*, внешняя и внутренняя дистальная доли; Д-З — *Tretocephala ambigua*, вид снаружи, изнутри, вооружение эндитов торакопода I. Масштаб: 0.01 мм.

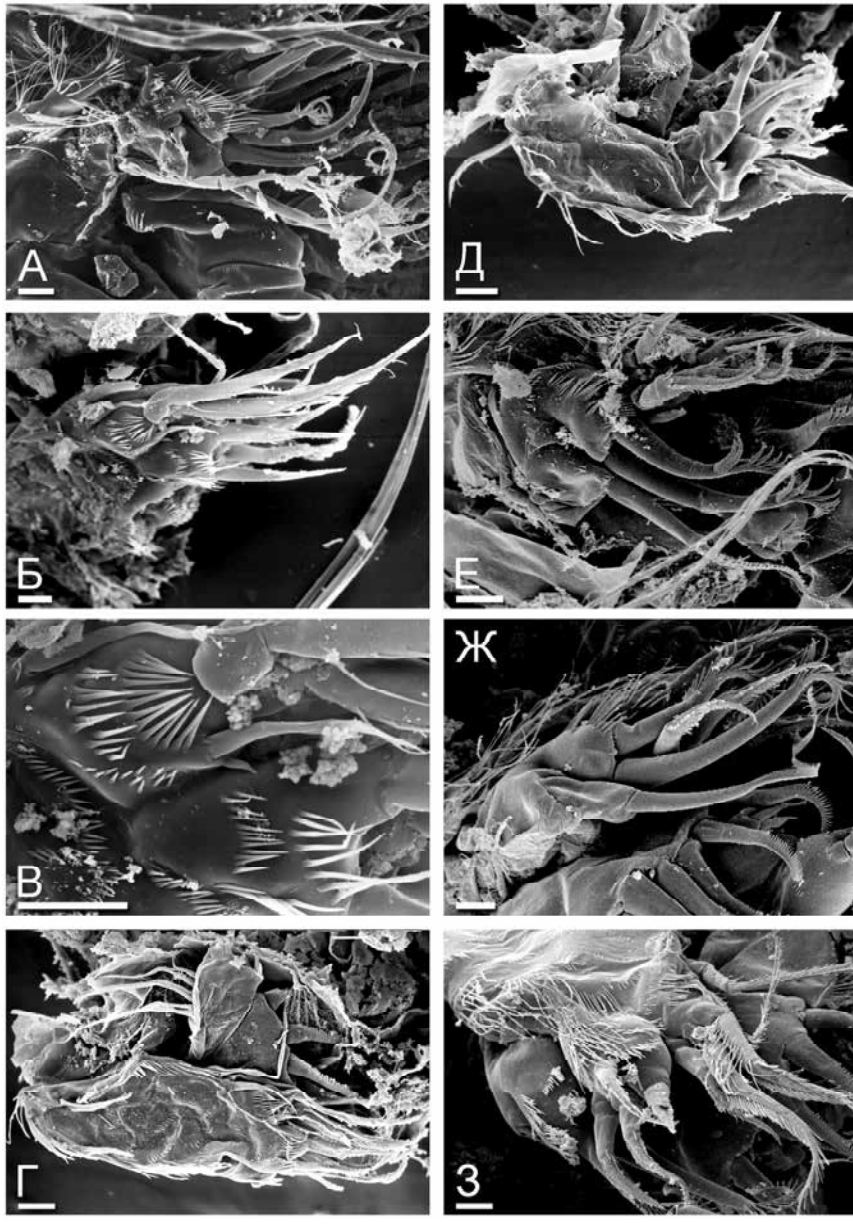


Рисунок 214. Торакопод I Aloninae (Chydoridae):
А-В — *Alona kendallensis*, внешняя и внутренняя дистальные доли, вид изнутри и вооружение эндитов; Г-Д — *Acroperus harpae*, вид изнутри и снаружи; Е — *Camptocercus dadayi*, внешняя и внутренняя дистальные доли; Ж-З — *Leberis davidi*, внешняя и внутренняя дистальные доли и вид изнутри. Масштаб: 0.01 мм.

Торакальная конечность II-ой пары. Как и в случае с торакоподом I, торакопод II у хидоридоподобных и макротрицидоподобных Anomopoda широкий и массивный (и это, как и в предыдущем случае, апоморфное состояние) (Рис. 216-Д-К). У Daphniidae, Moinidae, Dumontiidae и Ilyocryptidae (Рис. 216-А-Г) торакальная конечность II узкая, "изящная" (плезиоморфная).

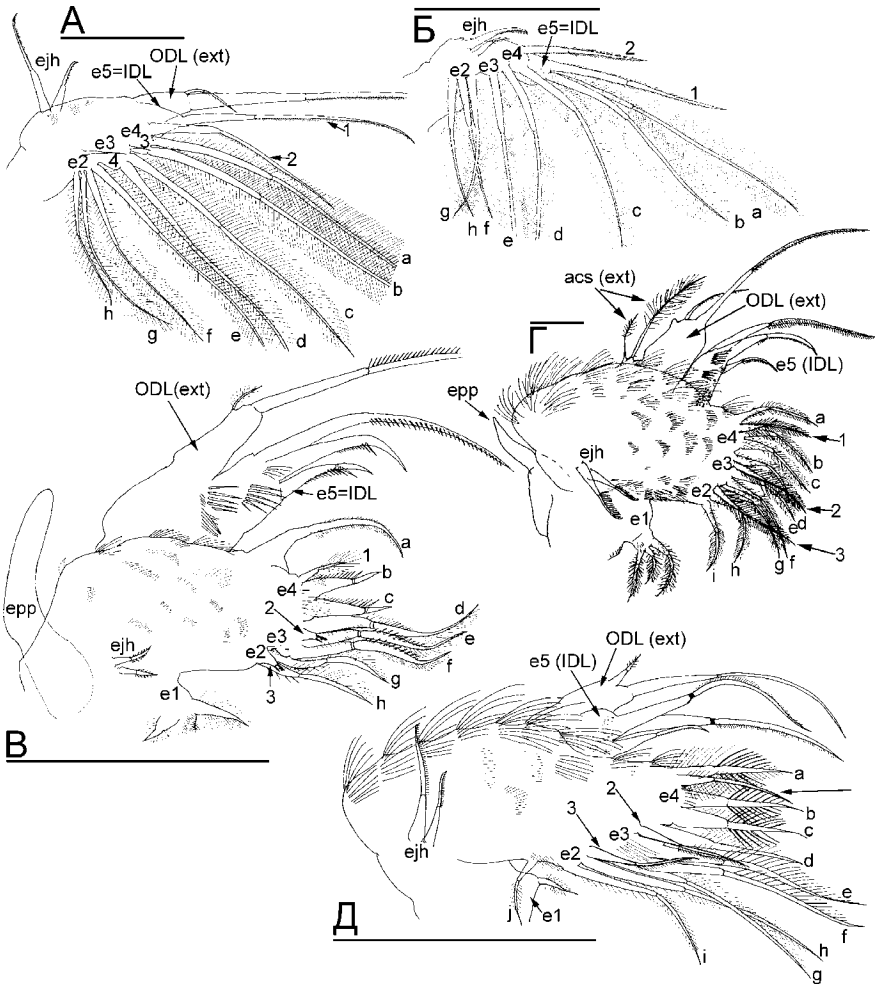


Рисунок 215. Торакальная конечность I, вид спереди:
А — *Daphnia curvirostris*; Б — *Moina dumonti*; В — *Macrothrix elegans*; Г — *Eurycercus lamellatus*; Д — *Pleuroxus wittsteini*. Масштаб: 0.1 мм.

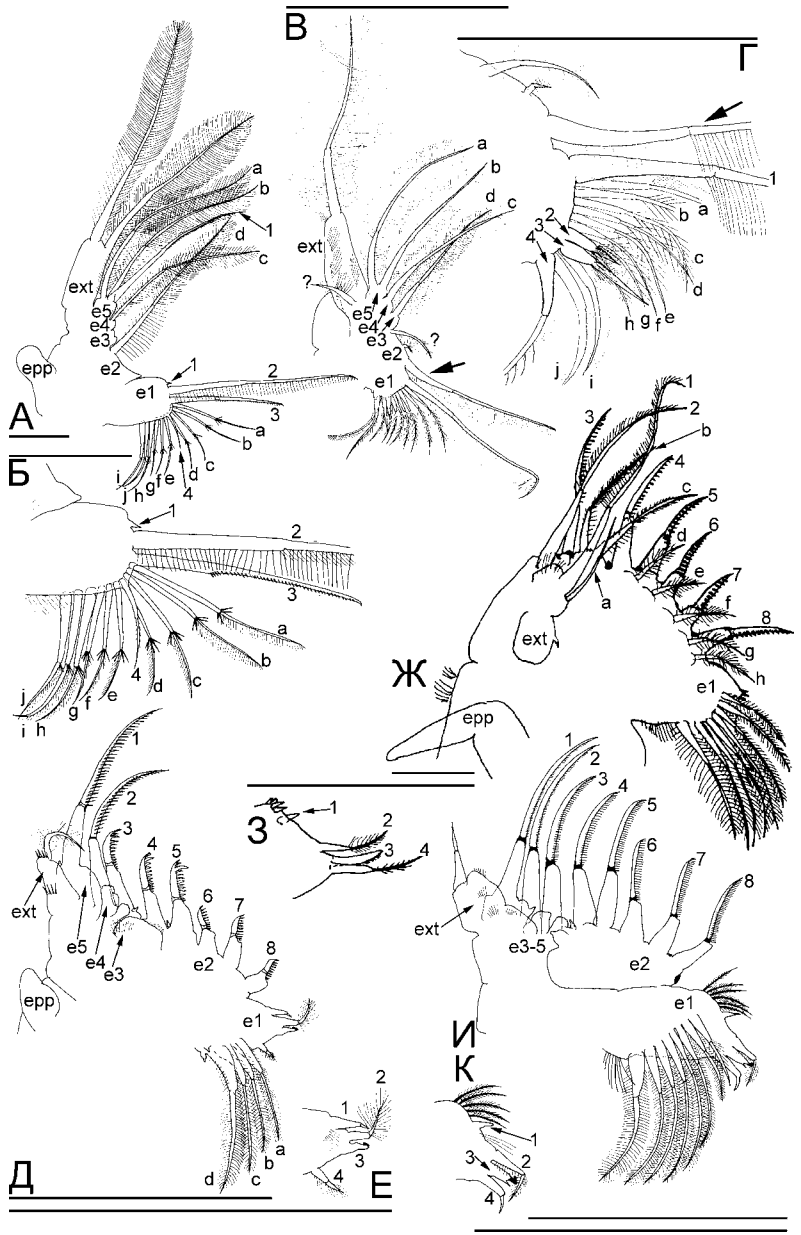


Рисунок 216. Торакальная конечность II:
А-Б — *Daphnia curvirostris*, общий вид и эндит 1 (гнатобаза), вид спереди; В-Г — *Moina dumonti*, общий вид и эндит 1 (гнатобаза) спереди; Д-Е — *Macrothrix elegans*, вид сзади; эндит 1 (гнатобаза) спереди; Ж-З — *Eurycercus lamellatus*, вид сзади; эндит 1 (гнатобаза) спереди; И-К — *Pleuroxus wittsteini*, вид сзади; эндит 1 (гнатобаза) спереди. Масштаб: 0.1 мм.

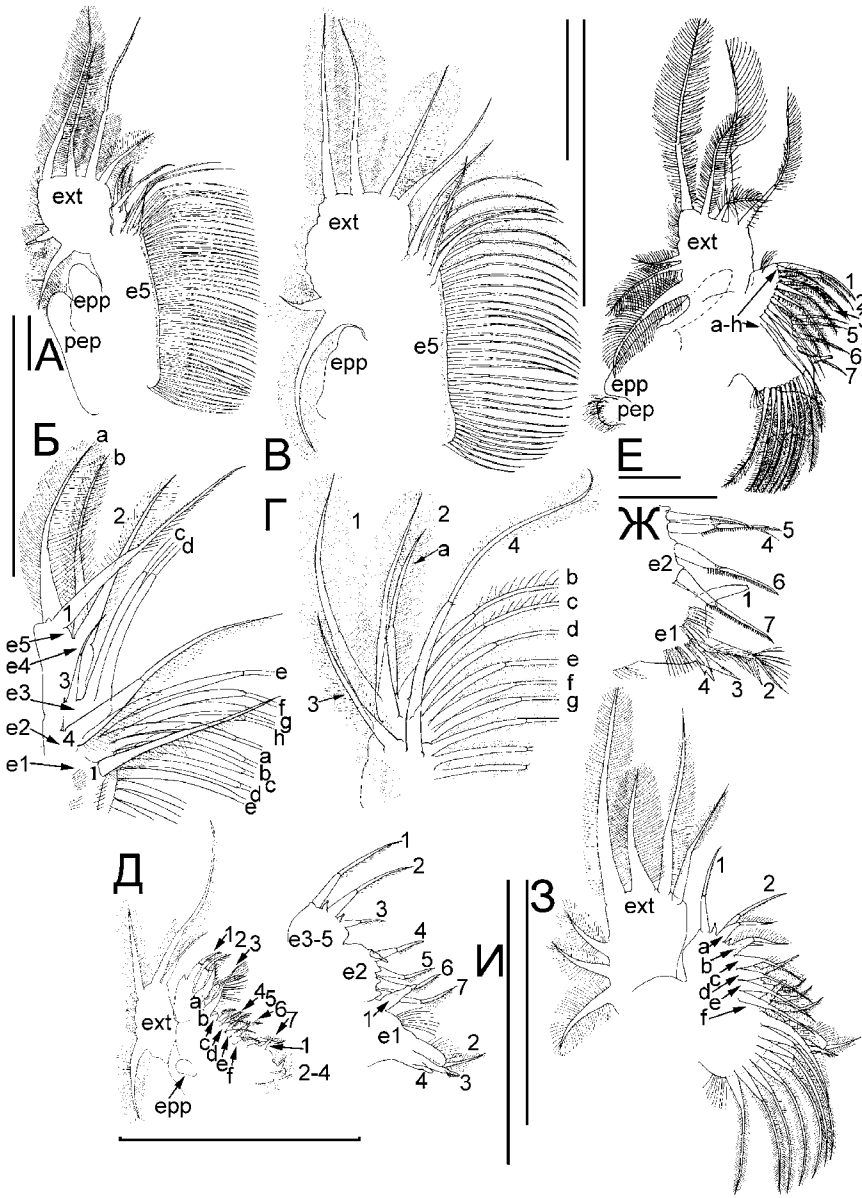


Рисунок 217. Торакальная конечность III:
А-Б — *Daphnia curvirostris*, вид спереди; внутренне-дистальная часть, вид спереди; В-Г — *Moina dumonti*, вид спереди; внутренне-дистальная часть, вид спереди; Д — *Macrothrix elegans*, вид сзади; Е-Ж — *Eurycercus lamellatus,* вид сзади; эндиты 1 и 2, вид спереди; З-И — *Pleuroxus wittsteini*, вид сзади; внутренняя часть, вид спереди. Масштаб: 0.1 мм.

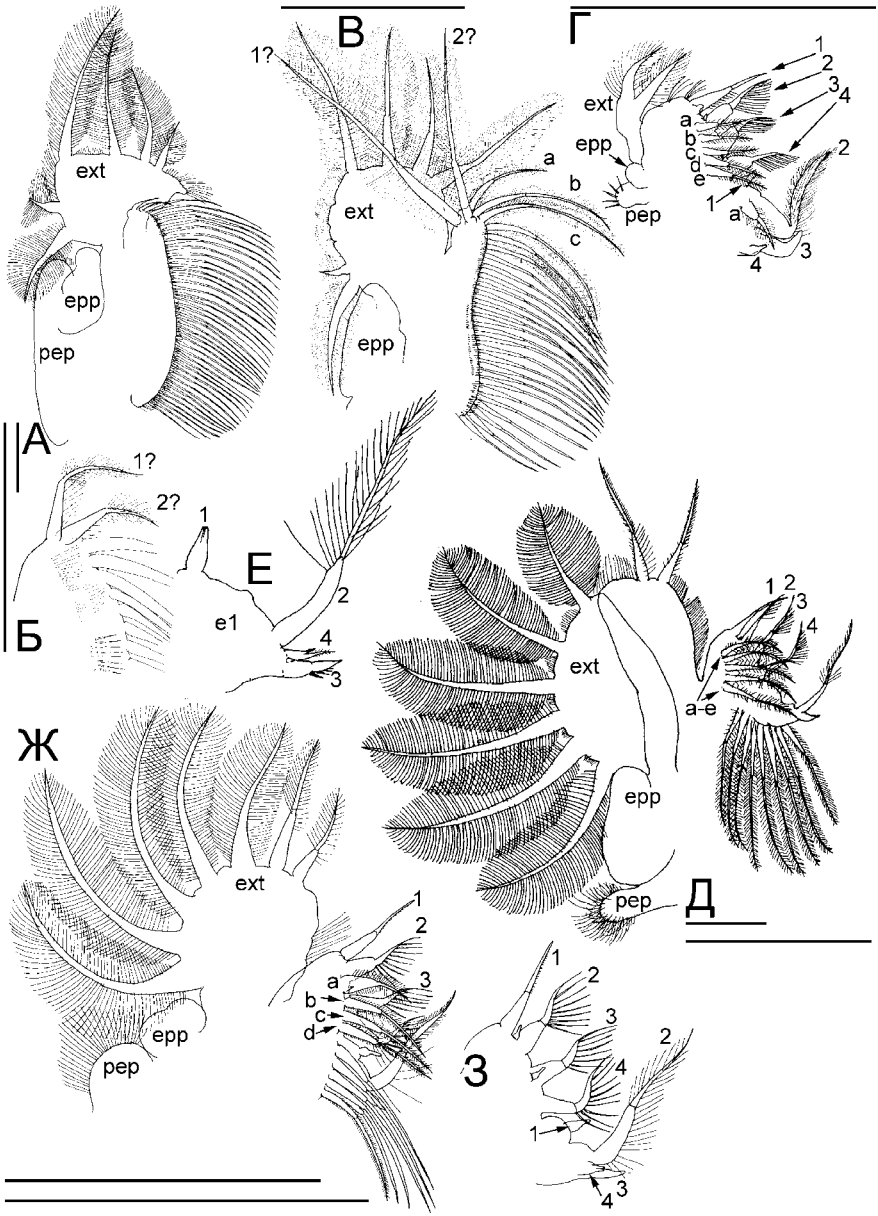


Рисунок 218. Торакальная конечность IV:
А-Б — *Daphnia curvirostris,* вид спереди; внутренне-дистальная часть, вид спереди; В — *Moina dumonti*, вид спереди; Г — *Macrothrix elegans,* вид сзади; Д-Е — *Eurycercus lamellatus*, вид сзади; эндит 1; Ж-З — *Pleuroxus wittsteini*, вид сзади; внутренняя часть торакопода. Масштаб: 0.1 мм.

Только у *Drepanothrix* на экзоподите торакопода II имеется три щетинки (Alonso, 1996; Silva-Briano, 1998), обычно их не больше двух (Табл. 2). У Chydoridae экзоподит особо сильно редуцирован, на нем имеется одна маленькая щетинка, иногда она также редуцирована. Относительно более крупный экзоподит встречается у Daphniidae, Moinidae, Ilyocryptidae и

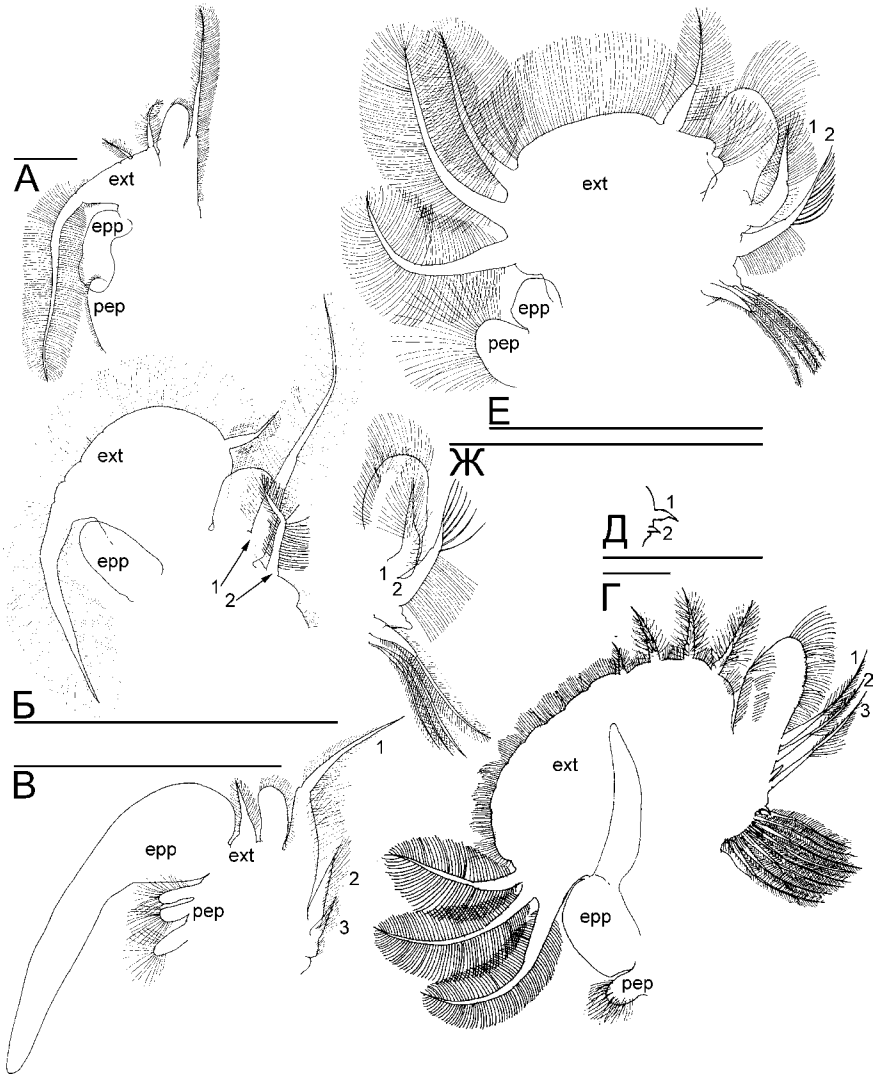


Рисунок 219. Торакальная конечность V:
А — *Daphnia curvirostris*; Б — *Moina dumonti*; В — *Macrothrix elegans*; Г-Д — *Eurycercus lamellatus*, вид сзади; эндит 1; Е-Ж — *Pleuroxus wittsteini*, вид спереди; внутренняя часть торакопода. Масштаб: 0.1 мм.

Dumontiidae, обычно он снабжен у них двумя достаточно крупными щетинками.

У Daphniidae и Moinidae (Рис. 216-А, В) во взрослом состоянии можно различить отдельные эндиты 2-5. При этом у большинства из них (за исключением Scapholeberinae) передние щетинки сильно утоньшены и укорочены, а у Moinidae и *Daphnia* почти все они редуцированы. На эндите 5 обычно имеются две длинные задние щетинки, на эндитах 3-4 — по одной щетинке, на эндите 2 — различное число щетинок.

Напротив, у представителей всех остальных семейств все эндиты (кроме первого) слиты (Рис. 216-Ж), хотя у Chydoridae некоторые следы свободных эндитов разглядеть возможно, Рис. 216-Д, И). При этом у Chydoridae и макротрицидоподобных Anomopoda имеется по одной передней щетинке на эндитах 3-5, и пять передних щетинок на эндите 2 (всего восемь), причем, все они более или менее скребущего типа (scrapers по: Fryer, 1963, 1968). Мягкие щетинки имеются у части макротрицидоподобных Anomopoda и Eurycercidae, в то время как у всех Chydorinae и Aloninae они редуцированы (остатки отдельных элементов заднего ряда у последних иногда пред-

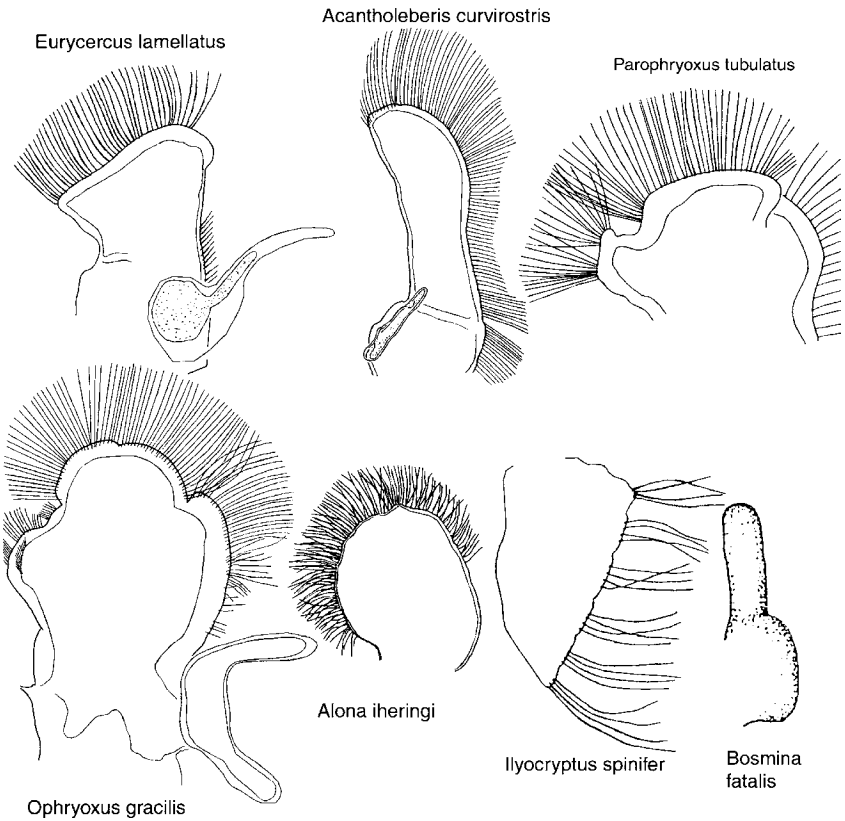


Рисунок 220. Торакальная конечность VI различных Anomopoda. (По: Dumont, Negrea, 2002).

Таблица 2.
Число щетинок на экзоподитах II-V некоторых современных Anomopoda

Таксон	II	III	IV	V	Ссылка
Daphnia pulex, D. longispina	2	6	6	3	Глаголев, 1983a; Alonso, 1996; Ishida et al., 2006
Daphnia similis, D. tibetana	2	6	6	2	Глаголев, 1983a
Simocephalus vetulus	2	6	6	2	Alonso, 1996
Ceriodaphnia sp.	2	6	6	3?	Alonso, 1996
Moina dumonti	1	6	6	2	Kotov et al., 2005
Ilyocryptus	?	8	8	7	Kotov, Štifter, 2006
Dumontia	2?	6	6	3	Santos-Flores, Dodson, 2003; Van Damme, Dumont, 2008
Gondwanothrix	2	6	8	7	Van Damme et al., 2007
Acantholeberis	3	8	8	7	Dumont, Silva-Briano, 1998
Ophryoxus	0	8	8	6	Dumont, Silva-Briano, 1998
Parophryoxus	0	7	8	5	Dumont, Silva-Briano, 1998
Pseudomoina	2	6	5	?	Dumont, Silva-Briano, 1998
Guernella	1	4	4	0	Dumont, Silva-Briano, 1998
Macrothrix paulensis, M. elegans	1	4	2	1	Kotov, Hollwedel, 2004; Kotov et al., 2004
M. tripectinata, M. hirsuticornis	1	5	3	1	Kotov, 1999b, 2007b
Grimaldina	0	4	4	1	Dumont, Silva-Briano, 1998
Streblocerus	1	4	6	?	Dumont, Silva-Briano, 1998
Wlassiscia	1	5	5	3?	Dumont, Silva-Briano, 1998
Bunops, Onchobunops	1	6	4	2	Dumont, Silva-Briano, 1998
Drepanothrix	3	5	3	?	Dumont, Silva-Briano, 1998
Neothrix	0	4	2	?	Dumont, Silva-Briano, 1998
Bosmina, Bosminopsis	0?	7	8	5	Kotov, 1997b
Eurycercus glacialis	0	8	9-10	8	Смирнов, 1971; Hann, 1990
E. lamellatus	0	8	8	7	Kotov, 2000b
Saycia	2	8	7	6	Dumont, Silva-Briano, 1998
Бóльшая часть Chydorinae	1-0	7	7	4	Smirnov, 1971
Бóльшая часть Aloninae	1	7	6	4	Kotov, 2000c
Aloninae, некоторые	0-1	6-7	5-6	3-5	Kotov, 2000d
Leydigia	1	3-7	6	4	Kotov, 2009b

ставлены в виде крошечных бугорков или щетинок). Отметим, что так называемая девятая "жесткая" щетинка *Saycia* (Dumont, Silva-Briano, 1998), видимо, принадлежит к переднему ряду, и, таким образом, Sayciinae сохранили единственную щетинку этого ряда.

У Dumontiidae торакопод II устроен в целом аналогично, хотя передние щетинки у *Dumontia* не скребущего типа. У Bosminidae эта конечность также типа строения Chydoridae, но число передних и задних щетинок у них сокращено, при этом, передние щетинки, ближайшие к гнатобазе, вооружены по скребущему типу ("scrapers") (Рис. 207-В). У Ilyocryptidae все эндиты слиты, но при этом, жесткие щетинки редуцированы, за исключением одной на эндите 2 непосредственно рядом с гнатобазой (Рис. 200-Б, стрелка).

Гнатобаза (эндит 1) торакопода II несет дистальное вооружение, обычно представленное четырьмя щетинками. У Daphniidae и Moinidae среди них выделяется длинная чистящая щетинка (Рис. 216-Б, Г), у всех прочих семейств она укорочена и слабо отличается по размеру от прочих (Рис.

Таблица 3.
Число щетинок в фильтрующих пластинках гнатобаз различных тораконодов у Anomopoda

Таксон	II	III	IV	V	Ссылка
Daphnia pulex	6-12	54-68	38-60	0	Behning, 1912; Глаголев, 1983а
D. cucullata	?	33-42	24-33	0	Behning, 1912
D. hyalina	?	56-61	48-53	0	Behning, 1912
D. longispina	?	40-69	29-42	0	Behning, 1912
Ceriodaphnia pulchella	?	35-37	20-22	0	Behning, 1912
C. megops	?	50-52	29-31	0	Behning, 1912
C. quadrangula	?	43-44	26-28	0	Behning, 1912
Ilyocryptus	7-8	8	8	4-6	Kotov, Stifter, 2006
Dumontia	6	9	6?	0	Santos-Flores, Dodson, 2003; Van Damme, Dumont, 2008
Gondwanothrix	8	6	8	5	Van Damme et al., 2007
Acantholeberis	8	6	8	9	Dumont, Silva-Briano, 1998
Ophryoxus	8	7	8	4	Dumont, Silva-Briano, 1998
Parophryoxus	8	8	7	5	Dumont, Silva-Briano, 1998
Pseudomoina	6	13	5	4	Dumont, Silva-Briano, 1998
Guernella	7	8	2	0	Dumont, Silva-Briano, 1998
Macrothrix paulensis	4	0	0	3	Kotov, Hollwedel, 2004
Macrothrix boergeni, M. elegans	4	0	1	3	Kotov, 2007b; Kotov et al., 2004
M. tripectinata	4	0	1	2	Kotov, 1999b
Grimaldina	6	7	6	0	Dumont, Silva-Briano, 1998
Lathonura	7	0	0	2	Dumont, Silva-Briano, 1998
Streblocerus	5	7	5	2	Dumont, Silva-Briano, 1998
Wlassiscia	5	6	5	3?	Dumont, Silva-Briano, 1998
Bunops, Onchobunops	4	6	5	3	Dumont, Silva-Briano, 1998
Drepanothrix	6	0	0	2	Dumont, Silva-Briano, 1998
Neothrix	5	0	0	1?	Dumont, Silva-Briano, 1998
Eurycercus glacialis	8	10	10-11	9-10	Smirnov, 1971; Hann, 1990
Eurycercus lamellatus	8	9	9	8	Kotov, 2000b
Saycia	11	13	10	9-10	Smirnov, 1971, 1996; Dumont, Silva-Briano, 1998
Dumontiellus	10	10-11	8	3	Smirnov, 2007
Plurispina	10	10	7	5	Frey, 1991; Smirnov, 1996
Archepleuroxus, Planicirclus	8	8	6	4	Frey, 1991; Smirnov, 1996
Bosmina	6	6	4	0	Kotov, 1997
Bosminopsis	5	5	4	2	Kotov, 1997
Бóльшая часть Chydorinae	7-8	6	4-7	3-4	Smirnov, 1971
Ephemeroporus	8	8	6	3	Smirnov, 1971
Chydorus dentifer	7	5	7	4	Dumont, Silva-Briano, 1998
Pseudochydorus	5	5	5	3	Smirnov, 1971
Бóльшая часть Aloninae	5-8	4-7	5-7	3?	Kotov, 2000c
Alona cf. *affinis*	7	7	5	3	Smirnov, 1971
Graptoleberis	6	8-9	4	0	Smirnov, 1971

216-E, 3. K). При этом в разных семействах происходит независимое сокращение числа щетинок фильтрующей пластинки гнатобазы (то есть заднего ряда) (Табл. 3). Важнейшей особенностью Daphniidae – Moinidae является то, что щетинки заднего ряда (фильтрующей пластинки) на гнатобазе у них многочисленны и дифференцированы по размеру и вооружению, а их число у некоторых видов несколько варьирует, даже в пределах одной популяции в зависимости от пищевых условий (Глаголев, 1983а, 1986).

Торакальная конечность III-ей пары. Экзоподит среднего размера (крупнее, чем на I-II парах, но не крупнее, чем на IV паре), с выраженным дистальным краем, несущим группу из не более чем пяти дистальных щетинок, и выдающийся вентрально сильнее, чем дистальный конец внутренней части торакопода (Рис. 217). Латеральная группа состоит из трех или менее щетинок.

На внутреннем крае пять эндитов, эндиты 3-5 у всех Anomopoda маленькие. У представителей большинства семейств эндит 2 значительно превышает эндиты 3-5 по размеру (плезиоморфное состояние) (Рис. 200-Г; Рис. 201-Г; Рис. 204-Д; Рис. 205-Л; Рис. 207-Д; Рис. 212-И; Рис. 217-Е, З-И), в то время как у Daphniidae и Moinidae (Рис. 194-З; Рис. 199-Б; Рис. 217-Б, Г), он уменьшен в размере и его вооружение упрощено. Обычно все три передние щетинки на эндитах 3-5 имеются (более развитые и "жесткие" у Chydoridae—Bosminidae), как и четыре задние щетинки. При этом, для Chydoridae, макротрицидоподобных Anomopoda, Bosminidae и Ilyocryptidae крайне характерно, что эти три эндита формируют единую лопасть — вторичный дистальный эндит (outer endite по: Dumont, Silva-Briano, 1998, distal endite по Kotov, 2000a-b, d). Только у Daphniidae—Moinidae ряд задних щетинок на эндите 2 плавно переходит в таковой на эндите 1 (гнатобазе), у прочих Anomopoda между ними имеется отчетливая щель.

Эндит 1 (гнатобаза) торакопода III крайне велик у Daphniidae—Moinidae, снабжен многочисленными фильтрующими щетинками заднего ряда (Рис. 217-А, В). Их число, достигающее нескольких десятков, варьирует у особей одного вида и зависит от внешних условий (Kořínek, Macháček, 1980; Geller, Müller, 1981; Глаголев, 1983а, 1986; Kořínek et al., 1986; Fryer, 1991b; Macháček, Seda, 2013), часто оно даже различается на левой и правой конечностях одной пары. Задний ряд как минимум не олигомеризован, а, скорее всего, полимеризован по сравнению с исходным состоянием. Как у Ctenopoda, так и у Cyclestherida задние щетинки на гнатобазах III-IV не столь многочисленны, как у Daphniidae—Moinidae. В то же время, число щетинок переднего ряда у последних сокращено до одной, иногда имеются еще 1-2 рудиментарные передние щетинки. Отметим, что единственная большая щетинка дистального вооружения гнатобазы III, гомологичная чистящей щетинке на торакальной конечности Sididae, занимает крайнее вентральное положение.

В то же время, у всех остальных семейств гнатобаза относительно невелика, на ней у большинства Anomopoda имеется по 4 щетинки переднего ряда в ее дистальном вооружении, при этом вершина гнатобазы значительно выдается во внутреннем направлении (а не в вентральном, как у Daphniidae—Moinidae) (Рис. 217-Д-И). У Chydoridae, Eurycercidae, Bosminidae и макротрицидоподобных Anomopoda ближайшая к эндиту 2 передняя щетинка преобразована в сенсиллу. Число щетинок заднего ряда различно у разных Chydoridae—Macrothricidae, оно независимо сокращается а разных семействах. Это число (за редким исключением) видоспецифично, и не зависит от внешних условий. Отметим, что наибольшее число задних щетинок на гнатобазе (13) имеют не *Acantholeberis*, *Ophryoxus*, *Eurycercus*, традиционно рассматриваемые в качестве наиболее примитивных Anomopoda, а *Pseudomoina* (Dumont, Silva-Briano, 1998).

Торакальная конечность IV-ой пары. Экзоподит у подавляющего большинства Anomopoda большой (Рис. 218-А, В, Д, Ж), за исключением некото-

рых Macrothricidae, у которых он сильно уменьшен (Рис. 218-Г). У Daphniidae — Moinidae экзоподит сохраняет дистальное (вентральное) положение, обычно у них он сходен по виду с таковым на торакоподе III и несет 4 дистальные и 2 латеральные щетинки. Напротив, у большинства рачков остальных семейств он сдвинут в латеральное положение, за исключением некоторых продвинутых Chydoridae, у которых он также занимает более или менее дистальное положение и имеет прямоугольную форму, но подобное состояние выглядит рекапитуляцией к предковому состоянию.

Число эндитов на этом торакоподе неясно, поскольку они слиты даже у эмбрионов. У Daphniidae — Moinidae эндит 1 (гнатобаза) велик (Рис. 218-А, В) и снабжен многочисленными щетинками. Прочие эндиты (которых явно не более двух) слиты и их вооружение сильно редуцировано: на этой части торакопода имеется не более трех щетинок, их принадлежность к тому или иному ряду неясна (Рис. 218-Б). Напротив, у всех прочих семейств гнатобаза относительно мала, а прочие эндиты слиты в лопасть, на которой обычно имеется четыре передние щетинки и одна сенсилла, у некоторых родов (например, *Dumontia*, *Pseudomoina*) их число сокращено (Рис. 218-Г, З). При этом, у Chydoridae — Bosminidae — макротрицидоподобных Anomopoda передние щетинки вооружены характерным образом: они оперены с одной стороны относительно крепкими сетулами ("flaming-torch" по: Dumont, Silva-Briano, 1998). Задние щетинки (числом не более пяти) отодвинуты от внутреннего края сильнее, чем на других парах. Только у Ilyocryptidae ряд задних щетинок на эндите 2 плавно переходит в таковой на эндите 1 (гнатобазе), у прочих Anomopoda (с нередуцированными дистальными эндитами) между ними имеется отчетливая щель.

В пределах хидоридоподобных и макротрицидоподобных Anomopoda происходит независимое сокращение числа щетинок фильтрующей пластинки гнатобазы (заднего ряда) (Смирнов, 1971а, 1976). Дистальное вооружение гнатобазы более консервативно, обычно тут имеется четыре элемента (каждый из которых происходит из щетинки) (Рис. 218-Г, Е, З). При этом, как и на торакоподе III, у Chydoridae, Eurycercidae, Bosminidae и макротрицидоподобных Anomopoda ближайшая к эндиту 2 передняя щетинка преобразована в сенсиллу (Рис. 218-Г, Е, З: 1).

Торакальная конечность V-ой пары. В пределах разных семейств происходит независимое упрощение организации этой конечности, поэтому очень трудно найти какие-либо закономерности в ее строении (Рис. 219). Части торакопода V у некоторых родов снабжены многочисленными щетинками (*Eurycercus*, *Acantholeberis*, *Parophryoxus*, *Ilyocryptus*, *Saycia*), в то время как у *Guernella* на крайне упрощенной торакальной конечности V вообще нет щетинок.

Торакальная конечность VI-ой пары. Эта конечность упрощена у всех Anomopoda. Она представляет собой небольшую плоскую лопасть, иногда на ней имеется и эпиподит (Рис. 220). Описание торакопода VI *Dumontia* с "шиповидными щетинками" (Santos-Flores, Dodson, 2003) было ошибочным, на самом деле это была часть торакопода V, в то время как торакопод VI у Dumontiidae отсутствует (Van Damme, Dumont, 2008b).

В пределах Chydoridae, даже внутри единственного обширного рода *Alona* s.lat., есть виды как с пятью, так и с шестью парами торакальных конечностей. Несомненно, что редукция шестого торакопода даже в пределах этого рода, не говоря уж о всем отряде, происходила неоднократно.

3.11. Строение гамогенетических самок

Эфиппиум. Бóльшую часть времени в популяциях Anomopoda существуют только партеногенетические самки. Перешедшая к гамогенезу самка у Anomopoda внешне отличается от партеногенетической, так что можно говорить об особом типе самок. По сравнению с партеногенетической самкой, у гамогенетических самок Anomopoda видоизменены только створки (в первую очередь, их спинная часть), образующие так называемый эфиппиум (Рис. 221-242). В крупных систематических публикациях XX столетия (Lilljeborg, 1901; Šrámek-Hušek et al., 1962; Flössner, 1972, 2000; Alonso, 1996, и др.) приводятся многочисленные изображения эфиппиумов Anomopoda всех семейств.

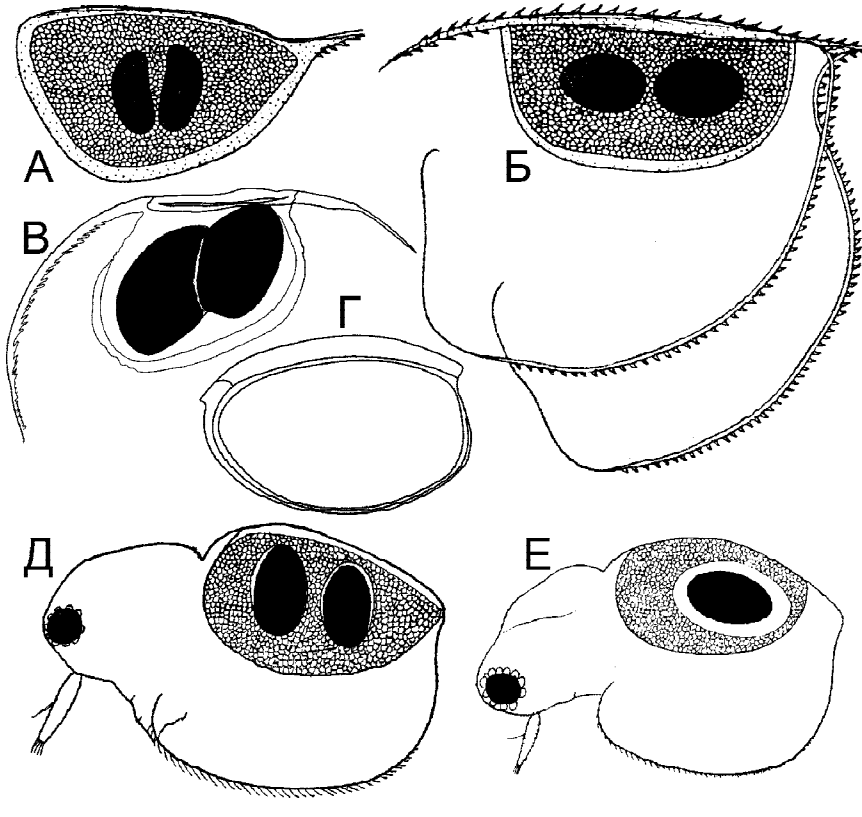


Рисунок 221. Эфиппиум *Daphnia* (А-Д) и *Moina* (Е-Ж):
А — *Daphnia* (*Daphnia*) *pulex*; Б — *D.* (*Ctenodaphnia*) *magna*; В — *D.* (*Ctenodaphnia*) *quadrangula*; Г — *D.* (*Ctenodaphnia*) *pusilla*; Д — *Moina* cf. *micrura*; Е — *M. macrocopa*. Не в масштабе. (А-Б по: Storch, 1925; В-Г по: Benzie, 2005; Д-Е по: Šrámek-Hušek et al., 1962).

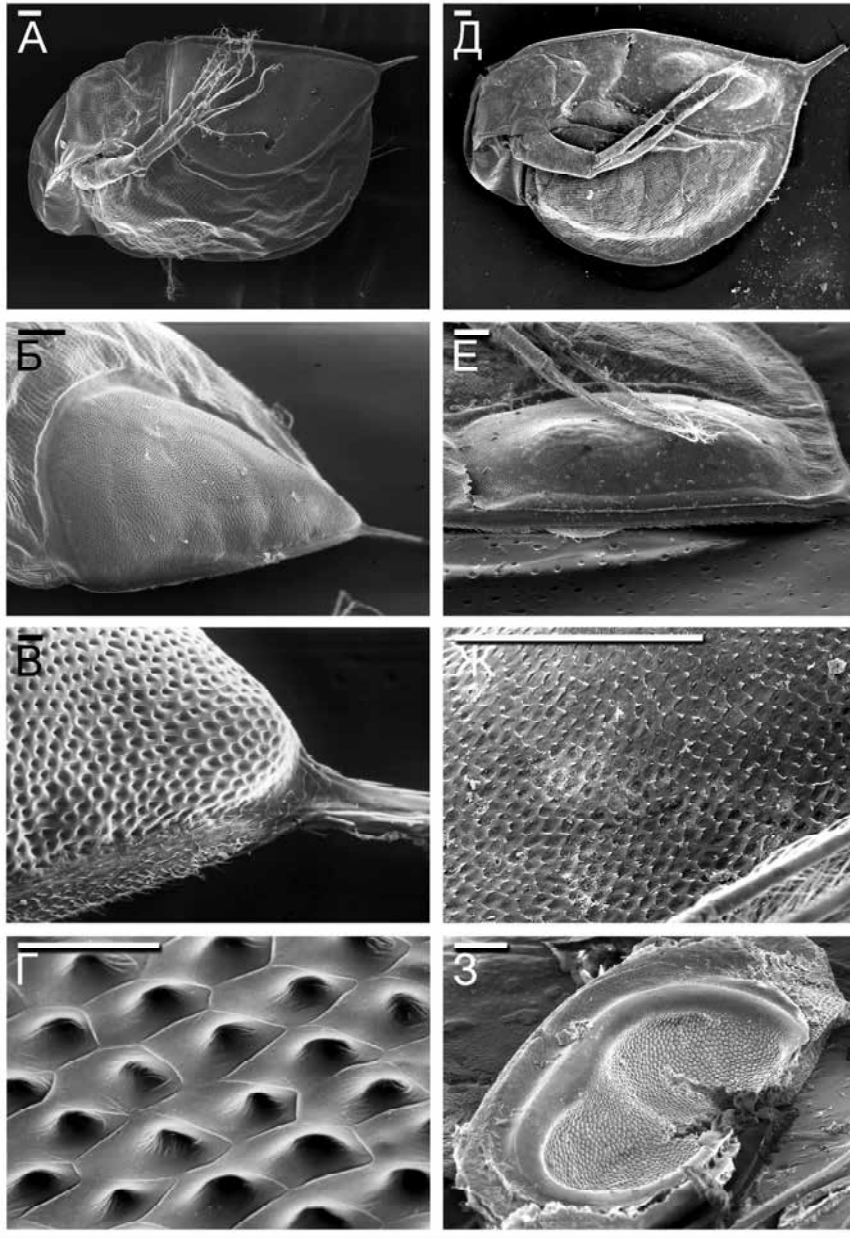


Рисунок 222. Эфиппиальная самка *Daphnia* s. str. (Daphniidae):
А-Г — *D. pulex,* вид сбоку; эфиппиум, общий вид и скульптура поверхности; Д-З — *D. exilis*, вид сбоку; эфиппиум, вид со спинной стороны; скульптура поверхности; внутренняя выстилка эфиппиума. Масштаб: А-Б, Д-З — 0.1 мм; В-Г — 0.01 мм.

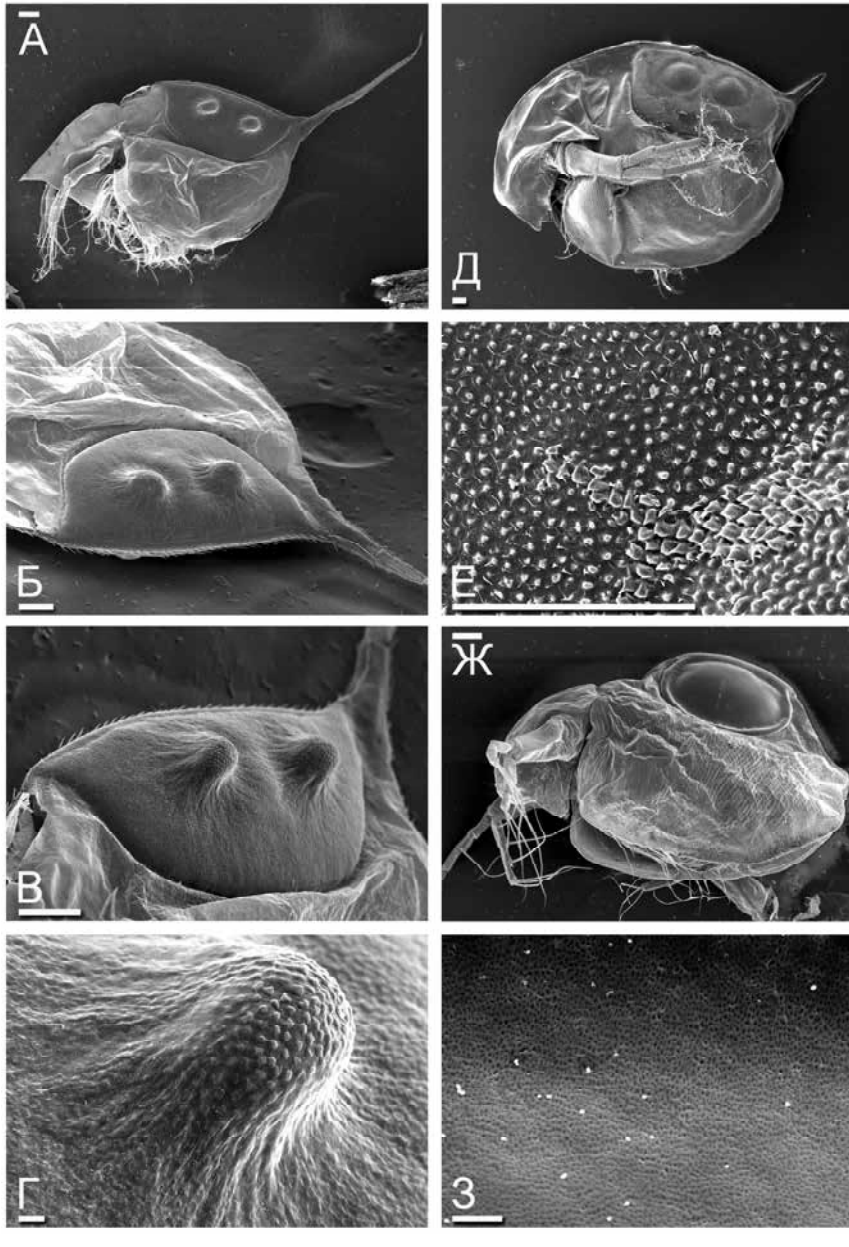


Рисунок 223. Эфиппиальная самка *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) (Daphniidae):
А-Г — *D. lumholtzi*, вид сбоку; эфиппиум, вид со спинной стороны и сбоку; скульптура на яйцевой камере; Д-Е — *D. magna*, вид сбоку; скульптура эфиппиума; Ж-З — *D. pusilla*, вид сбоку; скульптура эфиппиума. Масштаб: А-В, Д-Е — 0.1 мм; Г, Ж-З — 0.01 мм.

По *Daphnia* и *Simocephalus* выполнены детальные исследования ультраструктуры эфиппиумов (Wolff, 1904; Zwack, 1904, 1905, 1907; Бронштейн, 1922; Schultz, 1977). Ряд работ касался формирования эфиппиума у гамогенетической самки (Zaffagnini, 1964, 1987; Halcrow, 1978). Весьма полезным стало применение СЭМ для исследования скульптуры эфиппиума (Schultz, 1977; Глаголев, 1983б, 1986; Benzie, 1986a; Glagolev, Alonso, 1990), выполнены детальные описания морфологии эфиппиальных самок многих видов *Daphnia* (Глаголев 1986, 1995; Fernando et al., 1987). Показано, что процесс формирования эфиппиума идет в течение двух межлиночных периодов, между первой и второй линьками облик животного является промежуточным между обликом парте-

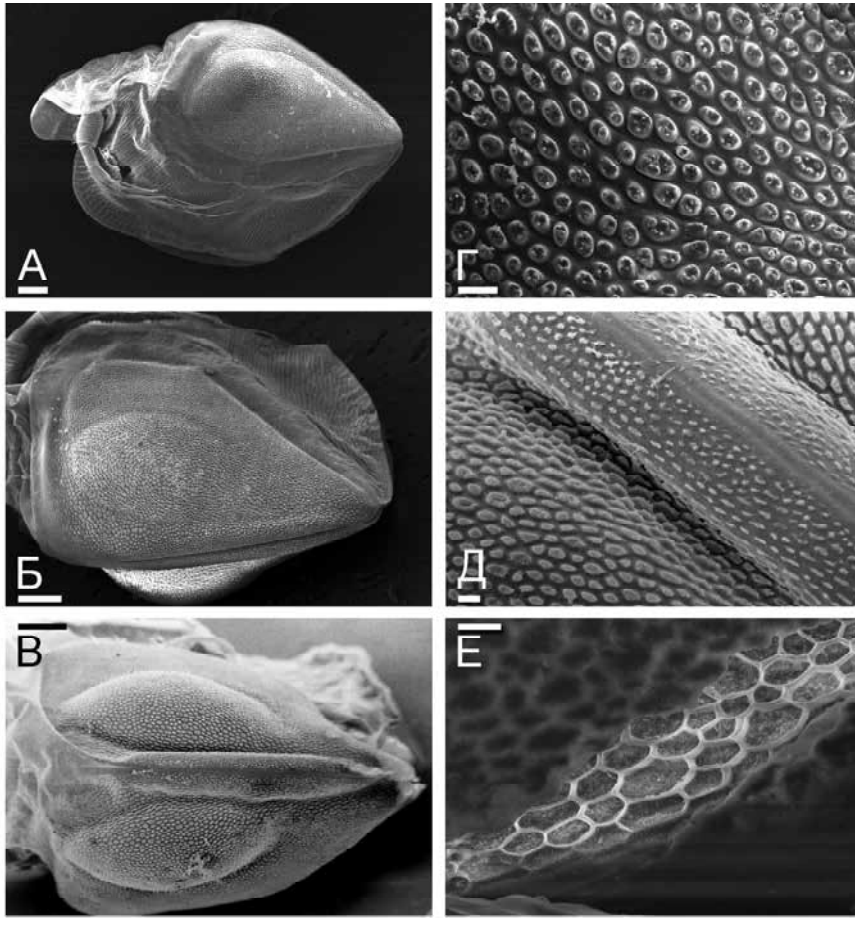


Рисунок 224. Эфиппиальная самка *Simocephalus exspinosus* (Daphniidae): А — общий вид; Б-В — она же латеродорсально и со спины; Г-Д — скульптура в центре створки и на спине; Е — эфиппиум на сколе, видны воздушные камеры. Масштаб: А-В — 0.1 мм; Г-Е — 0.01 мм.

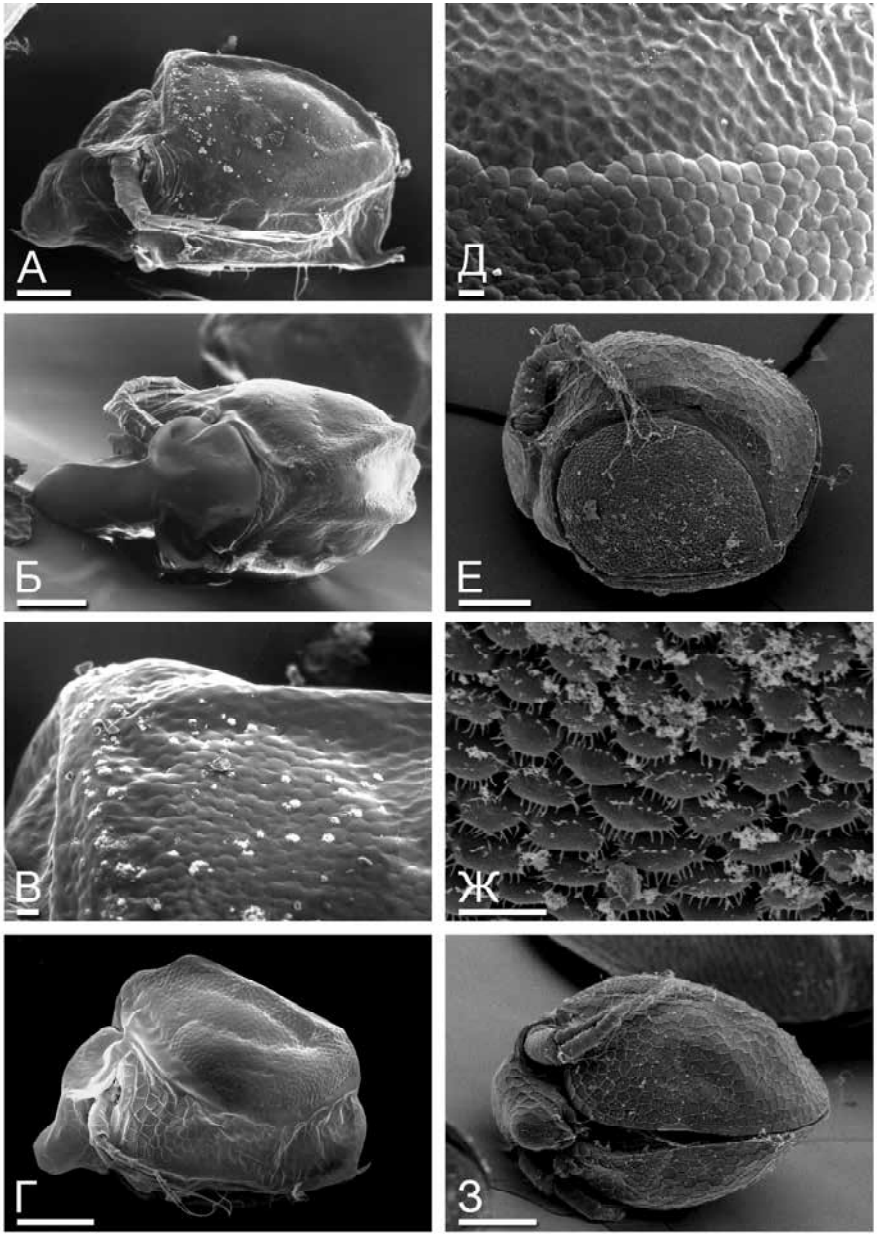


Рисунок 225. Эфиппиальная самка Daphniidae:
А-В — *Scapholeberis mucronata*; Г-Д — *Scapholeberis microcephala*; Е-З — *Ceriodaphnia cornuta*. Масштаб: А-Б, Г-Е, З — 0.1 мм; В, Ж — 0.01 мм.

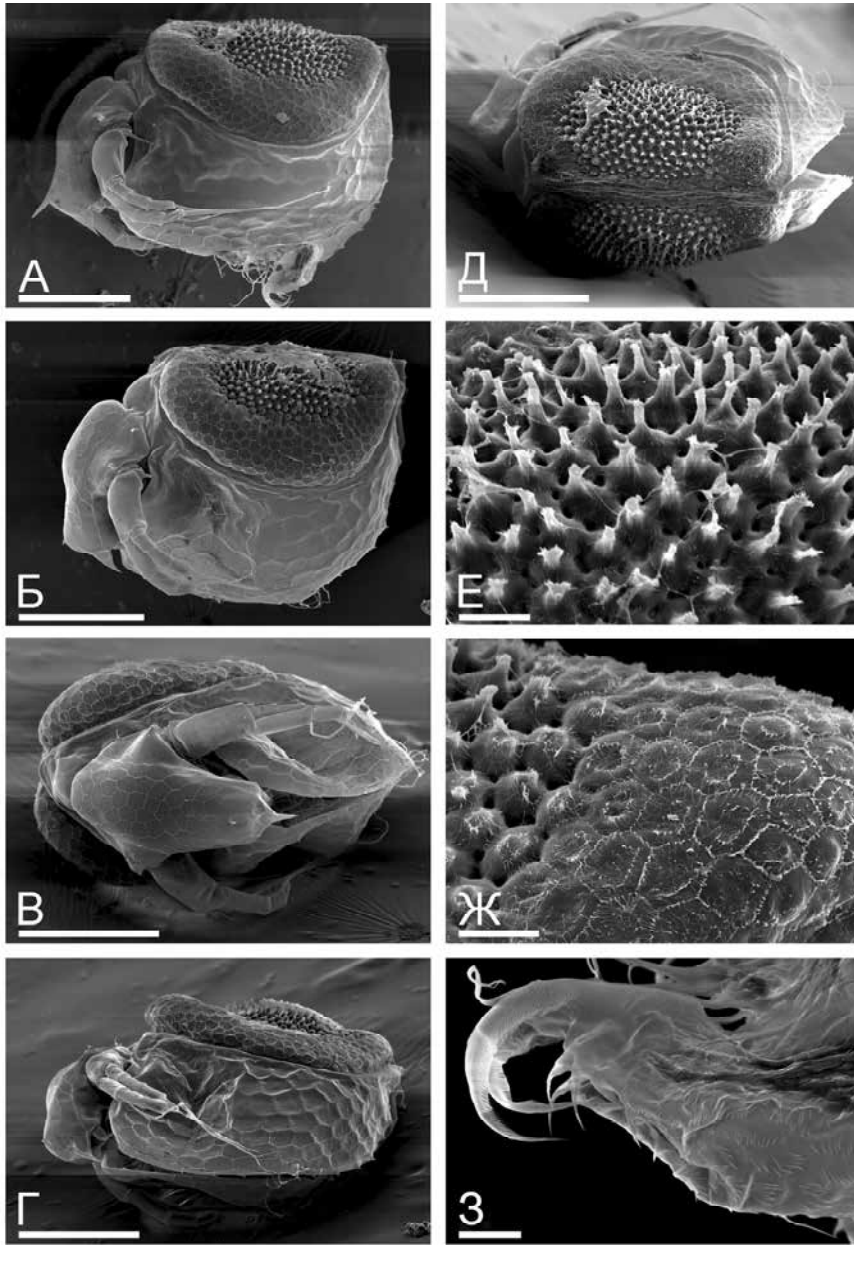


Рисунок 226. Эфиппиальная самка *Ceriodaphnia* cf. *cornuta*:
А-Б — две разные самки из одной популяции, вид сбоку; В-Д — вид спереди, с брюшной и спинной стороны; Е — скульптура в центре створки; Ж — скульптура в задней части створки; З — постабдомен. Масштаб: А-Д — 0.1 мм; Е-З — 0.01 мм.

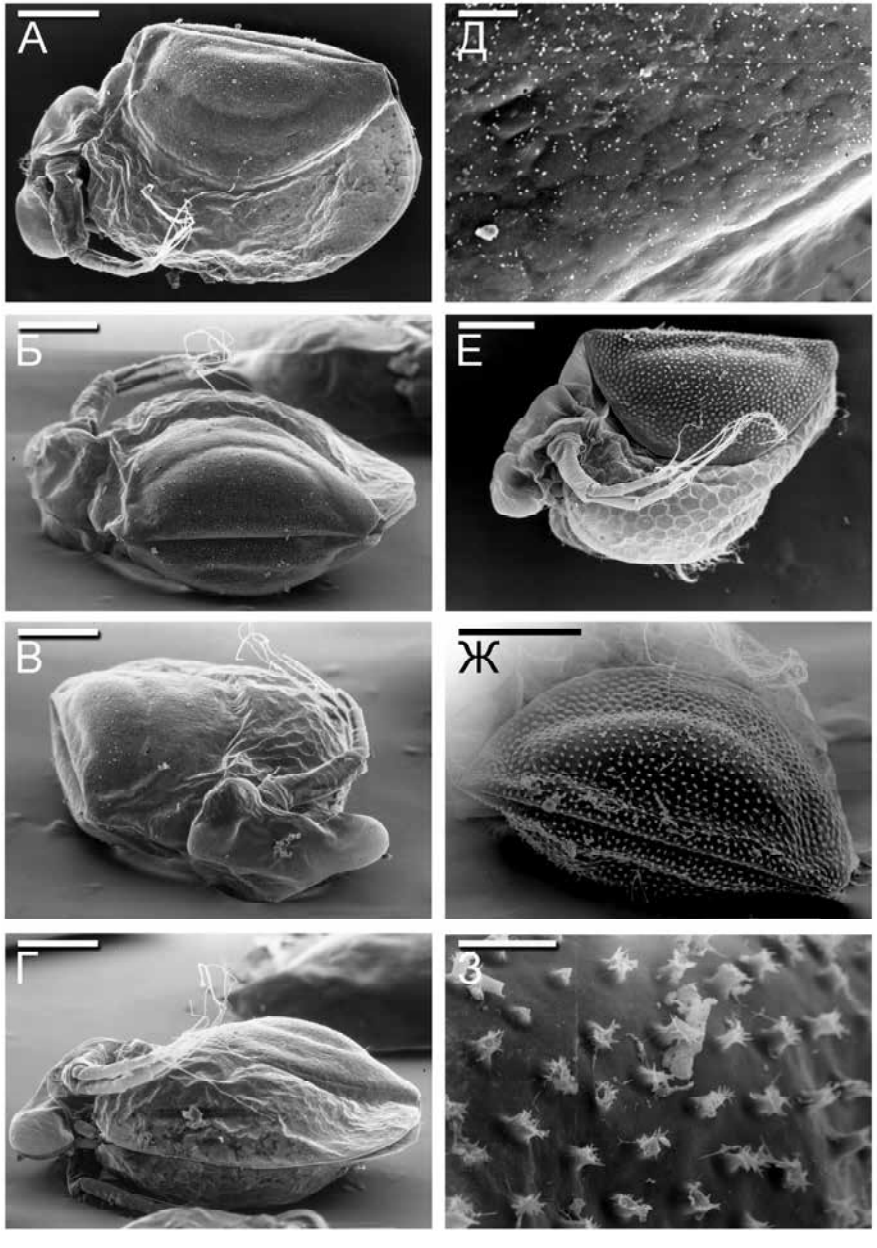


Рисунок 227. Эфиппиальная самка *Ceriodaphnia* (Daphniidae):
А-Д – *Ceriodaphnia* sp. 1; Е-З – *Ceriodaphnia* sp. 2. Масштаб: А-Г, Е, З – 0.1 мм; Д, Ж – 0.01 мм.

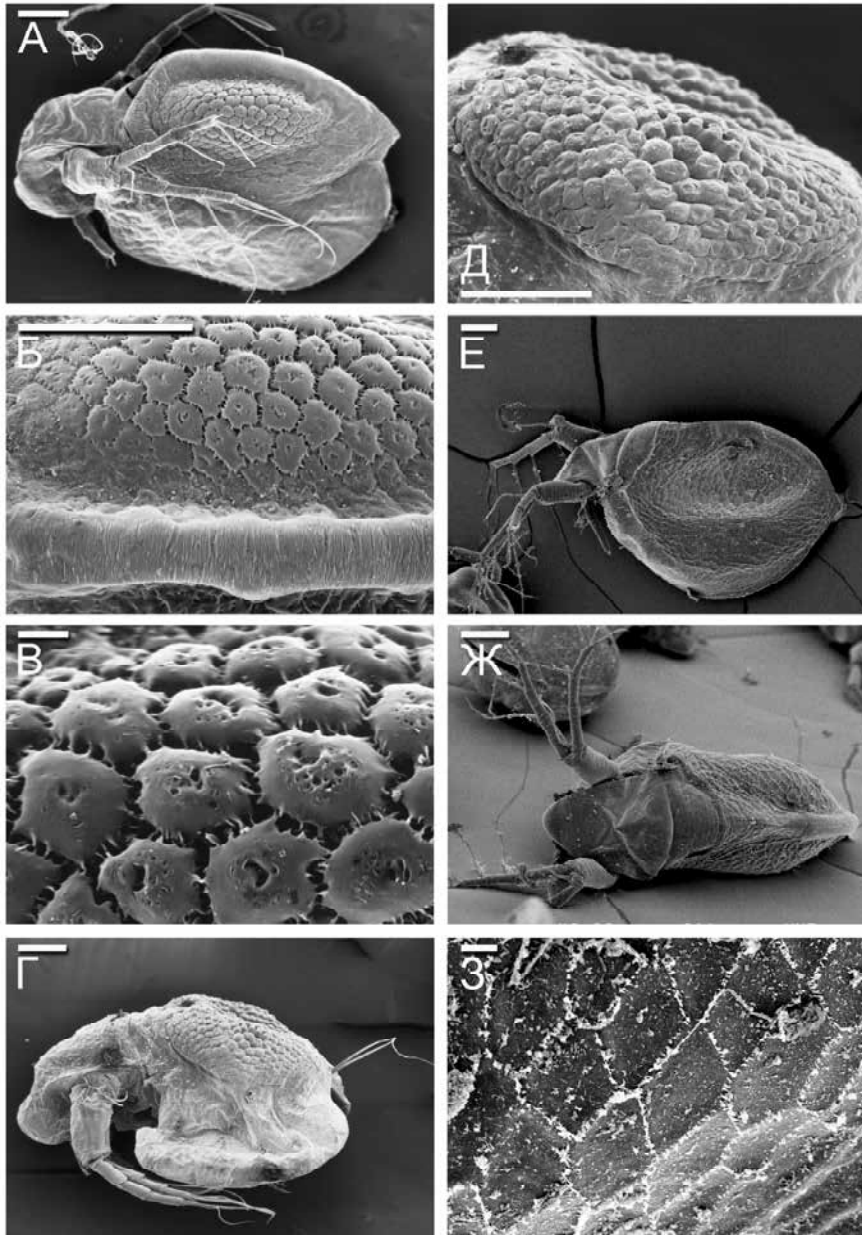


Рисунок 228. Эфиппиальная самка Moinidae:
А-В — *Moina chankensis*; Г-Д — *Moina weismanni*; Е-З — *Moinodaphnia macleayi*. Масштаб: А-Б, Г-Ж — 0.1 мм; В, З — 0.01 мм.

ногенетической и эфиппиальной самок, через его покровы просвечивает формирующийся эфиппиум, а выводковая сумка пуста (Глаголев, 1983б).

Систематическое исследование эфиппиев Chydoridae было начато Скоурфилдом (Scourfield, 1899, 1902). Им изучена их морфология у многих видов Chydoridae, сделаны важные заключения о строении примитивного

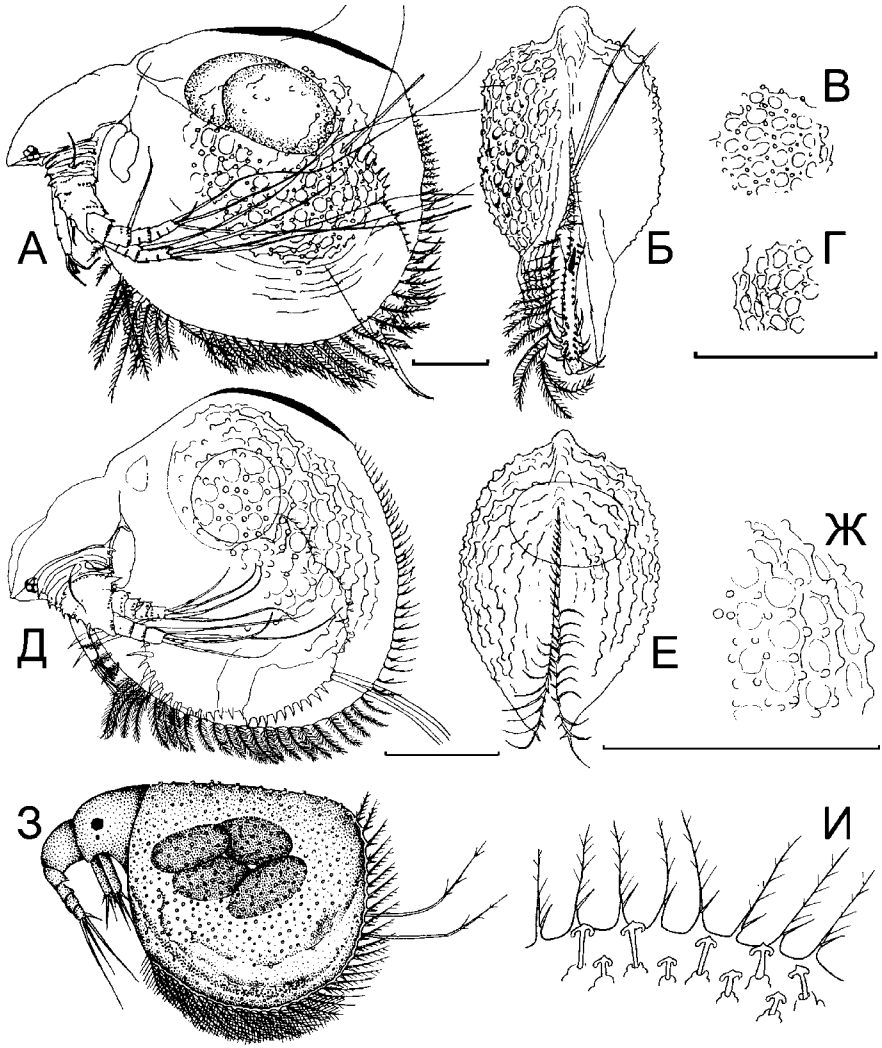


Рисунок 229. Эфиппиальная самка *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae):
А-Г — *I. spinifer*, общий вид эфиппиальной самки сбоку и сзади и скульптура поверхности эфиппиума; Д-Ж — *I. sarsi*, общий вид эфиппиальной самки сбоку и сзади и скульптура поверхности эфиппиума; З-И — *I. vitali*, эфиппиум с якорными выростами. (А-Г по: Kotov, Dumont, 2000; Д-Ж по: Kotov et al., 2002a, Масштаб: 0.1 мм. З-И по: Чиркова, 1984. Масштабные линейки не приводятся).

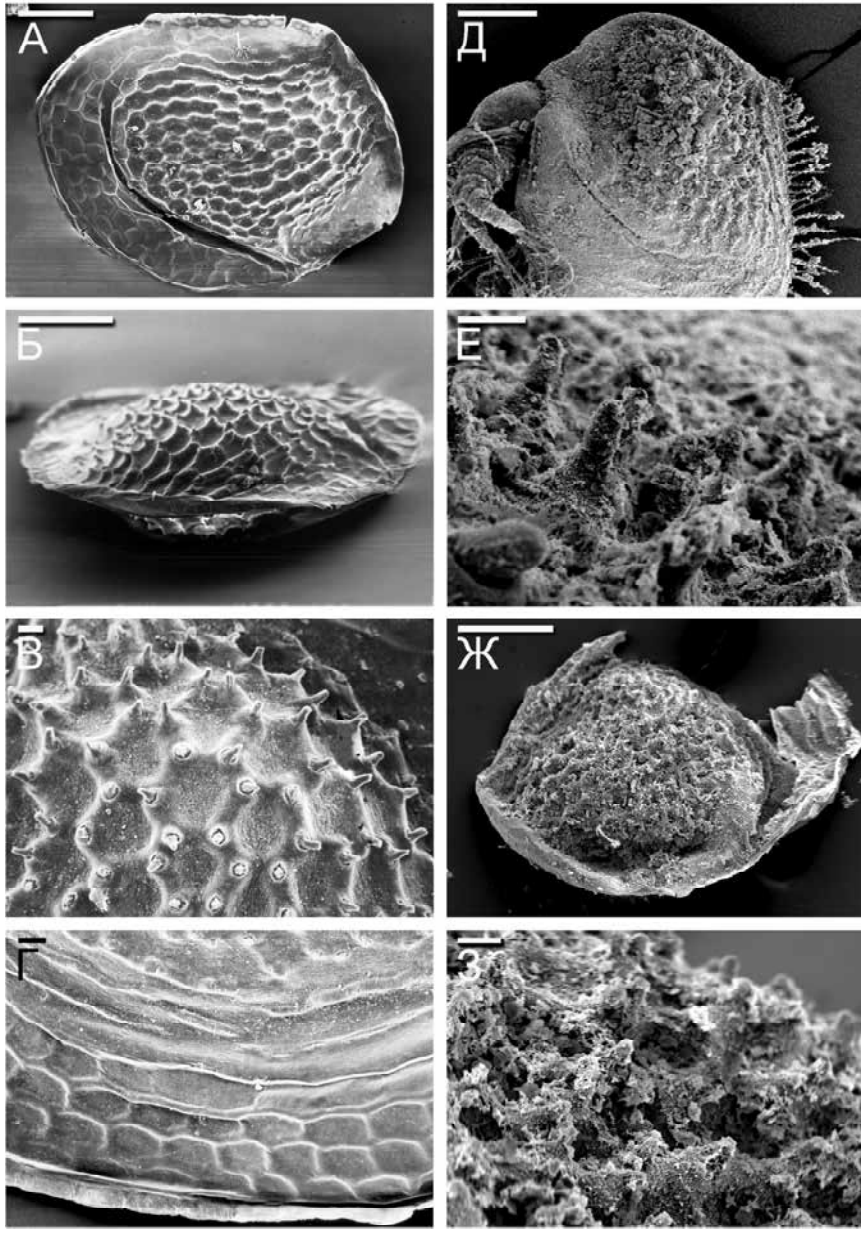


Рисунок 230. Эфиппиум *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae):
А-Г — *I. spinifer*; Д-Е — *I. gouldeni*; Ж-З — *I. isanensis*. Масштаб: А-Б, Д, Ж — 0.1 мм; В-Г, Е, З — 0.01 мм.

эфиппия и его эволюции в пределах всего семейства. Впоследствии морфология гамогенетической самки и сброшенных эфиппиев многих представителей семейства исследована при помощи оптического и электронного микроскопа и описана в многочисленных статьях Фрая (Frey, 1982b, e-f, 1985, 1988a-b), а также в работах других исследователей (Смирнов, 1971a; Fryer, Frey, 1982; Venkataraman, 1990b; Brancelj, 1996). Во всех работах отмечается, что скульптура карапакса эфиппиальной самки Chydoridae слабо видоизменена по сравнению с партеногенетической. Поэтому признаки эфиппиальных самок очень редко использовались для различения видов (Frey, 1985). Однако у некоторых недавно описанных представителей

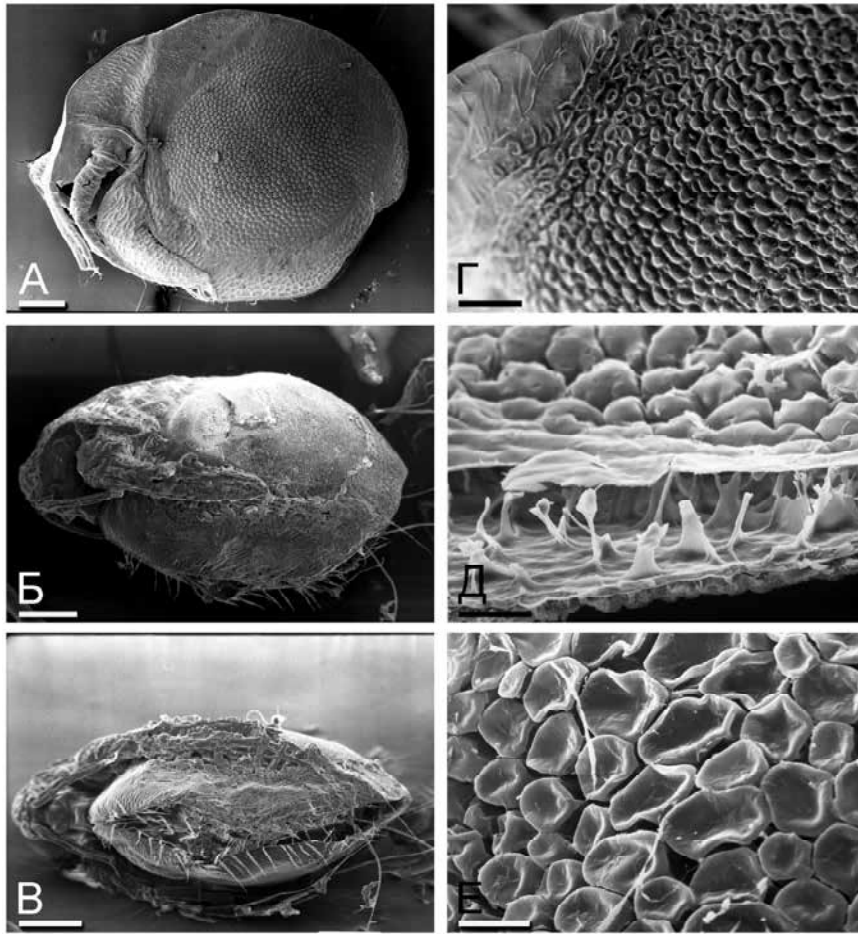


Рисунок 231. Эфиппиальная самка Macrothricidae:
А — *Bunops serricaudata*, общий вид; Б-Е — *Wlassicsia pannonica*, вид сбоку, с брюшной стороны, скульптура створки, створка на сколе, видны воздушные камеры. Масштаб: А-В — 0.1 мм; Г-Е — 0.01 мм.

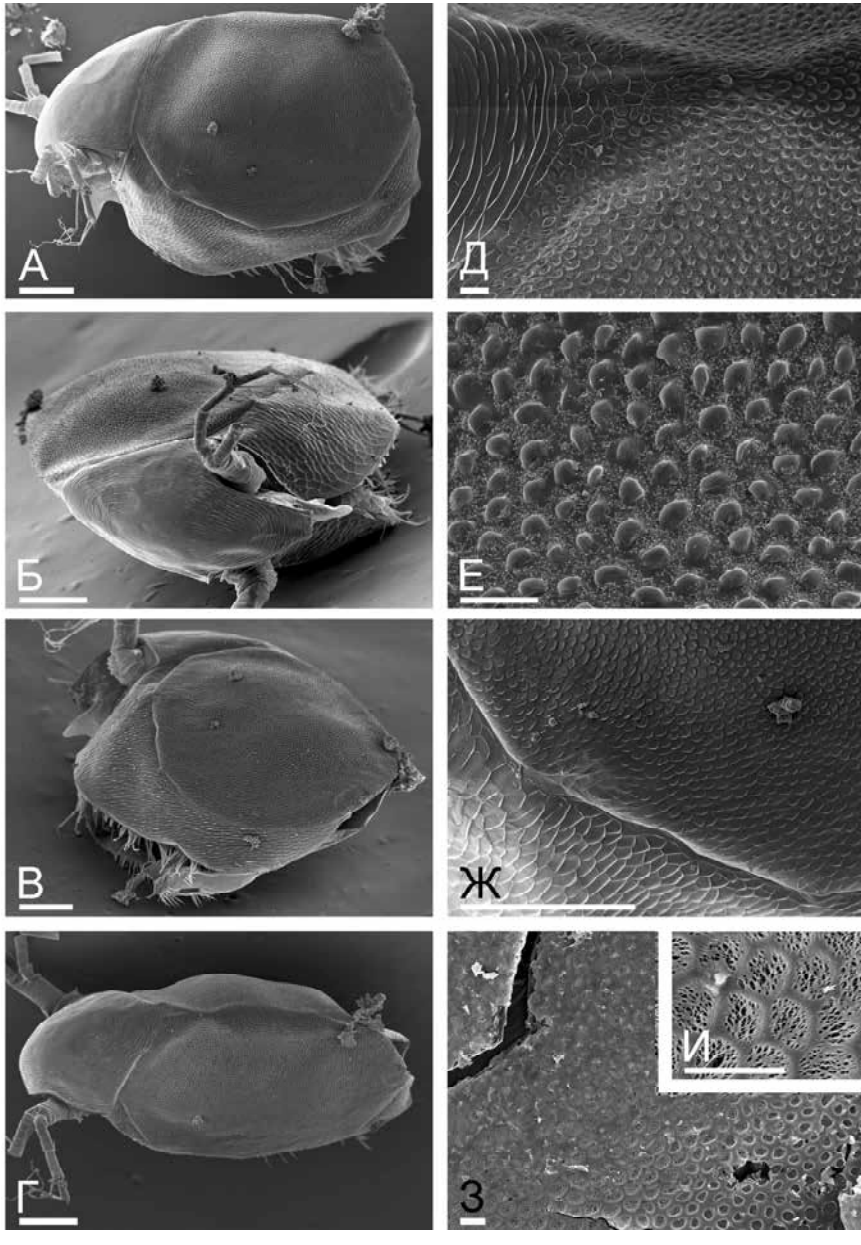


Рисунок 232. Эфиппиальная самка *Grimaldina brazzai*:
А-Г — вид сбоку, спереди, постеро-латерально и со спины; Д — скульптура эфиппиума у границы с головой; Е-Ж — скульптура в центральной и передне-брюшной части эфиппиума; З-И — эфиппиум, вид створки изнутри. Масштаб: А-Г, Ж — 0.1 мм; Д-Е, З-И — 0.01 мм.

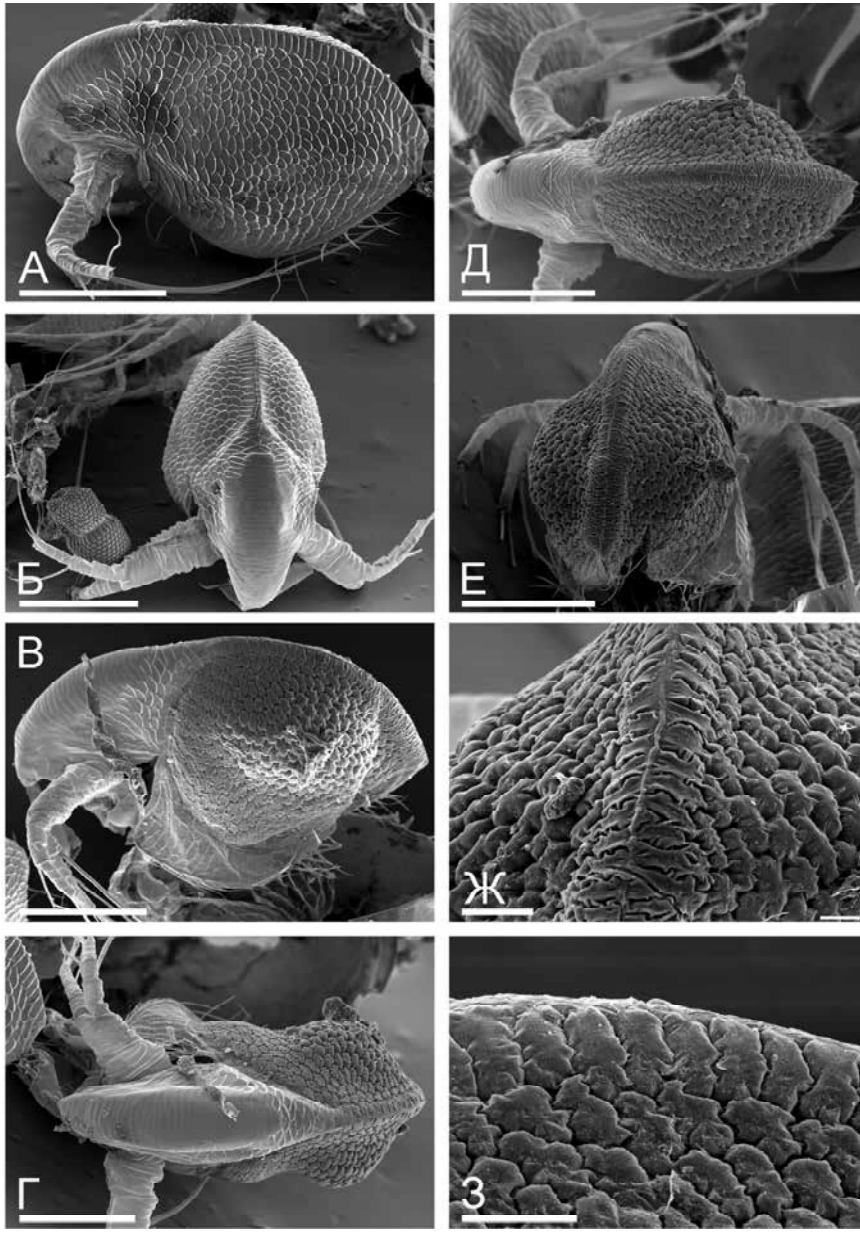


Рисунок 233. Партеногенетическая (А-Б) и эфиппиальная (В-З) самка *Macrothrix spinosa*. Масштаб: А-Е — 0.1 мм; Ж-З — 0.01 мм.

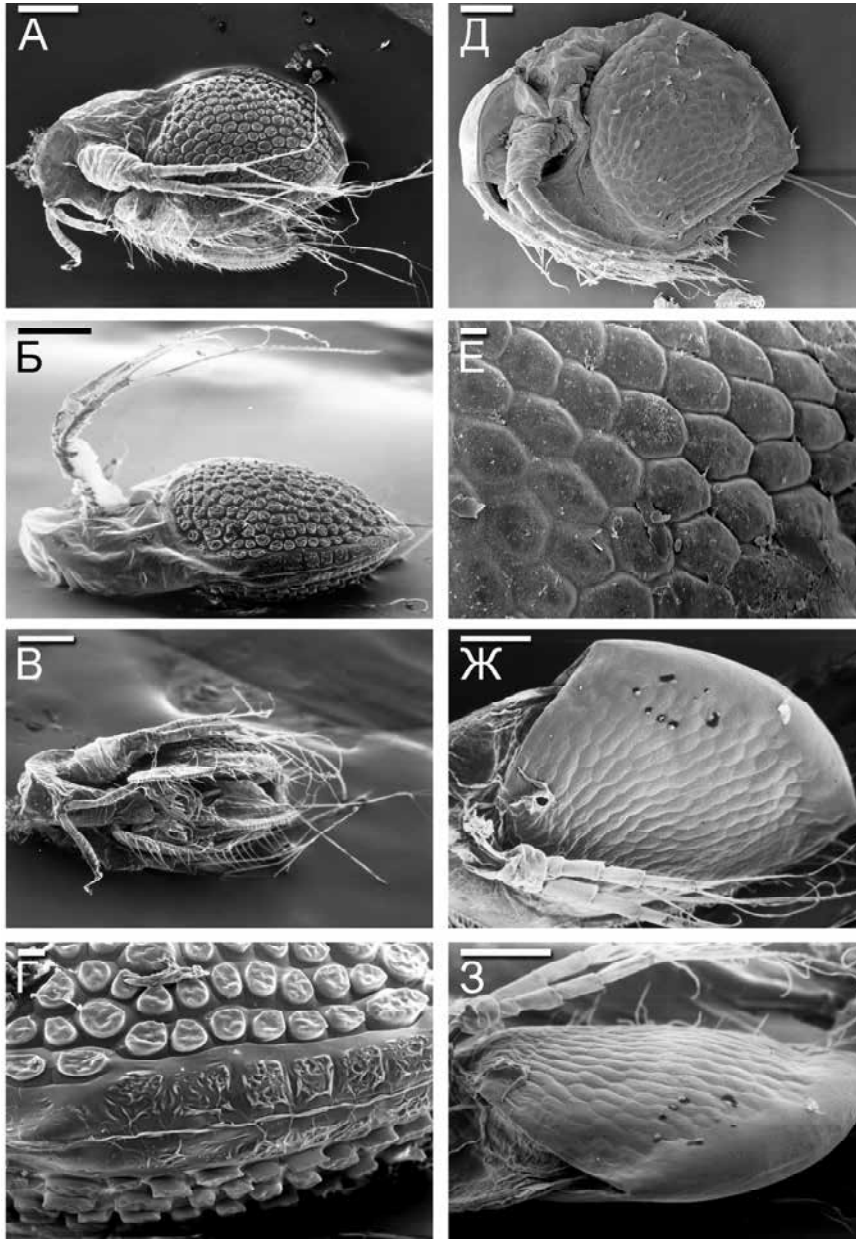


Рисунок 234. Эфиппиальная самка *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-Г — *M. rosea*; Д-Е — *M. tabrizensis*; Ж-З — *M. capensis*. Масштаб: А-В, Д, Ж-З — 0.1 мм; Г, Е — 0.01 мм.

Chydoridae имеется дополнительная хорошо заметная скульптура в виде многоугольников (Sinev et al., 2012).

Работы, в которых описываются наблюдения за копуляцией Chydoridae, откладкой ими эфиппиумов, вылуплению молоди из покоящихся яиц, немногочисленны (Weissman, 1876-79; Shan, 1969; Смирнов, 1971а; Shan, Frey, 1983). Для некоторых видов Chydoridae (Frey, 1975, 1985) исследована самка с пустой выводковой сумкой (barren ephippial female) — особая стадия между откладкой двух эфиппиумов. Бранцель (Brancelj, 1996) нашел, что пост-эфиппиальная форма *Chydorus sphaericus*, обладающая особой морфологией, ранее указывалась как отдельный вид *C. mutilus* Kreis 1921.

Лишь эпизодически исследовались морфология и стадии формирования эфиппиума макротрицидоподобных Anomopoda, а также поведение самки при его сбросе (Schödler, 1846; Weismann, 1876-79; Lilljeborg, 1901; Keilhack, 1909; Weigold, 1911; Minkiewicz, 1917б; Werner, 1927; Frenzel, 1983; Fryer, 1974). Фрайер (Fryer, 1972) всесторонне изучил эфиппиумы четырех видов Macrothricidae и сделал предварительные замечания об эволюции эфиппиума в пределах семейства. Автором предпринята попытка объяснения различий в строении эфиппиума разных видов с точки зрения функциональной морфологии, проведены наблюдения над процессом откладки эфиппиума, его устойчивости к высыханию, выхода из него новорожденных особей.

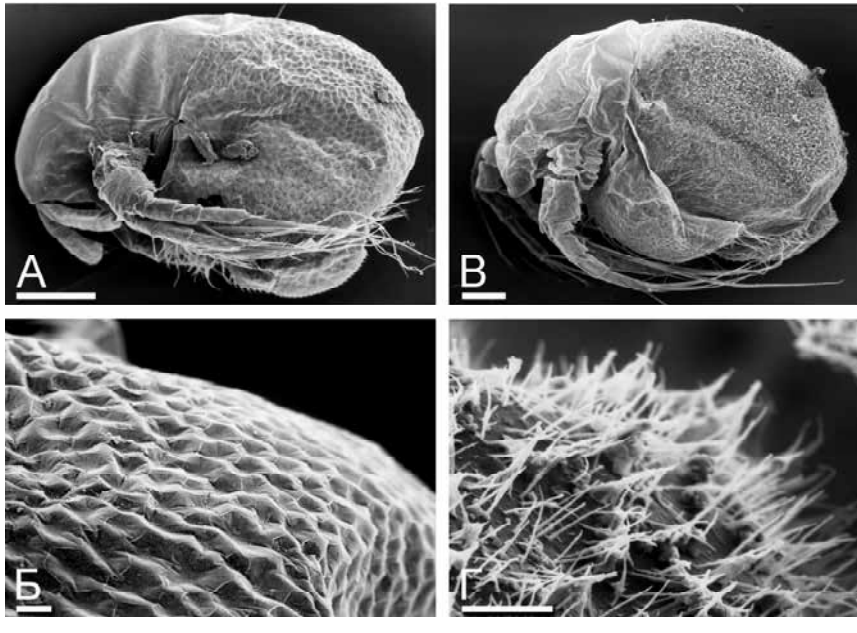


Рисунок 235. Эфиппиальная самка *Macrothrix* (Macrothricidae):
А-Б — *M. hirsuticornis*; В-Г — *M. dadayi*. Масштаб: А, В — 0.1 мм; Б, Г — 0.01 мм.

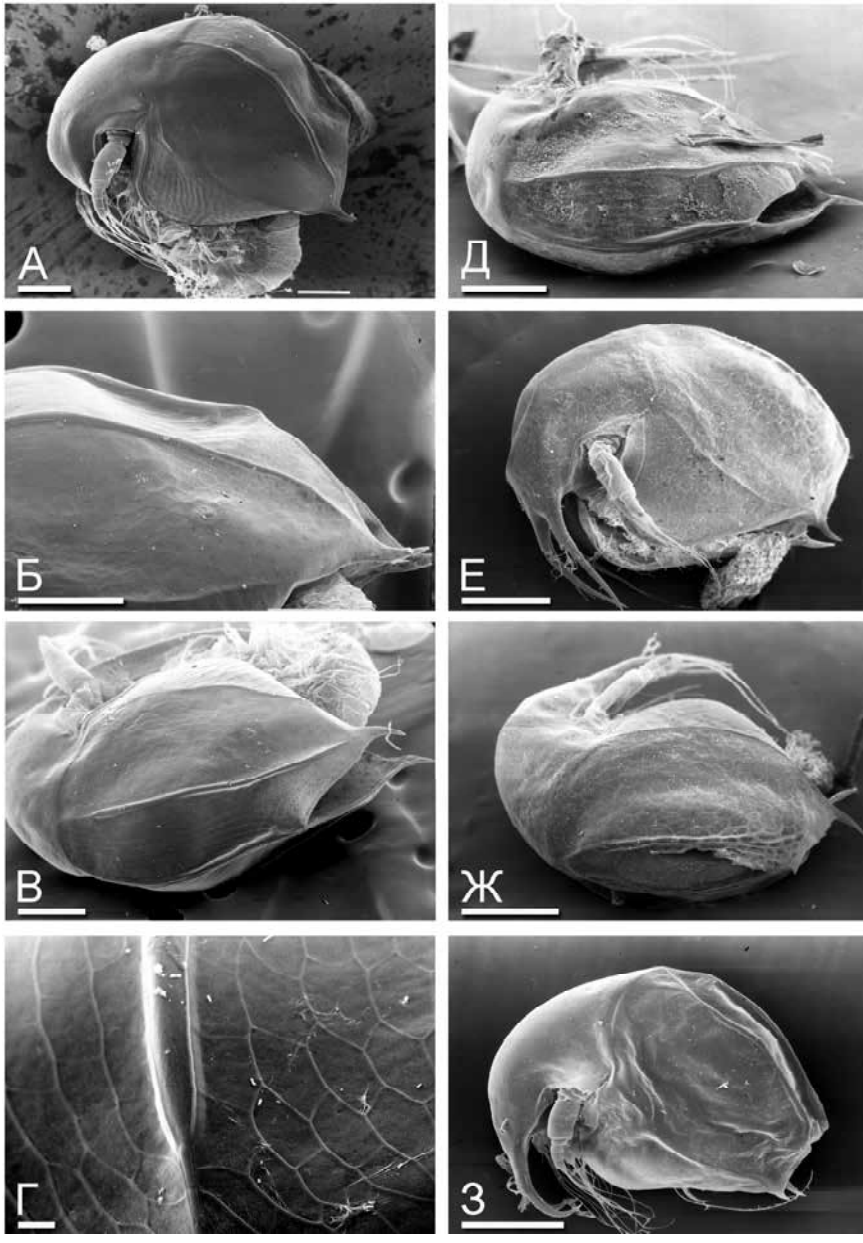


Рисунок 236. Эфиппиум *Bosmina* (Bosminidae):
А-Д — *B.* cf. *longispina*; Е-З — *B. longirostris*. Масштаб: А-В, Д-З — 0.1 мм; Г — 0.01 мм.

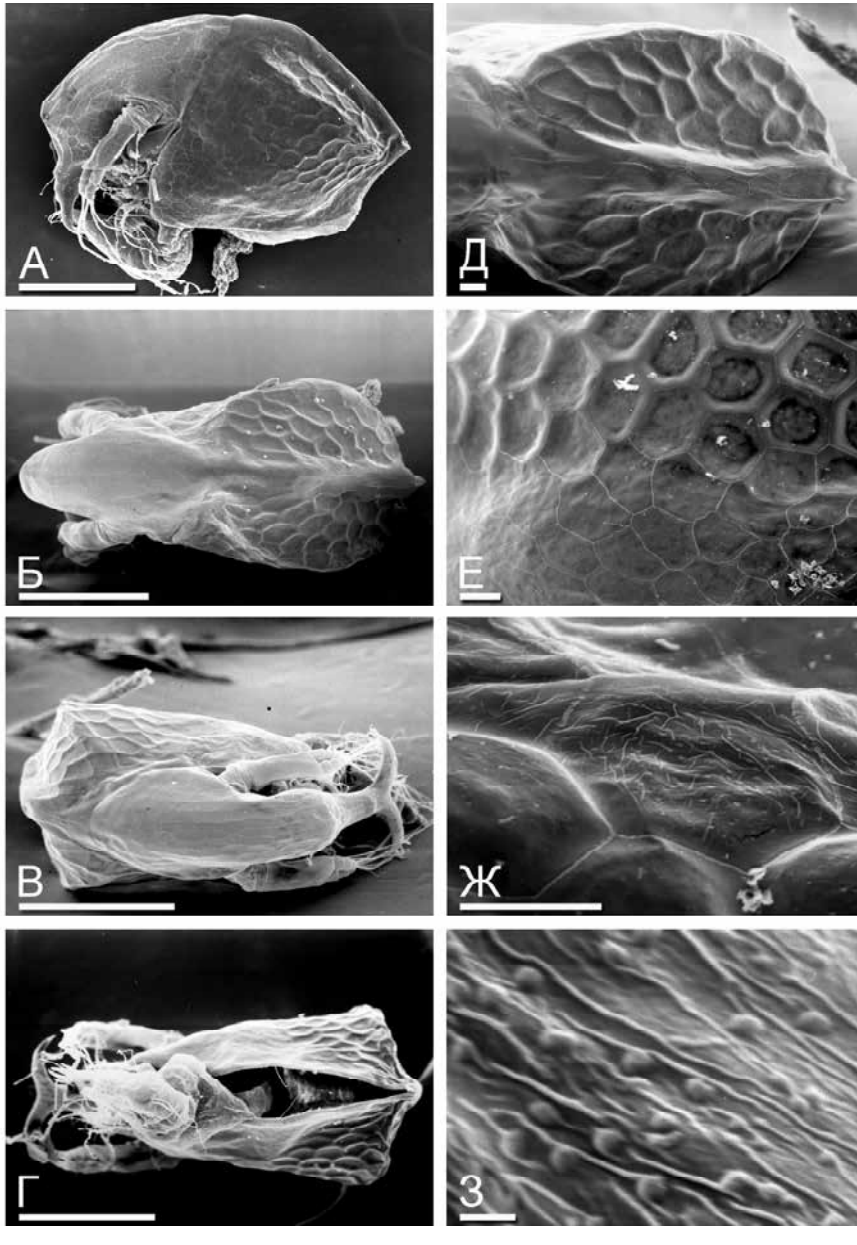


Рисунок 237. Эфиппиальная самка *Bosminopsis deitersi* (Bosminidae). Масштаб: А-Г — 0.1 мм; Д-Ж — 0.01 мм; З — 0.001 мм.

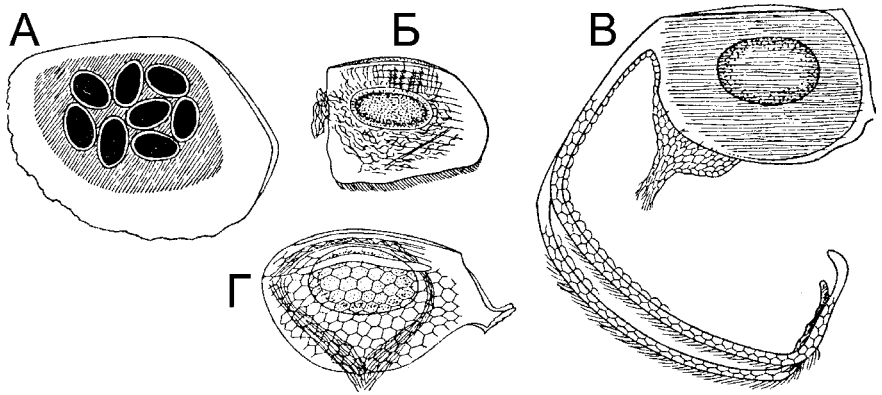


Рисунок 238. Эфиппиум Eurycercidae (А), Chydoridae (Б-В) и Bosminidae (Г):
А — *Eurycercus lamellatus*; Б — *Oxyurella tenuicaudis*; В — *Leydigia acanthocercoides*; Г — *Bosmina longirostris.* (По: Storch, 1925. Масштабные линейки не приведены автором).

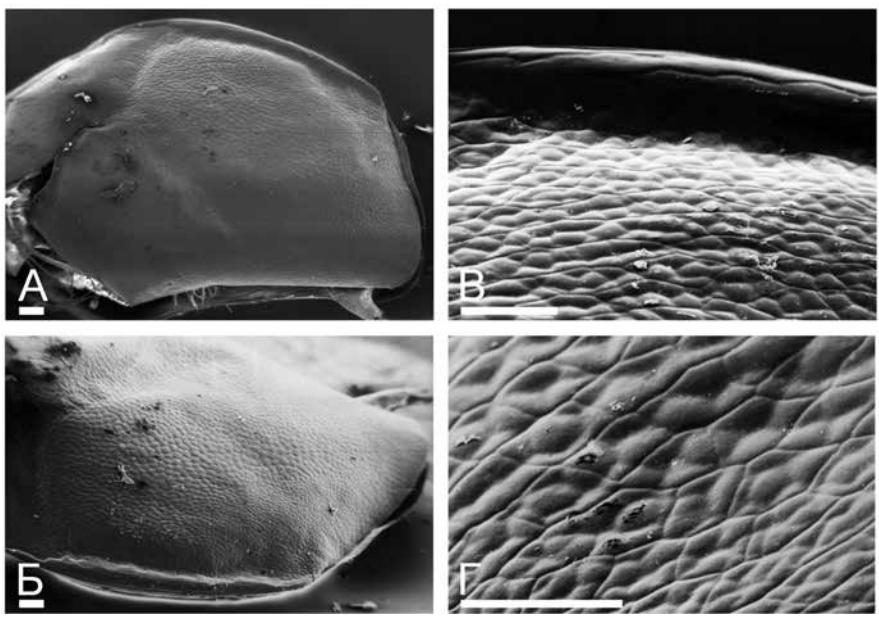


Рисунок 239. Эфиппиум *Eurycercus lamellatus* (Eurycercidae):
А-Б — общий вид сбоку и со спинной стороны; В-Г — скульптура. Масштаб: 0.1 мм.

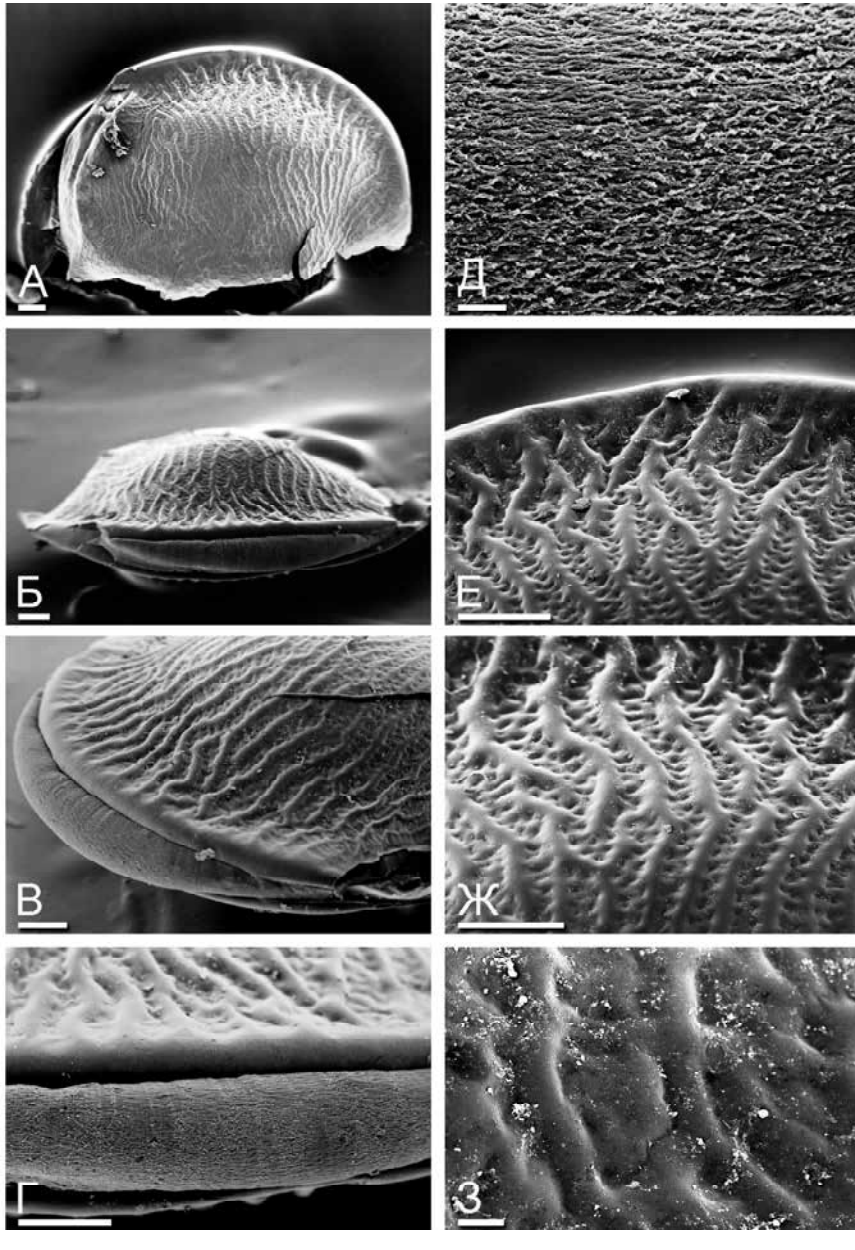


Рисунок 240. Эфиппиум *Saysia cooki* (Chydoridae: Sayciinae). Масштаб: А-Г, Е-Ж — 0.1 мм; Д, З — 0.01 мм.

Важной для понимания эволюции эфиппиума в пределах макротрицидоподобных и прочих Anomopoda явилась серия исследований А.В. Макрушина с его соавторами. Ими описано гистологическое строение и особенности процесса формирования эфиппиумов у представителей Acantholeberidae, Ophryoxidae, Macrothricidae, Ilyocryptidae (Макрушин, 1976, 1991б, 1992; Макрушин, Маркевич, 1982; Макрушин, Чиркова, 1983). В обобщающей статье Макрушин (1985б) выделил пять основных типов строения эфиппиумов "Macrothricidae", причем, у одних представителей (*Bunops*, *Ilyocryptus*) они, по его мнению, по строению наружного слоя хитина раковинки стоят ближе к Daphniidae—Moinidae, у прочих — к Chydoridae—Bosminidae. Автором высказаны сомнения по поводу монофилетического происхождения всех Macrothricidae, в чем он солидарен с Вингстрандом (Wingstrand, 1978). Особенно специфичен эфиппиум *Ilyocryptus*, и впоследствии этот род был отнесен к отдельному семейству Ilyocryptidae.

Сведения о строении эфиппиума *Bosmina* не были систематизированы, хотя после Скоурфилда (Scourfield, 1901), впервые специально описавшего его строение, эфиппиум и эфиппиальная самка до его сброса, неоднократно изображались многими авторами (Flössner, 1972; Negrea, 1983; De Melo, Hebert, 1994; Alonso, 1996); отметим особо фундаментальный труд Лилльеборга (Lilljeborg, 1901) с многочисленными их описаниями и изображениями. Выполнены фотографии эфиппиальных самок под оптическим (Moritz,

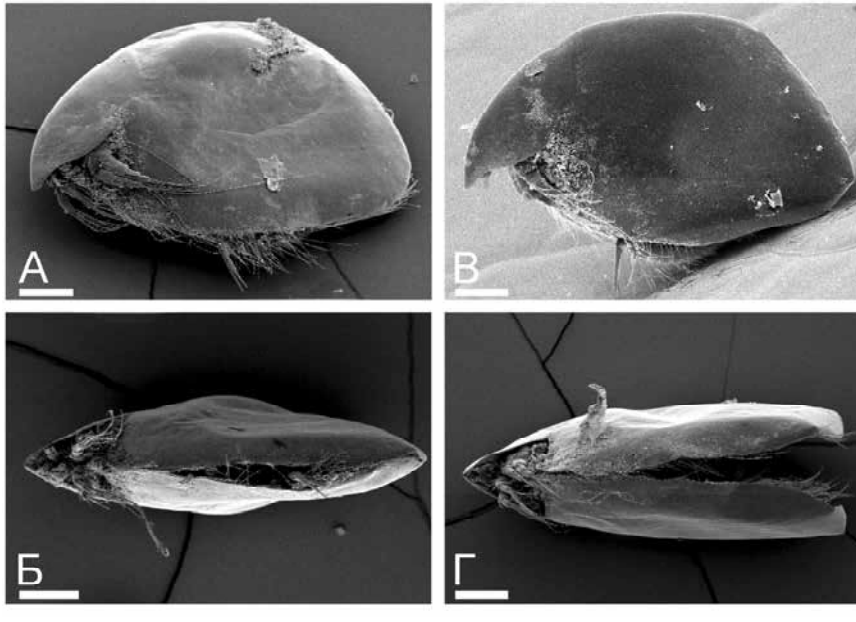


Рисунок 241. *Leydigia louisi mexicana* (Chydoridae):
А-Б — эфиппиальная самка, вид сбоку и снизу; В-Г — партеногенетическая самка, вид сбоку и снизу. Масштаб: 0.1 мм.

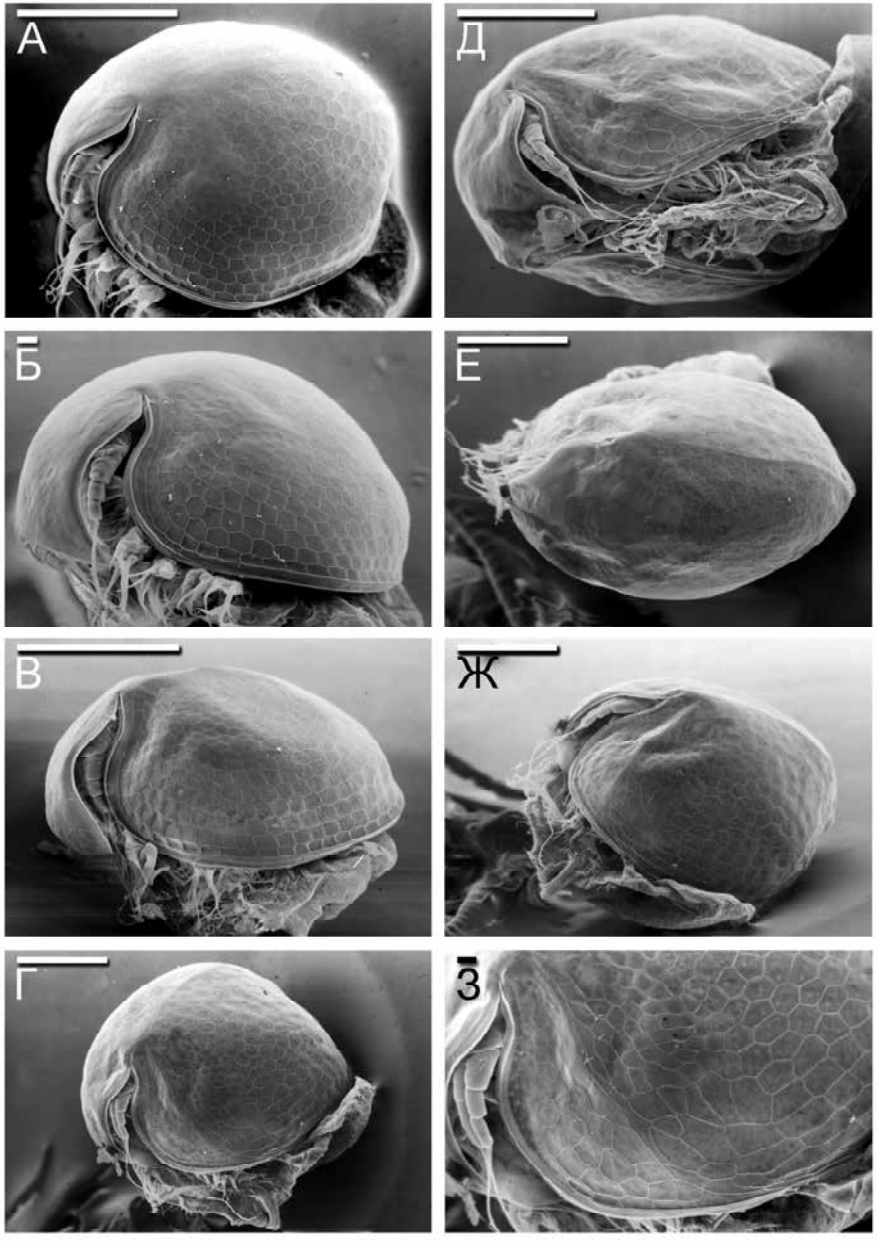


Рисунок 242. *Chydorus sphaericus* (Chydoridae: Chydorinae):
А-Б — партеногенетическая самка; В — ювенильный самец; Г-З — эфиппиальная самка. Масштаб: А, В-Г, Д-Ж — 0.1 мм; Б, З — 0.01 мм.

1988; Hudec, 1995) и сканирующим электронным микроскопом (Kerfoot, Peterson, 1980; Kotov, 1996b), изучена ультраструктура эфиппиума на срезе (Макрушин, 1985a, 1989). Также имеются скупые описания эфиппиальных самок *Bosminopsis deitersi* (Kořínek, 1984; Rey, Vásquez, 1986). Какая либо информация по другим видам отсутствует.

В целом информация по строению эфиппиумов у Anomopoda еще нуждается в систематизации.

Число покоящихся яиц. Большое и неопределенное число яиц в эфиппиуме характерно для меньшей части современных Anomopoda: Acantholeberidae, Ophryoxidae, части Macrothricidae, Eurycercidae.

У большей части Ilyocryptidae (Табл. 4) в эфиппиуме содержится несколько яиц (Рис. 229-З), но у меньшей части видов (например, *I. spinifer*) их не более двух (Рис. 229-А), а у *I. sarsi* — всего одно яйцо, причем, оно расположено, в отличие от всех прочих Anomopoda, в поперечной плоскости тела, перпендикулярно продольной оси (Рис. 229-Д-Е, см. также Kotov et al., 2002a). Среди макротрицидоподобных Anomopoda также имеются как виды с многочисленными яйцами в эфиппиуме, так и с не более чем двумя яйцами (Табл. 5).

В отличие от партеногенетических самок Daphniidae и Moinidae, вынашивающих множество яиц, их эфиппиумы содержат всего одно, а реже — два яйца. В пределах родов *Moina* и *Daphnia* имеются как виды с одним (Рис. 221-Г, Е), так и с двумя яйцами (Рис. 221-А-В, Д) в эфиппиуме. Причем у разных видов последнего рода положение яиц в эфиппиуме различается. Так у представителей подрода *Daphnia* (*Daphnia*) в эфиппиуме всегда два яйца, и оси яиц перпендикулярны спинному краю (Рис. 221-А). Внутри подрода *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) ситуация более сложная. У подавляющего большинства видов имеется также два яйца, и их оси параллельны спинному краю (Рис. 221-Б). В то же время у немногочисленных "примитивных видов", либо в весьма несовершенном эфиппиуме, также имеется два яйца, оси которых располагаются под значительным углом к спинному краю, практически перпендикулярно последнему (Рис. 221-В), либо имеется лишь одно большое яйцо с осью, располагающейся параллельно спинному краю эфиппиума (Рис. 221-Г).

Среди представителей Chydoridae только у наиболее примитивных *Saycia* в эфиппиуме содержится много яиц (Scourfield, 1902; Smirnov, 1971a), у

Таблица 4.

Число яиц у партеногенетической и гамогенетической самки Ilyocryptidae. Виды с фиксированным числом яиц в эфиппиуме, выделены жирным шрифтом

Вид	Число яиц у партеногенетической самки	Число яиц в эфиппиуме
Ilyocryptus sordidus	1-13	до 7
I. acutifrons	1-11	до 7
I. agilis	1-15	до 4
I. vitali	1-7	до 5
Ilyocryptus spinifer	нефиксированное	**1-2**
I. sarsi	1-5	**1**

Таблица 5.
Число яиц у партеногенетической и гамогенетической самки макротрицидиподобных Anomopoda

Вид	Число яиц у партеногенетической самки	Число яиц в эфиппиуме
Acantholeberis curvirostris	нефиксированное	нефиксированное
Ophryoxus gracilis	нефиксированное	нефиксированное
Lathonura rectirostris	нефиксированное	нефиксированное
Drepanothrix dentata	нефиксированное	нефиксированное
Parophryoxus tubulatus	нефиксированное	?
Streblocerus serricaudatus	нефиксированное	норма - **2** (иногда - **1**)
Macrothrix rosea	нефиксированное	**2 (1)**
Группа видов *Macrothrix paulensis*	нефиксированное	**2 (1)**
Macrothrix capensis	нефиксированное	**2**
Macrothrix hirsuticornis	нефиксированное	**2**
Wlassiscia pannonica	нефиксированное	**2**
Bunops serricaudatus	нефиксированное	**2**
Grimaldina brazzai	нефиксированное	**2**
Neothrix armata	нефиксированное	**1**
Guernella raphaelis	нефиксированное	**1**

представителей эволюционно продвинутых семейств Chydorinae и Aloninae их обычно одно, только у некоторых Chydoridae – два (Табл. 6) (Weismann, 1876-79; Смирнов, 1971a; Fryer, Frey, 1981).

У Bosminidae в эфиппиуме одно большое яйцо. Эфиппиум Dumontiidae не описан.

Отметим, что наличие в популяциях эфиппиальных самок не является гарантией того, что в них идет половое размножение. Некоторые Anomopoda (*Daphnia*, *Ilyocryptus*) способны откладывать неоплодотворенные диплоидные яйца в эфиппиуме. У ряда видов *Daphnia* описаны облигатно партеногенетические популяции, особенно характерные для Арктики (Hebert, 1987a; Weider, 1987).

Морфология эфиппиума. У Chydoridae степень хитинизации эфиппиума не сильно отличается, или совсем не отличается от таковой у раковинки партеногенетической самки (Рис. 238; Рис. 241-242, см. также: Scourfield,

Таблица 6.
Число яиц у партеногенетической и гамогенетической самки Eurycercidae и Chydoridae

Вид	Число яиц у партеногенетической самки	Число яиц в эфиппиуме
Eurycercus	нефиксированное	нефиксированное
Saycia	нефиксированное	нефиксированное
Archepleuroxus	нефиксированное	?
Прочие Chydorinae	**1-2**	**1-2**
Aloninae	**1-2**	**1**

1899, 1902). У эфиппиальных самок *Saycia* (с многочисленными покоящимися яйцами) на створке нет никаких следов вентрального края будущего эфиппиума (Рис. 240), у более специализированных форм (с одним-двумя покоящимися яйцами) на створке видна линия будущего отрыва (Scourfield, 1899, 1902). Часто эфиппиумы Chydoridae приклеиваются к субстрату при помощи секрета протоэфиппиальной железы (Макрушин, 1970). У некоторых Chydorinae развиты "крылья" (производные передне-брюшного края карапакса) или филаменты (производные задне-брюшного края створки), выросты, при помощи которых эфиппиум прикрепляется к прибрежной растительности (Scourfield, 1902; Fryer, 1972).

Эфиппиум Eurycercidae много раз рассматривался как характерный пример примитивного протоэфиппиума со створками, не видоизмененными по сравнению с партеногенетической самкой (Scourfield, 1902; Fryer, 1996a). Однако исследование эфиппиума *E. lamellatus* под СЭМ (Kotov, 2000b) привело к выявлению на его поверхности особой скульптуры (Рис. 239), которая обычно не встречается на эфиппиумах Chydoridae (Рис. 241-242), рассматриваемых традиционно как родственная Eurycercidae, но более продвинутая группа. Вышесказанное в полной мере относится и к *Saycia cooki*, наиболее примитивной Chydoridae, у эфиппиальной самки которой створки заметно укреплены по сравнению с партеногенетической (Рис. 240).

Эфиппиум Bosminidae в целом организован по типу Chydoridae. Он почти не окрашен, склеротизирован несколько сильнее, чем створка партеногенетической самки, за счет слабого вздутия ячеи карапакса, степень выраженности которой варьирует у разных видов рода *Bosmina* (Рис. 236). В состав эфиппиума входит бóльшая часть створки, у *Bosmina* на створке имеется лишь слабая борозда "линии отрыва" брюшной границы будущего эфиппиума, у *Bosminopsis* (Рис. 237) ее нет. Эфиппиумы Bosminidae справедливо считаются примитивно организованными (Flössner, 1972; Negrea, 1983; Alonso, 1996), но особенно примитивно устроено само покоящееся яйцо в эфиппиуме: различия между партеногенетическими и покоящимися яйцами незначительны и становятся различимыми только в самом конце вителлогенеза (Макрушин, 1989). Плотность эфиппиумов *Bosmina* велика, из-за чего они быстро тонут (Moritz, 1988). Частично различия между гамогенетической и партеногенетической самкой можно объяснить разными требованиями к ним у планктонного животного. Отсутствие окраски, по-видимому, связано с тем, что защита от прямого света не нужна на глубине, куда падают эфиппиумы и где света мало (Kerfoot, Peterson, 1980), а также с необходимостью сохранения прозрачности планктонными животными вследствие селективного выедания рыбами наиболее заметных планктеров (Mellors, 1975; Fryer, 1991b).

Однако эфиппиумы Bosminidae имеют и специализированные черты. Так, у *Bosmina* в них содержится только одно яйцо (крайне редко — два (Moritz, 1988)) в противовес множеству яиц партеногенетической самки. Главная особенность эфиппиальных самок Bosminidae, которая может быть (с некоторыми оговорками) вынесена в диагноз всего семейства, — развитие пары латеро-дорсальных килей (Scourfield, 1901) (помимо непарного спинного киля, имеющегося и у других Anomopoda). Хотя работы, в которых описываются эфиппиальные и гамогенетические самки *Bosmina* многочисленны, авторы практически всегда наблюдали их в боковом положе-

нии, поэтому, ранее почти не было сделано попыток сопоставления степени развития килей у разных видов и подродов. Исследование под СЭМ показало, что степень их выраженности варьирует от крайне слабой (например, у исландской *B. longispina* (Kotov, 1996b)) до очень сильно развитой у *B. longirostris* (см. также: Kerfoot, Peterson, 1980). Имеется некоторая аналогия с килями Bosminidae у некоторых эфиппиальных самок *Chydorus* (Frey, 1985): у них граница головного щита (простирающегося почти до самого заднего края тела) и створок отмечена отчетливым ребром. Продольные кили также имеются на эфиппиуме Daphniidae из подсемейства Scapholeberinae (Рис. 225, см. также: Dumont, Pensaert, 1983; Alonso, 1996). Однако никаких сомнений в оригинальности структуры эфиппиума Bosminidae не возникает, и наличие килей на эфиппиумах разных Bosminidae представляется мне доказательством естественности этого семейства.

У Anomopoda других семейств происходит значительно более существенное видоизменение скульптуры эфиппиума по сравнению с таковым у партеногенетической самки. Гоулден (Goulden, 1968) отметил, что скульптура эфиппиума *Moina* обычно бывает двух типов: либо многоугольная, либо в виде округлых бугорков. Попробуем развить это положение, применительно ко всем Anomopoda.

Ячея поверхности карапакса у Anomopoda в виде невысоких хитиновых валиков, повторяющая контуры многоугольных клеток эпителия, характерна для партеногенетических самок большинства представителей отряда. Склеротизация карапакса у литоральных Anomopoda сопровождалась усложнением его поверхности не только у эфиппиальной самки, но и у партеногенетической самки. При этом скульптура эфиппиумов большинства Chydoridae повторяет таковую партеногенетической самки. У эфиппиальных самок многих Anomopoda ячея поверхности эфиппиума вздувается дополнительно за счет вздутия границ клеток эпителия, образуя многоугольники с вдавленными центрами. Это первый тип скульптуры эфиппиума, он известен для моин еще из миоценовых отложений (Goulden, 1968).

У *Moina* есть виды, у которых скульптура карапакса эфиппиальной самки резко отличается от таковой партеногенетической самки (Рис. 228-А-Д). Она формируется за счет видоизменения центральной части многоугольника над каждой из подстилающих клеток (возвышения над поверхностью, усложнения формы этого выроста), образуя регулярный узор бугров (Goulden, 1968). То есть происходит отказ от исходной скульптуры, встречающейся у партеногенетической самки и переход к другому строению раковинки. Такой типа скульптуры эфиппиума также древний, он известен у Daphniidae из отложений с границы юры и мела (Smirnov, 1992b).

Эфиппиумы Daphniidae и Moinidae (Рис. 222-228) — одни из самых совершенных среди Anomopoda. На створке всегда имеется четкая демаркационная линия, лишь меньшая часть створки входит в состав эфиппиума, в нем содержится 1-2 яйца в хорошо развитых ячейках. У большинства партеногенетических самок Moinidae и Daphniidae голова и створки покрыты хорошо развитой тонкой ячеей (ретикуляцией). Такая скульптура сохраняется у эфиппиальной самки на голове и части створок, не входящей в состав эфиппиума. Вздутие внешних контуров клеток эфиппиума (видоизменение исходной скульптуры партеногенетической самки) приводит к образованию скульптуры в виде "регулярных округлых ямок в центрах шестиугольников" (Глаголев, 1983б). Такой узор эфиппиумов характе-

рен для части моин (Goulden, 1968; Van Damme, Dumont, 2008a), а также *Daphnia* из подрода *Daphnia* (Глаголев, 1983б, 1986, 1995) (Рис. 222). У прочих моин, а также *Ceriodaphnia* (Berner, 1985), *Simocephalus*, *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) (Глаголев, 1986; Kokkin, Williams, 1987; Lu, 2001), скульптура имеет вид вздутых бугров за счет возвышения центральной части каждого многоугольника (Рис. 223-228). У последних образование новой скульптуры прошло с минимальным использованием старой, так что поверхность эфиппиума не похожа на поверхность створок партеногенетической самки. Лишь у некоторых Daphniidae эфиппиум почти гладкий, либо несет дополнительный узор из мелких шипиков. У *Daphnia* чрезвычайно распространено включение в состав эфиппиума хвостовой иглы, задних выростов — производных брюшного края створки и передних выростов — производных спинного киля.

Среди Daphniidae наиболее специфичным эфиппиумом обладают *Scapholeberis*, у которых имеются мелкие бугорки на его поверхности, а на спинной стороне располагаются латеральные кили (Рис. 225-А-Г).

Результаты авторов, пытавшихся найти межвидовые различия в строении эфиппиумов Daphniidae, оказались неоднозначными. В случае наиболее хорошо изученного рода *Daphnia* заметных отличий в скульптуре эфиппиумов палеарктических видов выявить не удалось, хотя и было продемонстрировано различие между двумя подродами: *Daphnia* (*Daphnia*) и *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) (Глаголев, 1983б, 1986, 1995). Если у первого подрода оси яиц в эфиппиуме перпендикулярны продольной оси тела, то у второго — параллельны или лежат под острым углом. У части *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) в эфиппиуме имеется только одно яйцо. При этом ископаемые эфиппиумы *Daphnia* обоих подродов находят даже в мезозойских отложениях (Kotov, Taylor, 2011).

По Глаголеву (1986) признаки эфиппиума имеют ограниченное значение для различения видов в подроде *Daphnia* (*Daphnia*). Наиболее существенно, что на спинной стороне представителей группы видов *Daphnia* (*D.*) *pulex* имеются многочисленные и относительно длинные спинулы (Рис. 222-В), в то время как у представителей группы видов *Daphnia* (*D.*) *longispina* они малы и немногочисленны. Признак для подрода *Daphnia* (*Daphnia*), на который надо определенно обращать внимание — это включение или невключение в состав эфиппиума заднего края створки с хвостовой иглой (Ishida et al., 2006).

Были сделаны попытки найти различия в морфологии эфиппиума разных видов *Daphnia* и даже составить ключи для определения видов по эфиппиумам для некоторых регионов: Кении (Mergeay et al., 2005) и Провинции Чжедзян в Китае (Lu, 2001). Однако подобные результаты должны быть проверены, поскольку авторы вышеупомянутых сообщений не являются хорошими специалистами в области изучения морфологии кладоцер. Неясно, насколько адекватны их представления об общих пределах изменчивости признаков, которые положены ими в основу различения видов. Мергай с соавторами (Mergeay et al., 2005) признали, что изменчивость формы эфиппиумов у некоторых видов (например, *D. curvirostris*) весьма высока. Как минимум некоторые из предложенных ими тез-антитез в ключе выглядят неубедительно, хотя, возможно, что другие "работают".

По-видимому, наибольших успехов в области поиска диагностических признаков эфиппиумов видового ранга следует ожидать от исследований

их с помощью СЭМ. Коккин и Вильямс (Kokkin, Williams, 1987) изучили таким образом строение эфиппиумов у небольшой группы австралийских видов *Daphnia* (*Ctenodaphnia)* с единственным яйцом (Рис. 223-Ж-З). Они нашли действительно заметные отличия в их скульптуре и заключили, что имели дело с группой близких видов, что впоследствии было подтверждено генетически (Colbourne et al., 2006). Однако Колбурном с соавторами никакой координации морфологических и генетических данных проведено не было. К сожалению, неизвестно, к какому из "генетических видов" *Daphnia* принадлежит тот или иной тип эфиппиума, выявленных морфологически (Kokkin, Williams, 1987).

Исследования эфиппиумов обычных видов европейских *Daphnia* после Глаголева (1986) были продолжены Юрачкой с соавторами (Juračka et al., 2010). Последние выявили значительную изменчивость в микроскульптуре на поверхности эфиппиумов *D. pulex* и *D. longispina*, которая сильно осложняет диагностирование вида по этим структурам. В то же время, на эфиппиуме *D. curvirostris* s.str. на линиях ретикуляции всегда присутствует "бахрома" из небольших папилл, которая отсутствует у ее ближайших родственников — *D. hrbaceki*, *D. sinevi* и *D. tanakai*.

Орловой-Беньковской (1995, 1996; Orlova-Bienkowskaja, 1995) не найдено различий в скульптуре эфиппиумов у разных представителей *Simocephalus*, за исключением наличия спинного выступа у подрода *Simocephalus* (*Aquipiculus*), отличающего его от трех других подродов. Венкатараман (Venkataraman, 1990a, b), напротив, указал на разную орнаментацию эфиппиумов двух индийских видов рода. Среди Daphniidae наиболее сильно различаются эфиппиумы у разных видов *Ceriodaphnia* (Рис. 225-227, см. также: Bottrell, Newsome, 1976; Berner, 1985, 1986; Greenwood et al., 1991; Hudec, 2010), их признаки несомненно важны для систематики и могут быть использованы в ключах для различения таксонов, но эти сведения пока не систематизированы.

Эфиппиумы Ilyocryptidae (Рис. 229-230) весьма специфичны, хотя они мало хитинизированы, но в районе яйцевых камер покрыты крупными пальцевидными выростами (Смирнов, 1976; Чиркова, 1984). У некоторых видов эти выросты преобразованы в якореобразные структуры. К сожалению, эфиппиумы Dumontiidae и Gondwanotrichidae не описаны.

Эфиппиумы крупных макротрицидоподобных Anomopoda, Acantholeberidae и Ophryoxidae, "примитивны". У них створки почти не видоизменены по сравнению с таковыми у партеногенетической самки. В то же время, у *Acantholeberis* и *Ophryoxus* имеются некоторые продвинутые черты: дополнительно хитинизированная пластинка, соединяющая створки, способность к прикреплению к субстрату у первого из этих видов (это впервые найдено еще Шодлером (Schödler, 1846)), и "крылья" вентрального края раковинки у второго.

Среди Anomopoda наиболее разнообразно устроены эфиппиумы Macrothricidae (Fryer, 1972, 1974) (Рис. 231-235). Общие примитивные черты организации эфиппиумов этой группы — неопределенность границы отбрасываемой и неотбрасываемой частей и вхождение в состав эфиппиума всей или почти всей створки.

У *Latonura* при переходе к гамогенезу наружный и внутренний слой хитина створок не претерпевает существенных изменений, однако, уже имеется способность приклеивания эфиппиума к субстрату. У *Streblocerus*

и *Drepanothrix* внутренний слой утолщен, он "липкий" и также служит для приклеивания эфиппиума, высовываясь наружу между створками (Макрушин, 1985б). Слабая выраженность скульптуры или ее полное отсутствие характерно только для части родов. У многих Macrothricidae отмечен дорсальный киль, у *Streblocerus* и *Guernella* эфиппиум имеет более отчетливую ретикуляцию, чем створка партеногенетической самки (Fryer, 1972; Paggi, 1987).

У *Wlassiscia*, *Bunops* и части видов *Macrothrix* видоизменен наружный слой раковинки: он несет многочисленные бугры, которые являются верхними стенками внутренних полостей. По мнению Макрушина (1985б: 213), после высыхания эфиппиума эти полости наполняются воздухом и "обеспечивают ту же функцию, что и камеры плавательного пояса эфиппия Daphniidae и Moinidae". За счет этого скульптура эфиппиумов и раковинки партеногенетической самки принципиально различны. Однако даже в пределах одного рода *Macrothrix* (Kotov, 2007b, 2008b), есть как виды с буграми на створках (Рис. 234-А-Е), так и с гораздо более просто устроенным эфиппиумом, имеющим скульптуру в виде вздутой ретикуляции (Рис. 235-А-Б). В то же время, *M. capensis* (Рис. 234-Ж-З) как бы находится в состоянии, промежуточном между двумя крайними случаями, описанными выше. У *M. dadayi* воздушные камеры не выражены, а эфиппиум покрыт иглами (Рис. 235-В-Г). Поэтому представляется весьма вероятным, что бугристая скульптура появилась неоднократно у разных родов Macrothricidae независимо от таковой у Daphniidae. При этом, все три рода с бугристой скульптурой представляются эволюционно продвинутыми Macrothricidae, а их родство с Daphniidae — маловероятным.

3.12. Строение самцов

Половой диморфизм и информативность признаков взрослых самцов. Как упоминалось выше, бóльшую часть времени популяции ветвистоусых ракообразных, в том числе, Anomopoda, размножаются исключительно партеногенетически. Мало того, многие популяции облигатно бесполы, а присутствие эфиппиальных самок в некой популяции — еще не доказательство того, что в ней идет половое размножение. В некоторых случаях самки откладывают эфиппиумы с неоплодотворенными, диплоидными яйцами. Так что самцы встречаются у Anomopoda редко, иногда крайне редко, а для значительного числа видов ни разу не были встречены исследователями. Описание самца обычного рачка в начале века XX становилось темой отдельного сообщения в престижном журнале (см., например, Keilhack, 1909). Нередко со времени первых описаний самцов, сделанных в XIX—начале XX века (напр., Sars, 1885, 1901; 1916; Daday, 1905) их никто не переописывал. Так что некоторые детали их строения остались неясными, это касается даже некоторых обычных для Европы и популярных у исследователей разных направлений видов рода *Daphnia* (С.М. Глаголев, личное сообщение).

В то же время, у многих Anomopoda сильно выражен половой диморфизм (Рис. 243-267), поэтому признаки самцов весьма информативны. В некоторых случаях близкие виды плохо различаются по партеногенетическим самкам, но весьма надежно — по самцам, например, пара *Daphnia*

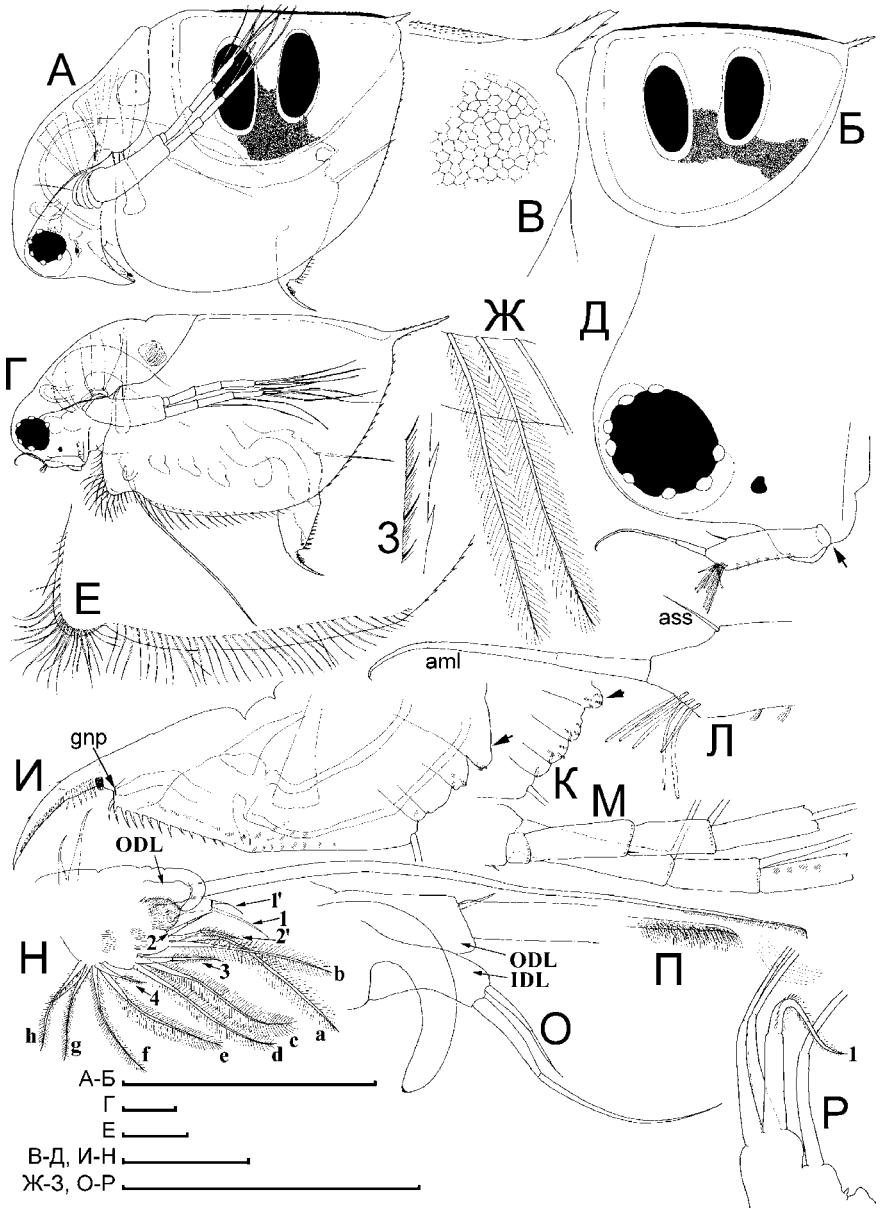


Рисунок 243. Эфиппиальная самка и взрослый самец *Daphnia curvirostris* (Daphniidae): А — эфиппиальная самка; Б-В — эфиппиум и его задняя часть; Г — самец; Д — его голова; Е-Ж — брюшной край; З — задний край, изнутри; И-К — постабдомен и абдомен; Л — дистальная часть антенны I; М — антенна II; Н — торакопод I; О — его дистальная часть; П — вооружение щетинки его экзоподита; Р — дистальная часть торакопода II. Масштаб: А-Б — 1 мм; В-Р — 0.1 мм.

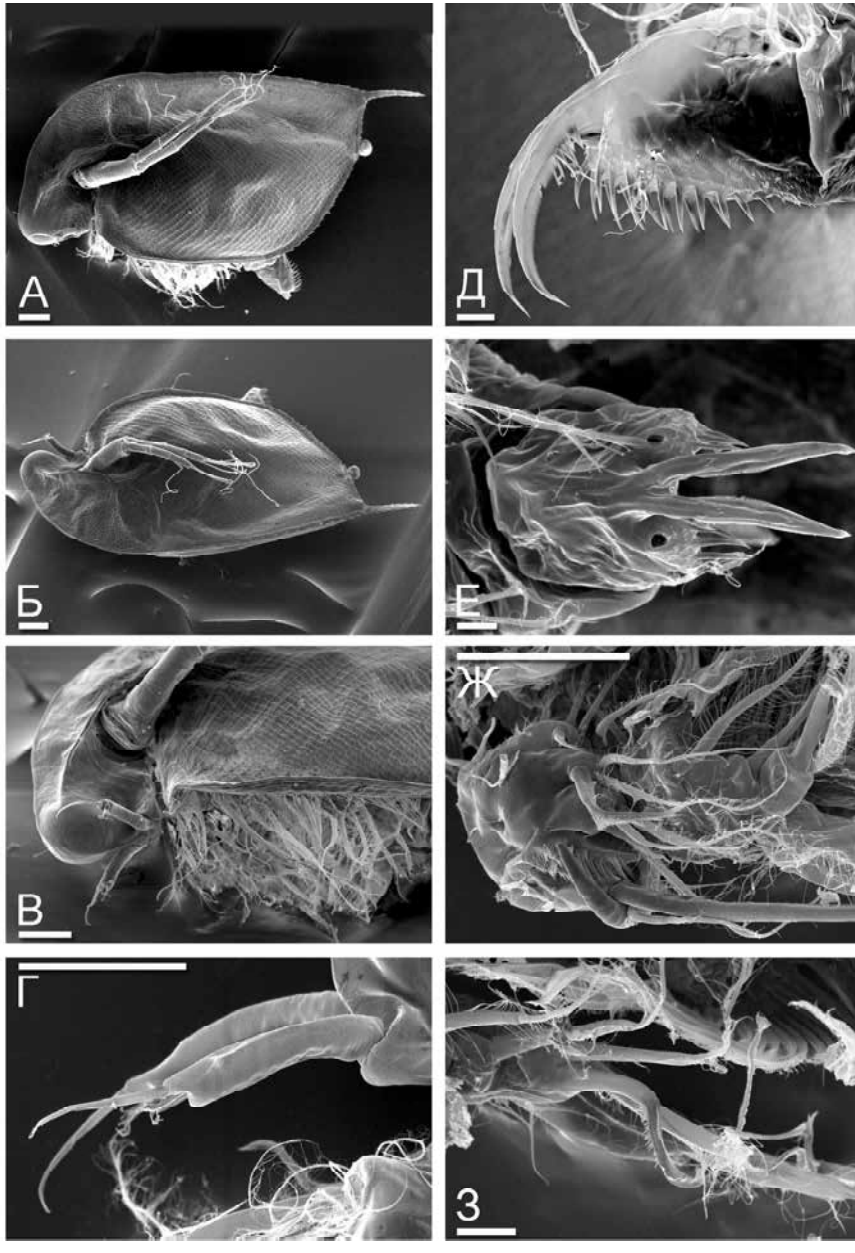


Рисунок 244. Взрослый самец *Daphnia pulex* (Daphniidae):
А-Б — общий вид сбоку и со спинной стороны; В — голова, вид с брюшной стороны; Г — антенны I; Д-Е — постабдомен, вид сбоку и с дистальной стороны; Ж — торакопод I, вид изнутри; З — дистальная часть торакопода II. Масштаб: А-В, Д-Ж — 0.1 мм; Г, З — 0.01 мм.

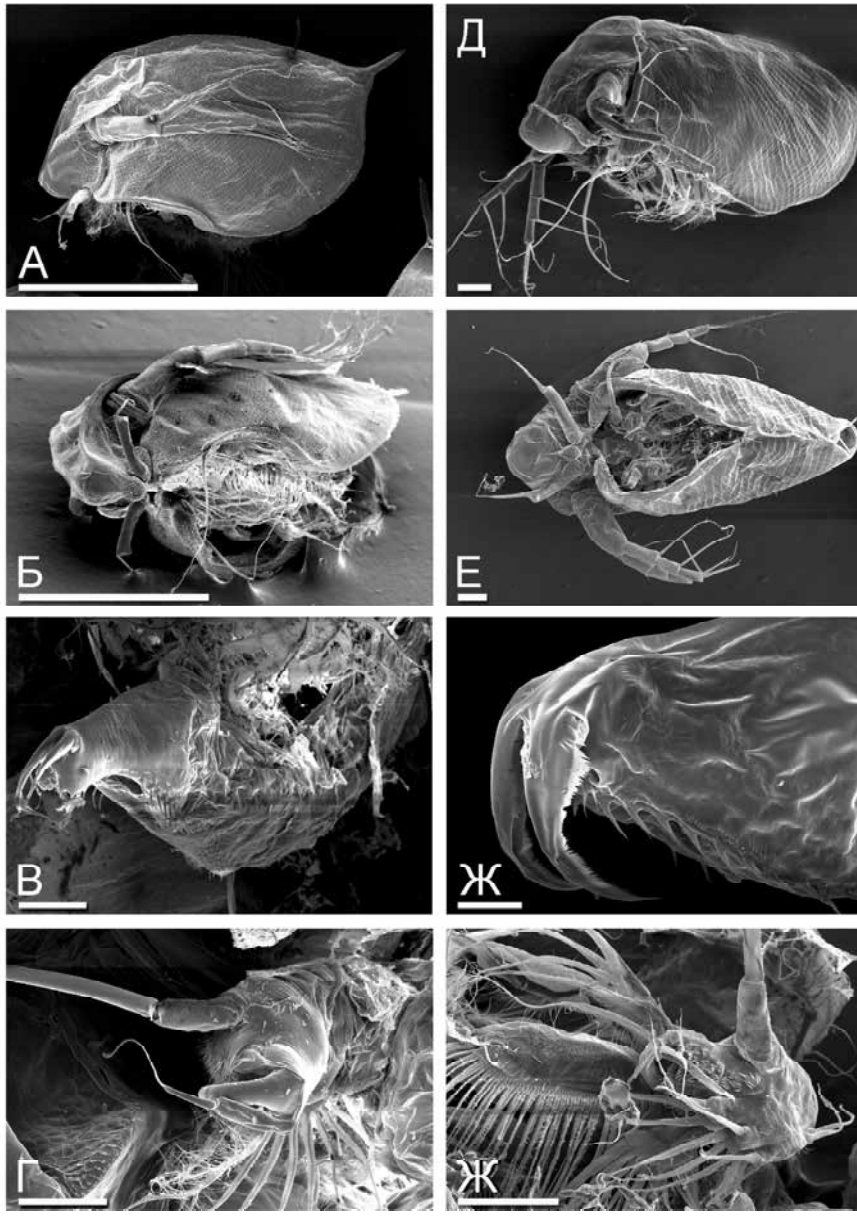


Рисунок 245. Взрослый самец *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) (Daphniidae):
А-Г — *D. magna*, вид сбоку, с передне-брюшной стороны, постабдомен и торакопод I; Д-З — *D. pusilla*, вид сбоку, с брюшной стороны, дистальная часть постабдомена и торакопод I. Масштаб: А-Б — 1 мм; В-Е, З — 0.1 мм; Ж — 0.01 мм.

pulex — *D. pulicaria* (Flössner, 1972; Глаголев, 1995) и целый ряд видов *Moina* (Смирнов, 1976). Особенно много признаков для различения видов Chydoridae по их самцам нашел и описал Фрай в его детальнейших ревизиях (Frey, 1980a-b, 1988a-b, 1991c). Дальнейшие исследования подтвердили значимость признаков самцов для различения видов Ilyocryptidae (Kotov, Štifter, 2006), Macrothricidae (Kotov, 1999b; Kotov, Hollwedel, 2004; Kotov et al., 2005b), Bosminidae (Kotov, 1996b; 1997c, Kim et al., 2006), Chydoridae (Kotov, 2000a), Moinidae (Kotov et al., 2005a) и Daphniidae (Kotov, Gololobova, 2005; Ishida et al., 2006).

Охарактеризовать общее строение самца Anomopoda не так то просто, поскольку его морфология по сравнению с партеногенетической самкой

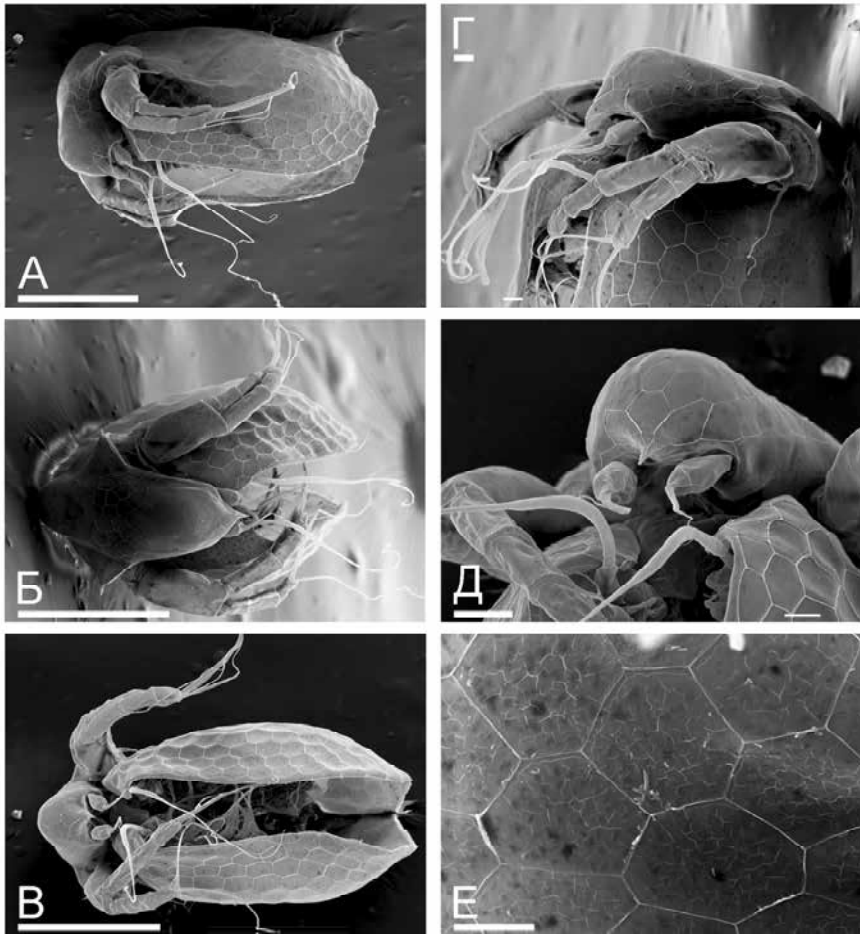


Рисунок 246. Взрослый самец *Ceriodaphnia* cf. *cornuta*: А-В — вид сбоку, спереди и с брюшной стороны; Г-Е — голова сбоку и с брюшной стороны и скульптура створки. Масштаб: А-В — 0.1 мм; Г-Е — 0.01 мм.

видоизменена различными способами (Рис. 243-267). Помимо первичных признаков — наличия семенников и гонопоров, у него развит ряд вторичных половых признаков. К последним относятся: видоизменение постабдомена, дополнительные щетинки и другие сенсорные структуры, гомологи которых имеются либо отсутствуют у самки, а также приспособления для удерживания самки при копуляции. Набор признаков существенно различается у разных представителей в зависимости от способа копуляции. К сожалению, этот процесс описан только у ограниченного числа видов, что затрудняет объяснение смысла того или иного преобразования.

Искусственное индуцирование появления самцов. Индуцирование появления самцов ювенильным гормоном редко применяется для разреше-

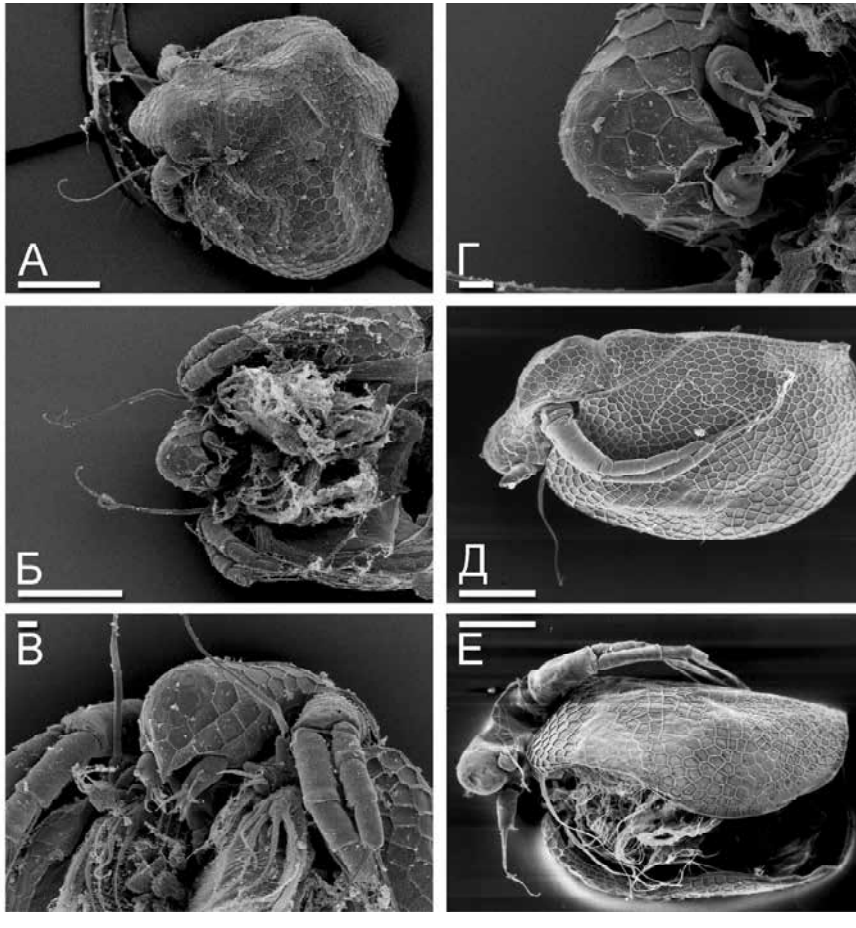


Рисунок 247. Взрослый самец *Ceriodaphnia* (Daphniidae):
А-Г — *C.* cf. *cornuta*, вид со спинной стороны, голова с брюшной стороны и латеровентрально, рострум; Д-Е — *C.* cf. *laticaudata*, вид сбоку и с брюшной стороны. Масштаб: А-Б, Д-Е — 0.1 мм; В-Г — 0.01 мм.

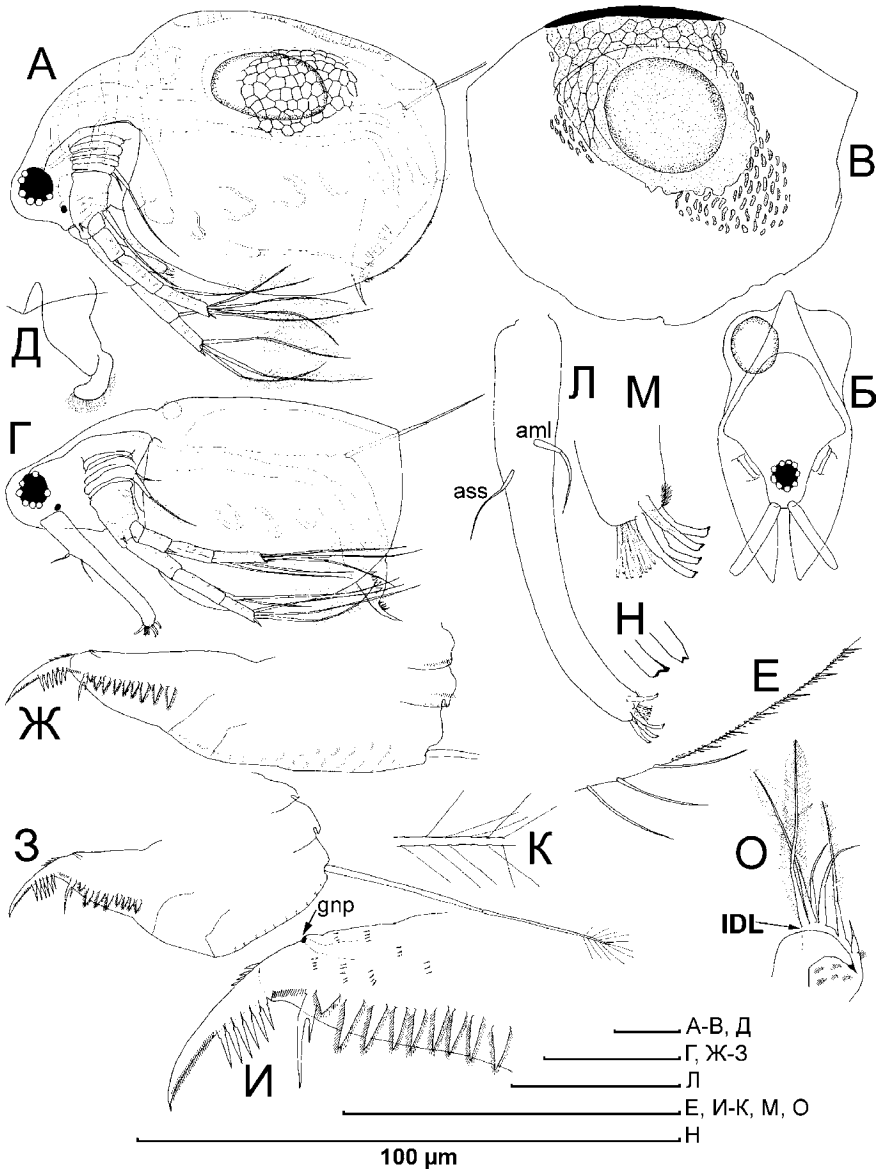


Рисунок 248. Эфиппиальная самка и взрослый самец *Moina dumonti* (Moinidae): А-Б — эфиппиальная самка, вид сбоку и спереди; В — эфиппиум; Г — самец; Д — лабрум; Е — задний край, вид изнутри; Ж-И — постабдомен и абдомен; Л — антенна I; М-Н — вооружение ее дистального конца; О — дистальная часть торакопода I. Масштаб: 0.1 мм.

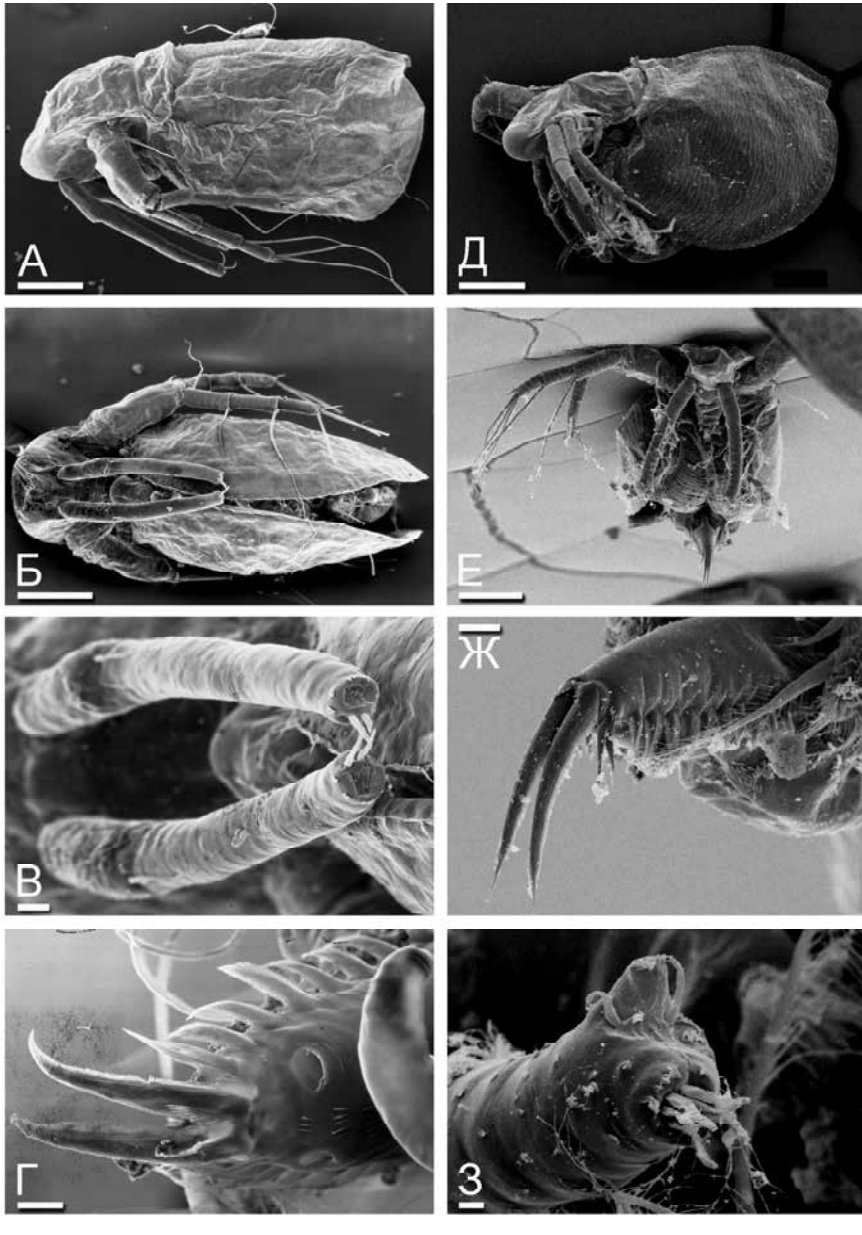


Рисунок 249. Взрослый самец Moinidae:
А-В — *Moina chankensis*, вид сбоку, с брюшной стороны, антенны I; Г — *Moina macrocopa*, постабдомен, вид с дистальной стороны; Д-З — *Moinodaphnia macleayi*, вид сбоку и спереди, дистальная часть постабдомена, антенна I, вид с дистального конца. Масштаб: А-Б, Д-Е — 0.1 мм; В-Г, Ж — 0.01 мм; З — 0.001 мм.

ния проблем морфологии, систематики и филогении Anomopoda (например, Sinev, Sanoamuang, 2011).

В результате искусственного индуцирования гормоном МФ были получены самцы как видов, у которых они были хорошо известны (*Daphnia pulicaria*), так и видов, у которых они не были описаны (*Bosmina* sp. nov., гибрид *D. galeata* x *mendotae*) (Kim et al., 2006). Выяснилось, что самцы *B. oriens* были уже описаны Диви и Диви (Deevey, Deevey, 1971), однако, были ошибочно отнесены к виду *B. longispina*.

Сопоставление искусственно полученных и отобранных в природе самцов *D. pulicaria* не выявило каких-либо их различий между ними. Таким образом, искусственное получение самцов является мощным орудием морфологической систематики, способное коренным образом изменить современную ситуацию, когда у примерно половины видов Anomopoda они неизвестны.

Размер тела. Самцы Anomopoda практически всегда заметно мельче, чем самки, причем, степень различия у Chydoridae и Bosminidae меньше, чем таковая у Daphniidae—Moinidae, у некоторых из последних длина самца иногда составляет лишь 17% длины самки (Gilbert, Williamson, 1983). Следует отметить, что мелкие размеры самца явно скоррелированы с меньшей про-

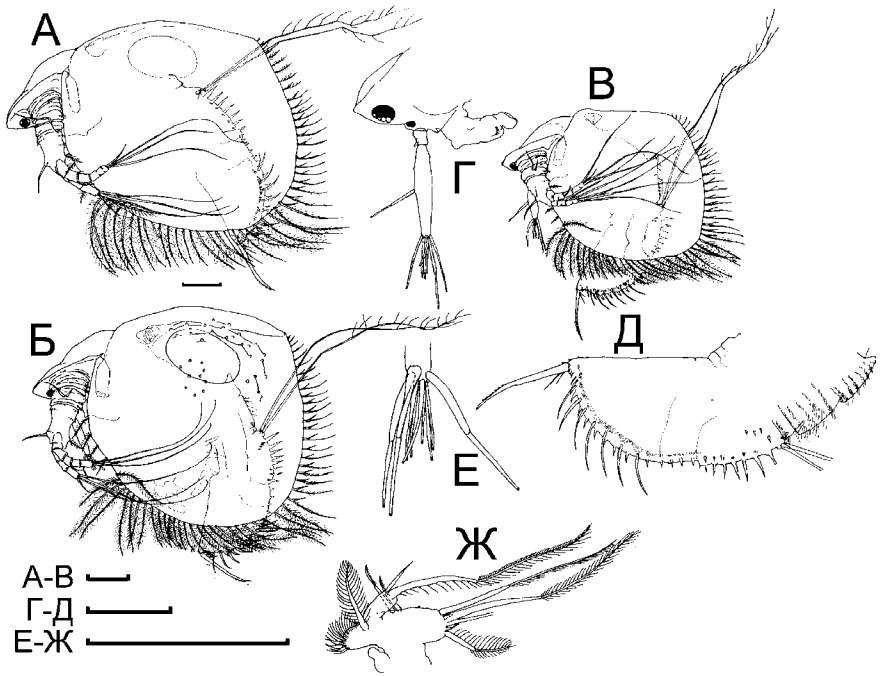


Рисунок 250. Самка и самец *Ilyocryptus agilis* (Ilyocryptidae):
А — внешний вид партеногенетической самки; Б — внешний вид эфиппиальной самки; В-Ж — внешний вид самца, его голова, постабдомен, антенна I и торакопод I. Масштаб: 0.1 мм. (По: Kotov, 1999a).

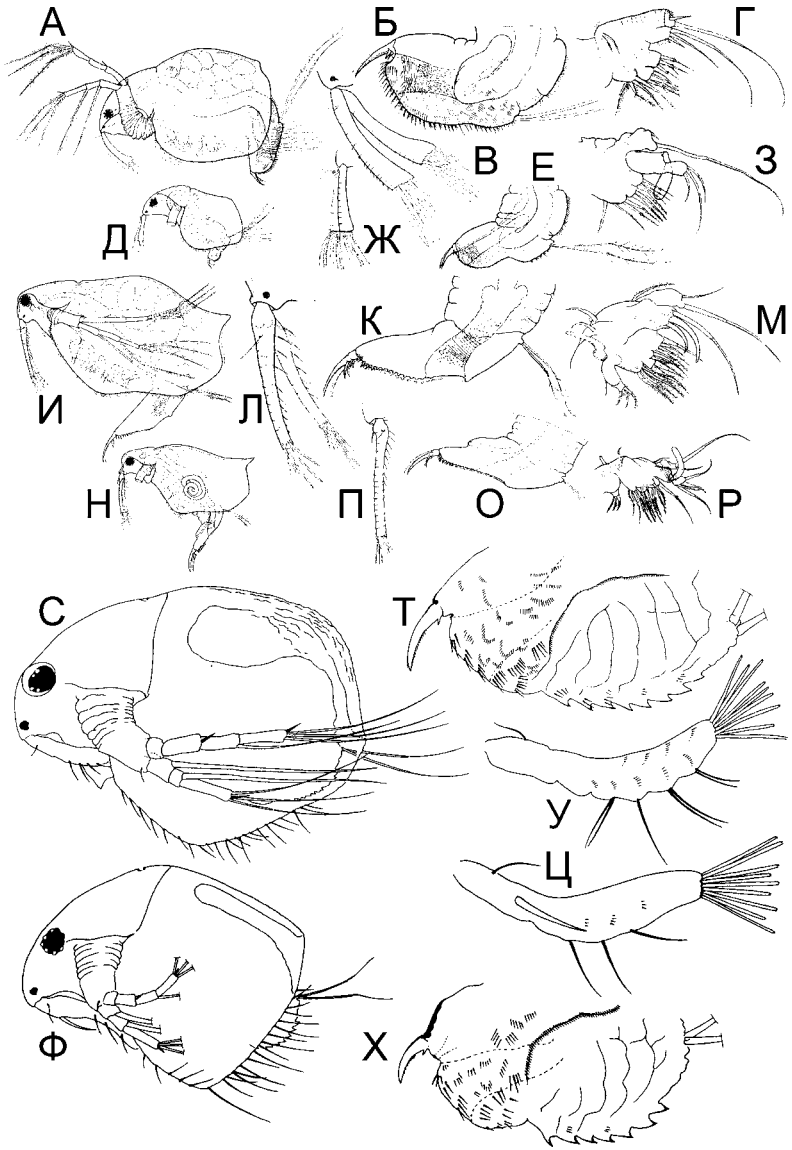


Рисунок 251. Сравнение партеногенетической самки и взрослого самца Anomopoda: А-Г — *Acantholeberis curvirostris* (Acantoleberidae), партеногенетическая самка: общий вид, постабдомен, антенны I, торакопод I; Д-З — *A. curvirostris*, взрослый самец: общий вид, постабдомен, антенны I, торакопод I; И-М — *Ophryoxus gracilis* (Ophryoxidae), партеногенетическая самка: общий вид, постабдомен, антенны I, торакопод I; Н-Р — *Ophryoxus gracilis*, взрослый самец: общий вид, постабдомен, антенна I, торакопод I; С-У — *Streblocerus serricaudatus* (Macrothricidae): партеногенетическая самка, общий вид, постабдомен, антенна I; Ф-Ц — *S. serricaudatus*, взрослый самец: общий вид, постабдомен, антенна I. (А-Р по: Lilljeborg, 1901; С-Ц по: Alonso, 1996. Без масштаба).

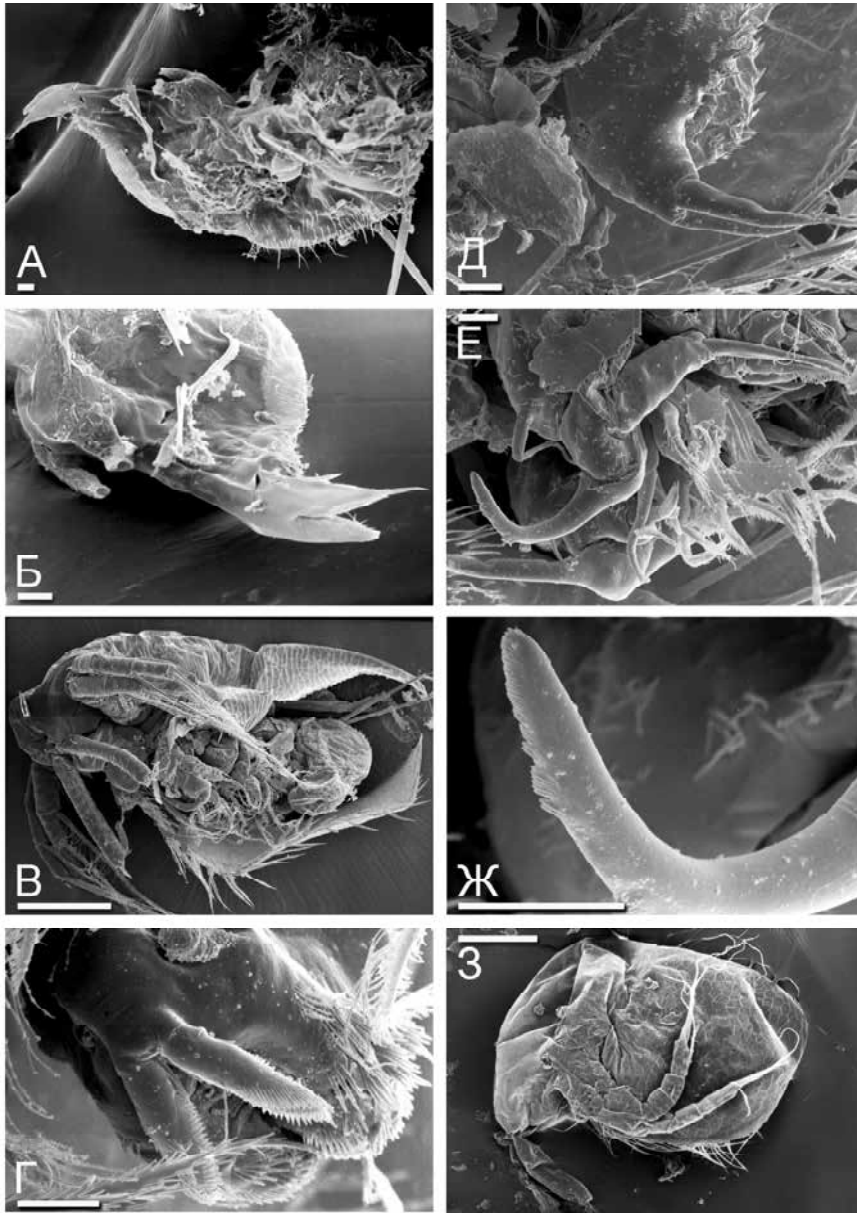


Рисунок 252. Взрослый самец Macrothricidae:
А-Б — *Pseudomoina lemnae*, постабдомен и его копуляторные придатки; В-Г — *Wlassiscia pannonica*, общий вид и постабдоминальные коготки; Д-Ж — *Macrothrix tabrizensis*, постабдомен, торакопод I и конец копуляторного крюка; З — *M. hirsuricornis*, общий вид. Масштаб: В, З — 0.1 мм; А-Б, Г-Ж — 0.01 мм.

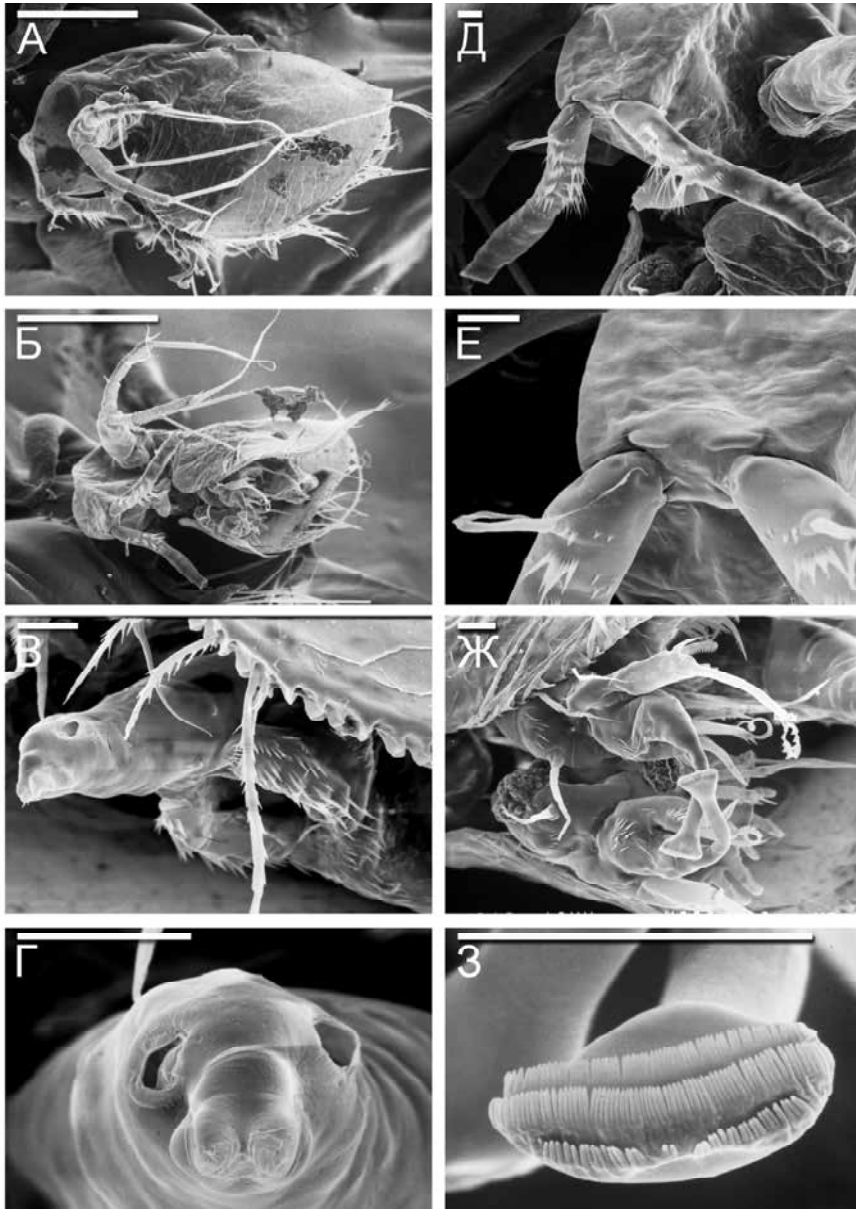


Рисунок 253. Взрослый самец *Macrothrix rosea* (Macrothricidae):
А-Б — вид сбоку и с брюшной стороны; В-Г — постабдомен сбоку и дистально; Д-Е — антенны I; Ж — торакопод I; З — дистальный конец хватательного крюка. Масштаб: А-Б, Г — 0.1 мм; В, Д-З — 0.01 мм.

должительностью его жизни (Смирнов, 1971а; Gilbert, Williamson, 1983), за столь короткий период он не может достигнуть крупных размеров.

Форма тела. У многих Anomopoda форма тела самца и самки более или менее сходна: Eurycercidae, Acantholeberidae, Ophryoxidae, Ilyocryptidae, части Macrothricidae, части Daphniidae (*Simocephalus*, Scapholeberinae), части Chydoridae (Рис. 250-251; Рис. 259-260). У большинства Chydoridae тело самца несколько более вытянуто, более сжато с боков и несет более выраженные спинной медиальный киль, у представителей некоторых родов спинной край более спрямленный. Однако среди Anomopoda имеются роды, у которых самец сильно отличается по форме от самки, таковы часть Daphniidae (*Daphnia*), Moinidae, Bosminidae, часть Macrothricidae (некоторые виды рода *Macrothrix*) (Рис. 252-254).

Голова. У некоторых самцов (*Bosmina*, *Bosminopsis*, *Moina*) голова значительно превосходит по относительной длине таковую у самки. У *Daphnia* рострум у самца обычно короче, чем у самки, а часто отсутствует. У самцов некоторых Chydoridae важной особенностью является наличие короткого рострума, хотя у *Rhynchotalona* он, напротив, длинный и ложковидный.

Створки раковинки. Брюшной край створки самцов часто видоизменен по сравнению с таковым у самки. Например, у *Daphnia* (Рис. 243-Е-Ж) створка имеет выступ в передней части и полный ряд относительно длинных щетинок, даже у тех видов, у которых они на брюшном крае у самки отсутствуют.

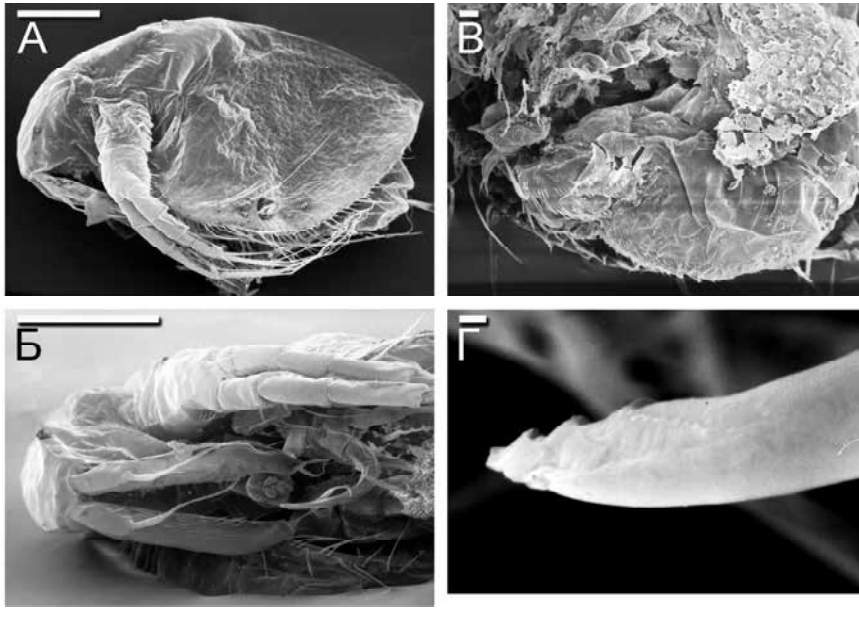


Рисунок 254. Взрослый самец *Macrothrix dadayi* (Macrothricidae): А — общий вид; Б — голова, вид с брюшной стороны; В — постабдомен; Г — дистальная часть хватательного крюка. Масштаб: А-Б — 0.1 мм; В — 0.01 мм; Г — 0.001 мм.

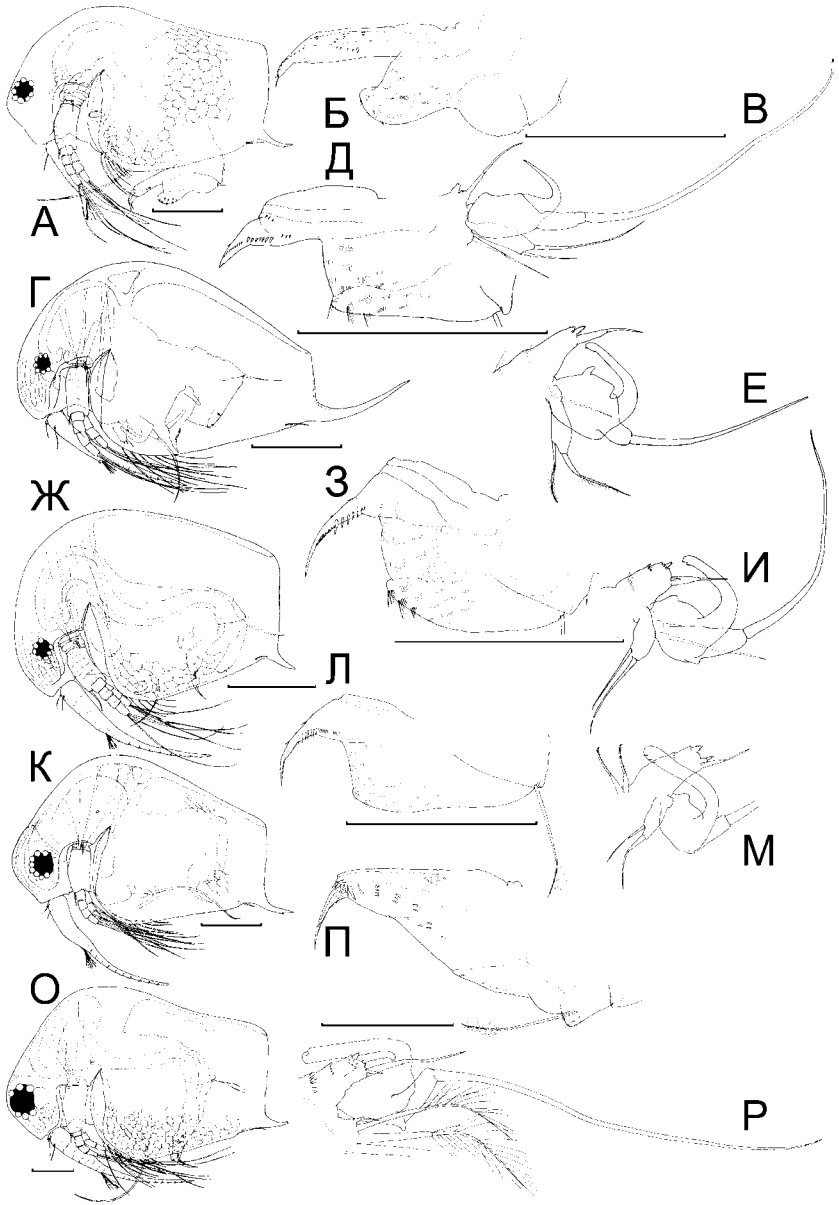


Рис. 255 Самцы *Bosmina* (Bosminidae) разных подродов:
А-В — *Bosmina* (*Bosmina*) *liederi*, общий вид, постабдомен и дистальная часть торакопода I; Г-Е — *B.* (*Sinobosmina*) cf. *cyanopotamia*, общий вид, постабдомен и дистальная часть торакопода I; Ж-И — *B.* (*Liederobosmina*) *meridionalis*, общий вид, постабдомен и дистальная часть торакопода I; К-М — *B.* (*Lunobosmina*) *oriens*, общий вид, постабдомен и дистальная часть торакопода I; О-П — *B.* (*Eubosmina)* cf. *longispina*, общий вид, постабдомен и дистальная часть торакопода I. Масштаб: 0.1 мм. (По: Kotov et al., 2009).

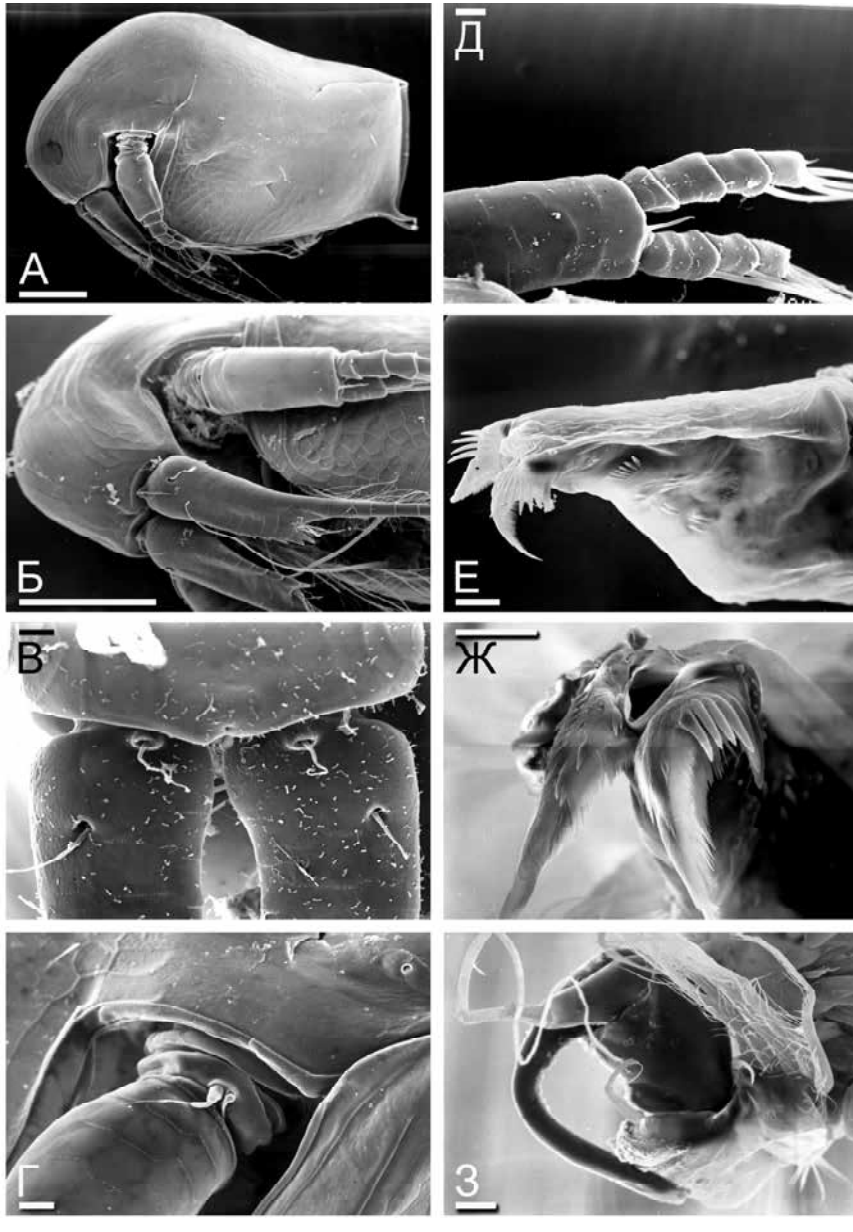


Рисунок 256. Взрослый самец *Bosmina longispina* (Bosminidae):
А — вид сбоку; Б — голова; В — основания антенн I; Г-Д — антенна II; проксимальная и дистальная часть; Е-Ж — постабдомен и непарный гонопор на нем; З — торакопод I. Масштаб: А-Б — 0.1 мм; В-З — 0.01 мм.

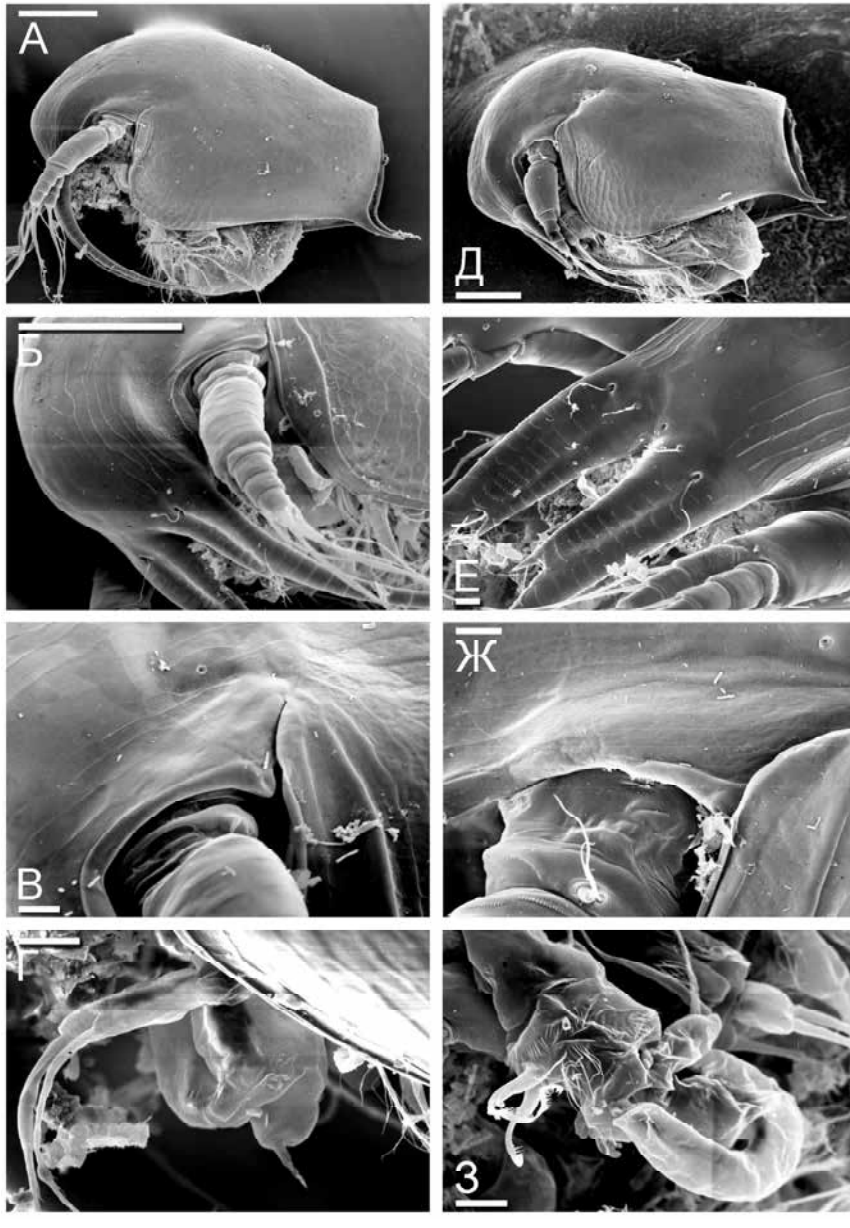


Рисунок 257. *Bosmina* cf. *longispina* (Bosminidae), ювенильный самец I-ого (А-Г) и II-ого (Д-З) возраста. Масштаб: А-Б, Д — 0.1 мм; В-Г, Е-З — 0.01 мм.

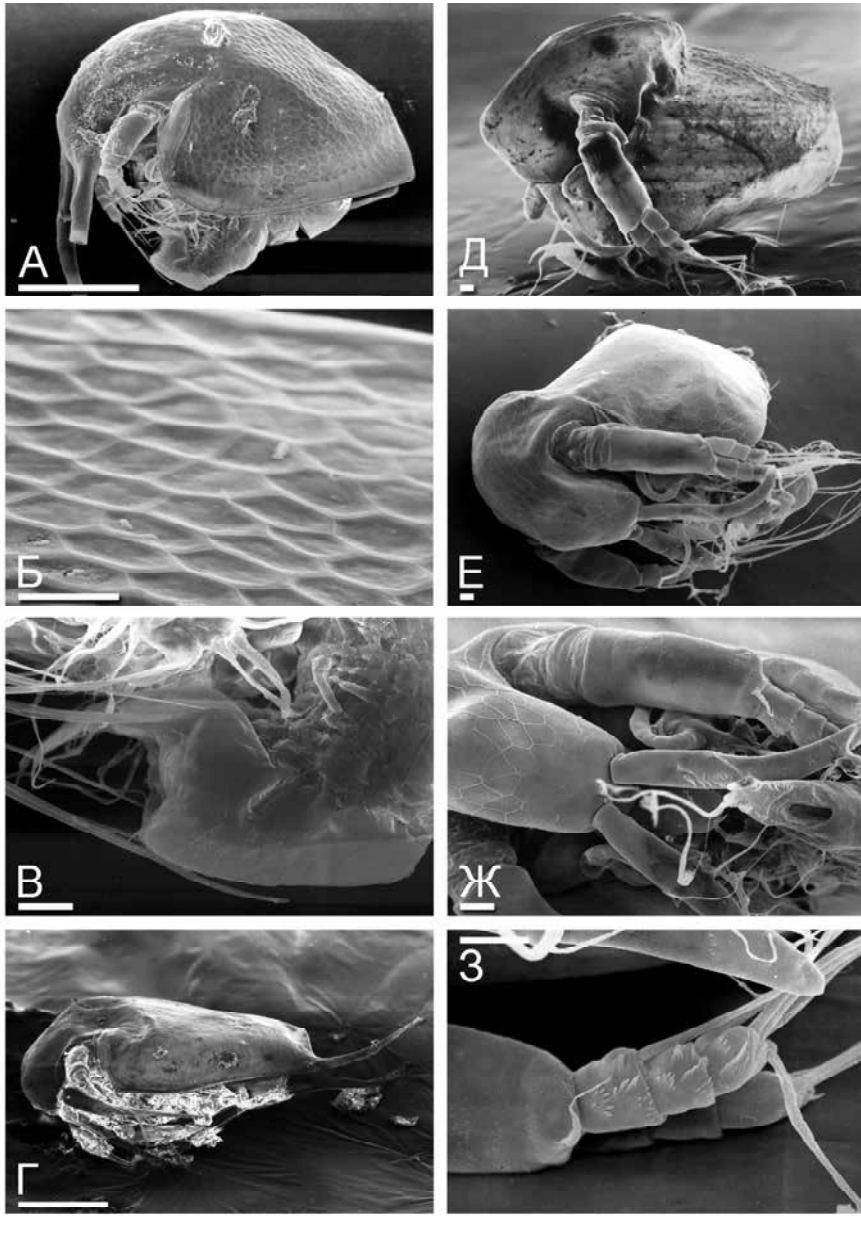


Рисунок 258. Самец Bosminidae:
А-В — *Bosmina coregoni*, ювенильный самец I-ого возраста, общий вид, ретикуляция створки, постабдомен; Г — *B.* cf. *cyanopotamia*, взрослый самец, общий вид с брюшной стороны; Д-З — *Bosminopsis deitersi*, взрослый самец, вид сбоку и спереди, голова, антенна II. Масштаб: А, Г — 0.1 мм; Б-В, Д-З — 0.01 мм.

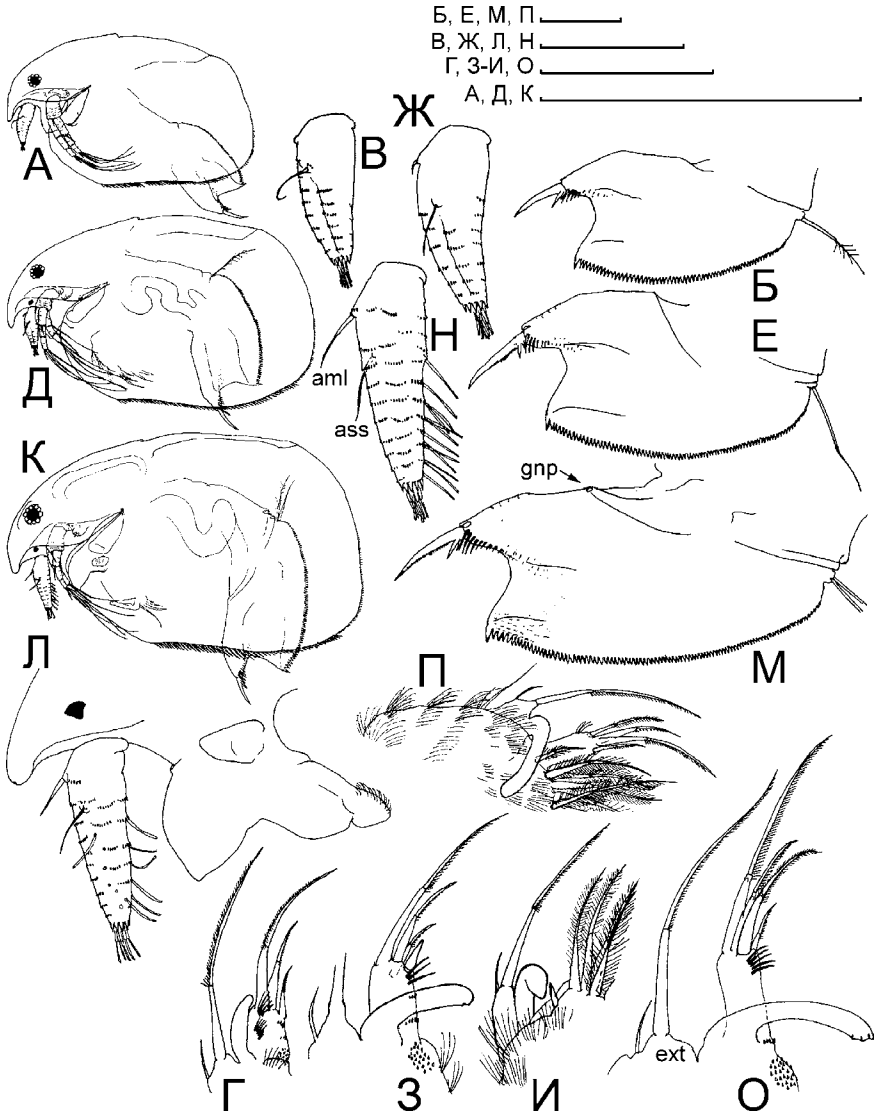


Рисунок 259. Самец *Eurycercus lamellatus* (Eurycercidae):
А-Г — ювенильный самец I-ого возраста, общий вид, постабдомен, антенна I, дистальная часть торакопода I; Д-И — ювенильный самец II-ого возраста, общий вид, постабдомен, антенна I, дистальная часть торакопода I; К — взрослый самец; Л — его голова; М — постабдомен; Н — антенна I; О-П — дистальная часть торакопода I. Масштаб: А, Д, К — 1 мм; Б-Г, Е-И, Л-П — 0.1 мм.

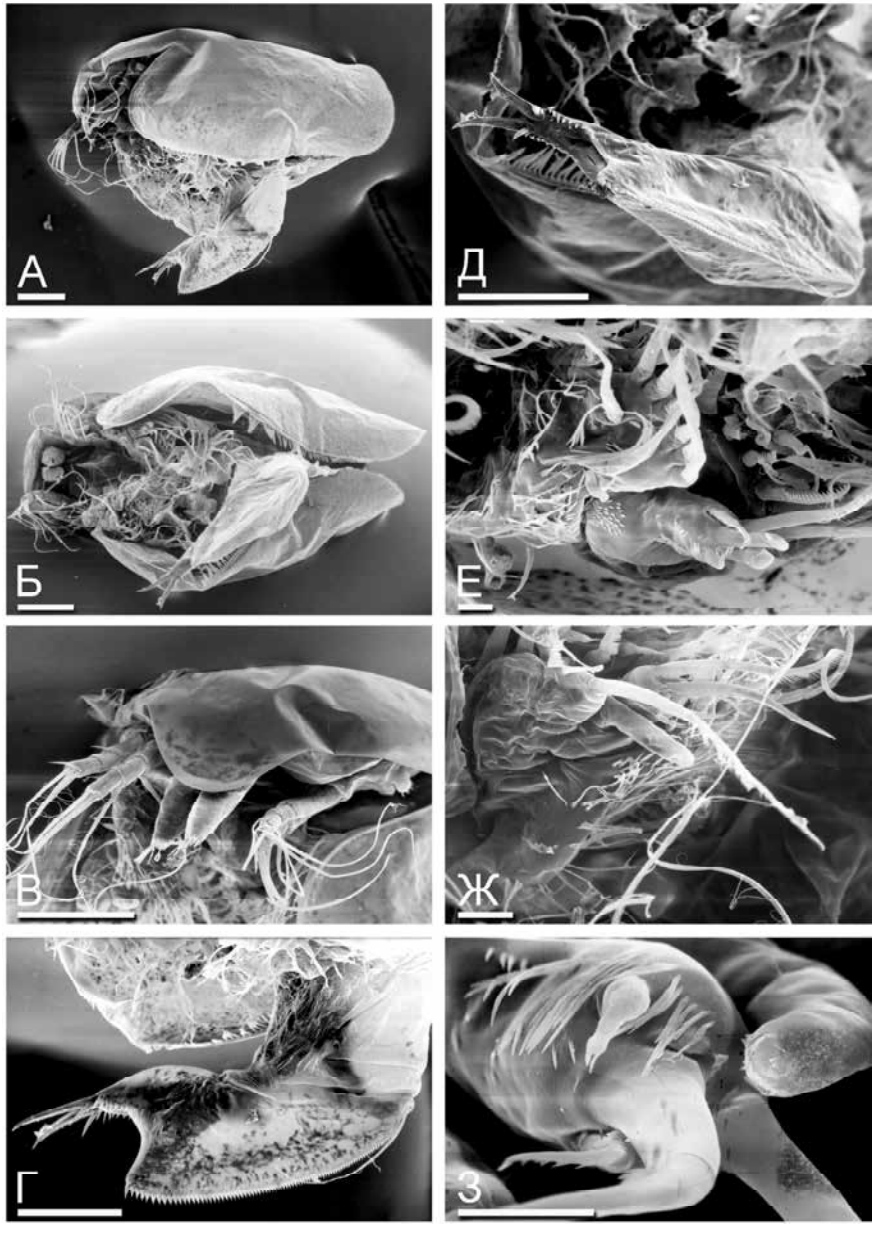


Рисунок 260. Взрослый самец *Eurycercus longirostris* (Eurycercidae). Масштаб: А-Г — 0.1 мм; Д-З — 0.01 мм.

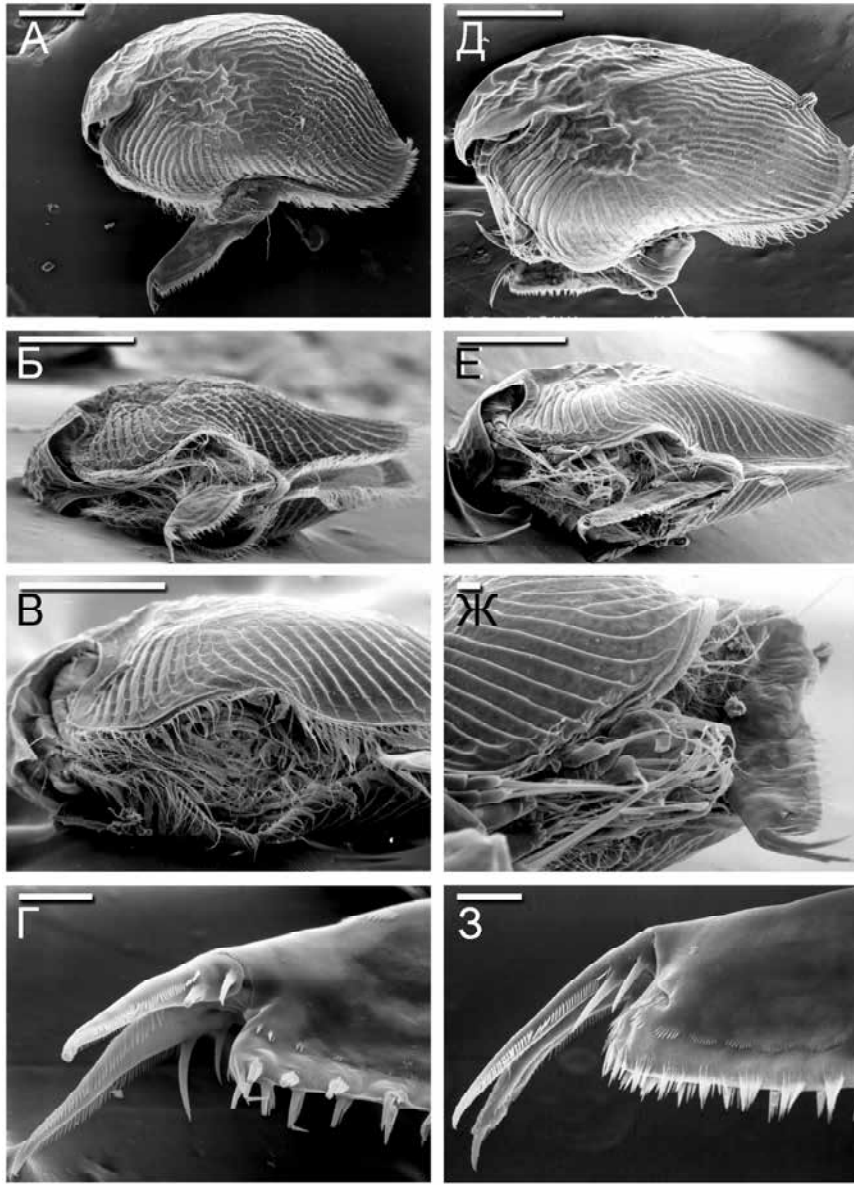


Рисунок 261. Взрослая партеногенетическая самка (А-Г) и самец (Д-З) *Pleuroxus truncatus* (Chydoridae: Chydorinae):
А-Г — самка, вид сбоку, с брюшной стороны и дистальная часть постабдомена; Д-З — самец, вид сбоку, с брюшной стороны, постабдомен и его дистальная часть. Масштаб: А-В, Д-Е — 0.1 мм; Г, Ж-З — 0.01 мм.

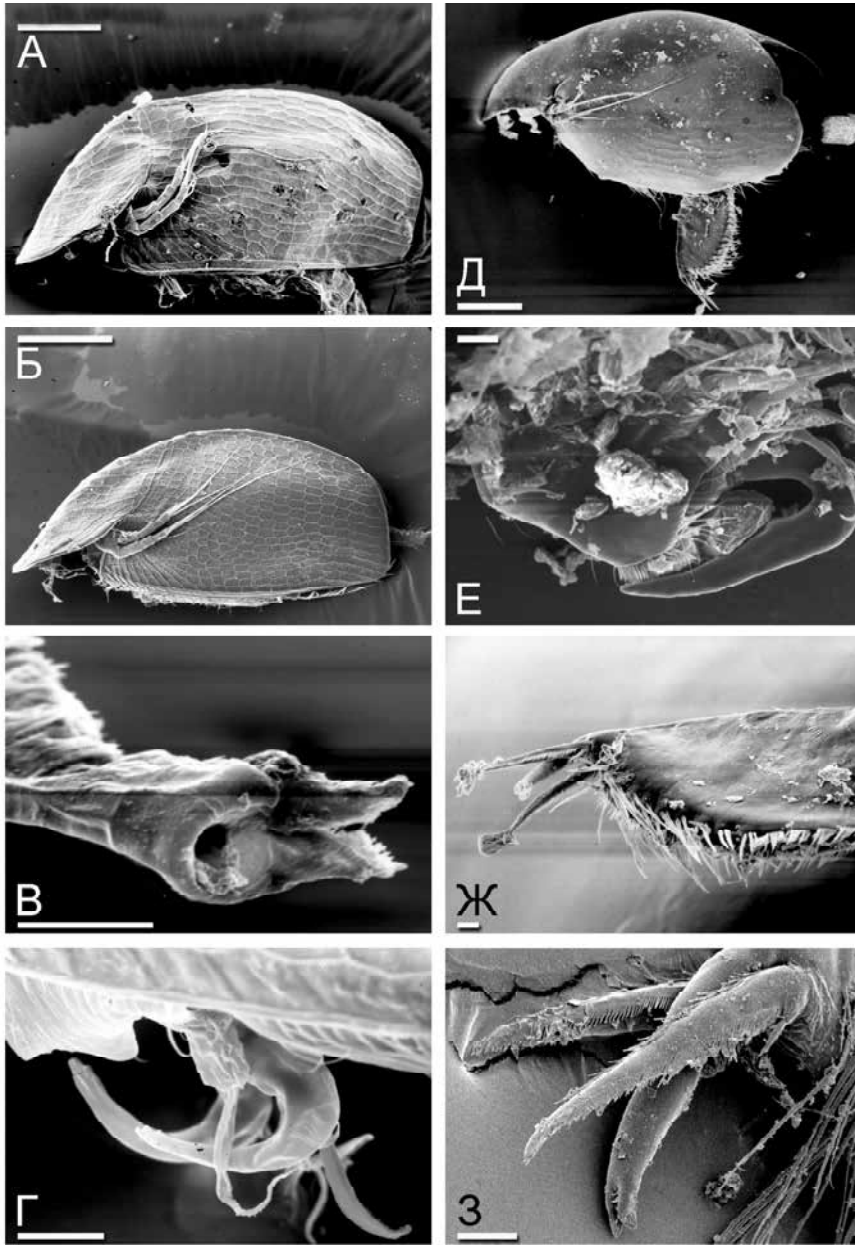


Рисунок 262. Взрослый самец Aloninae (Chydoridae):
А-Г — *Graptoleberis testudinaria*, общий вид двух самцов, дистальная часть постабдомена и копуляторный крюк; Д-Ж — *Leydigia leydigi*, общий вид, торакопод I и дистальная часть постабдомена с пенисом; З — *L. louisi mexicana*, постабдоминальные коготки и пенис. Масштаб: А-Б, Д — 0.1 мм; В-Г, Е-З — 0.01 мм.

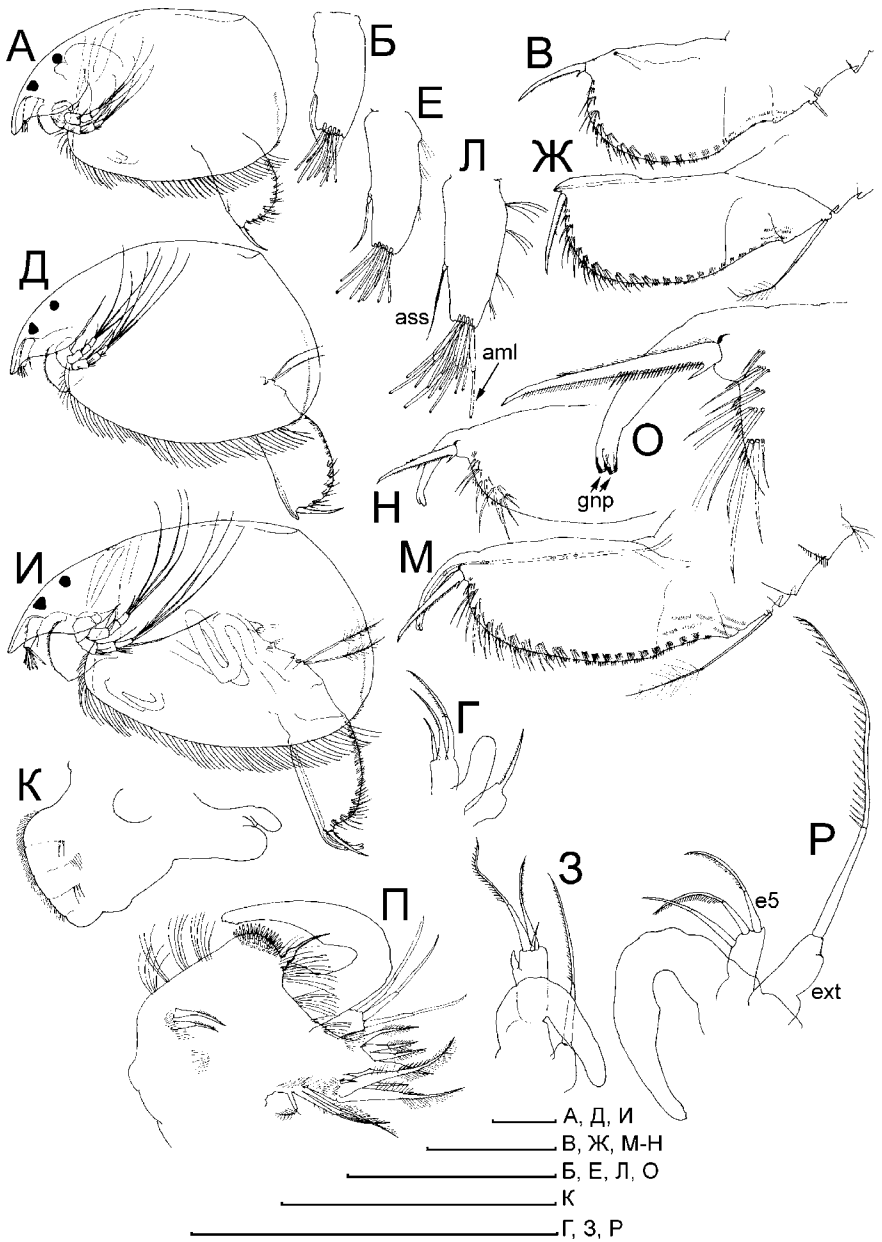


Рисунок 263. Самец *Leydigia leydigi* (Chydoridae):
А-Г — ювенильный самец I-ого возраста, общий вид, антенна I, постабдомен, дистальная часть торакопода I; Д-З — ювенильный самец II-ого возраста, общий вид, антенна I, постабдомен, дистальная часть торакопода I; И — взрослый самец, К — лабрум; Л — антенна I; М-О — постабдомен; П-Р — торакопод I и его дистальная часть. Масштаб: А, Д, К — 1 мм; Б-Г, Е-И, Л-П — 0.1 мм.

Постабдомен и гонопоры. У меньшей части Anomopoda постабдомены самки и самца в общем сходны по форме и вооружению. Напротив, у большинства представителей отряда постабдомен самца в большей или меньшей степени видоизменен, причем различными способами в разных семействах и родах.

У Chydoridae постабдомен самца обычно слегка более удлинен, постанальные зубцы меньше размером или редуцированы, иногда они сильно видоизменены, например, представлены пучками длинных и тонких сетул, как у *Alona bicolor* (Sinev, 2009c).

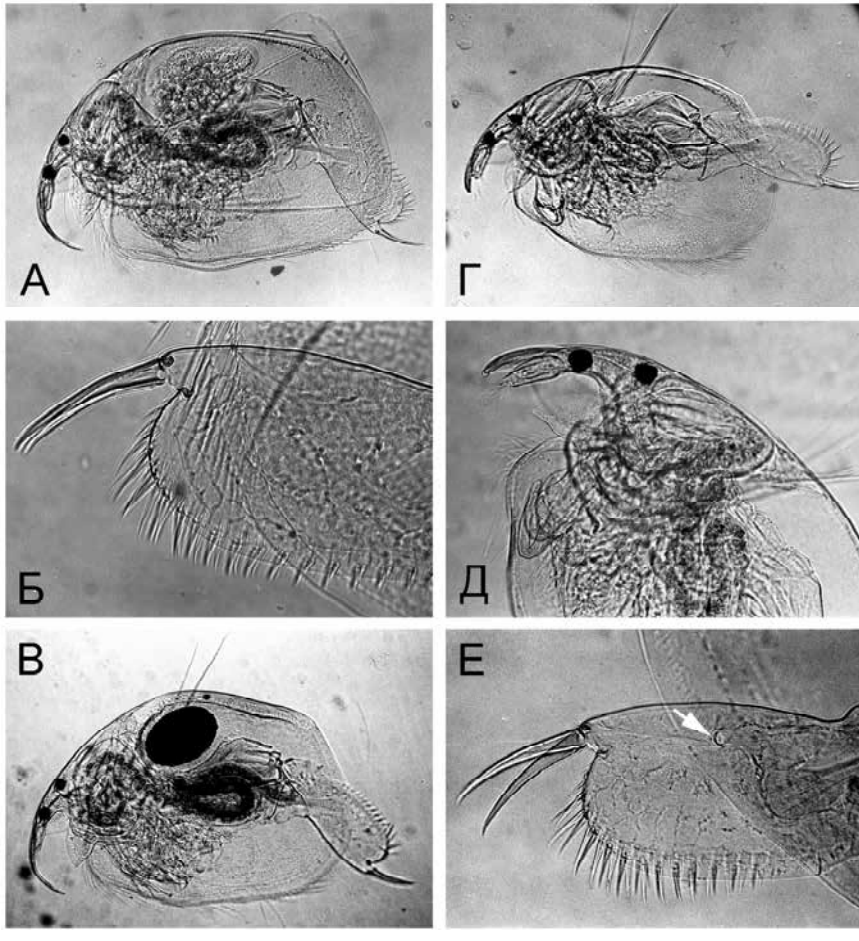


Рисунок 264. Партеногенетическая, эфиппиальная самки и взрослый самец *Leydigiopsis curvirostris* (Chydoridae: Aloninae):
А-Б — партеногенетическая самка и ее постабдомен; В — эфиппиальная самка; Г-Е — взрослый самец, его голова и постабдомен. Без масштаба. Стрелка указывает положение гонопора.

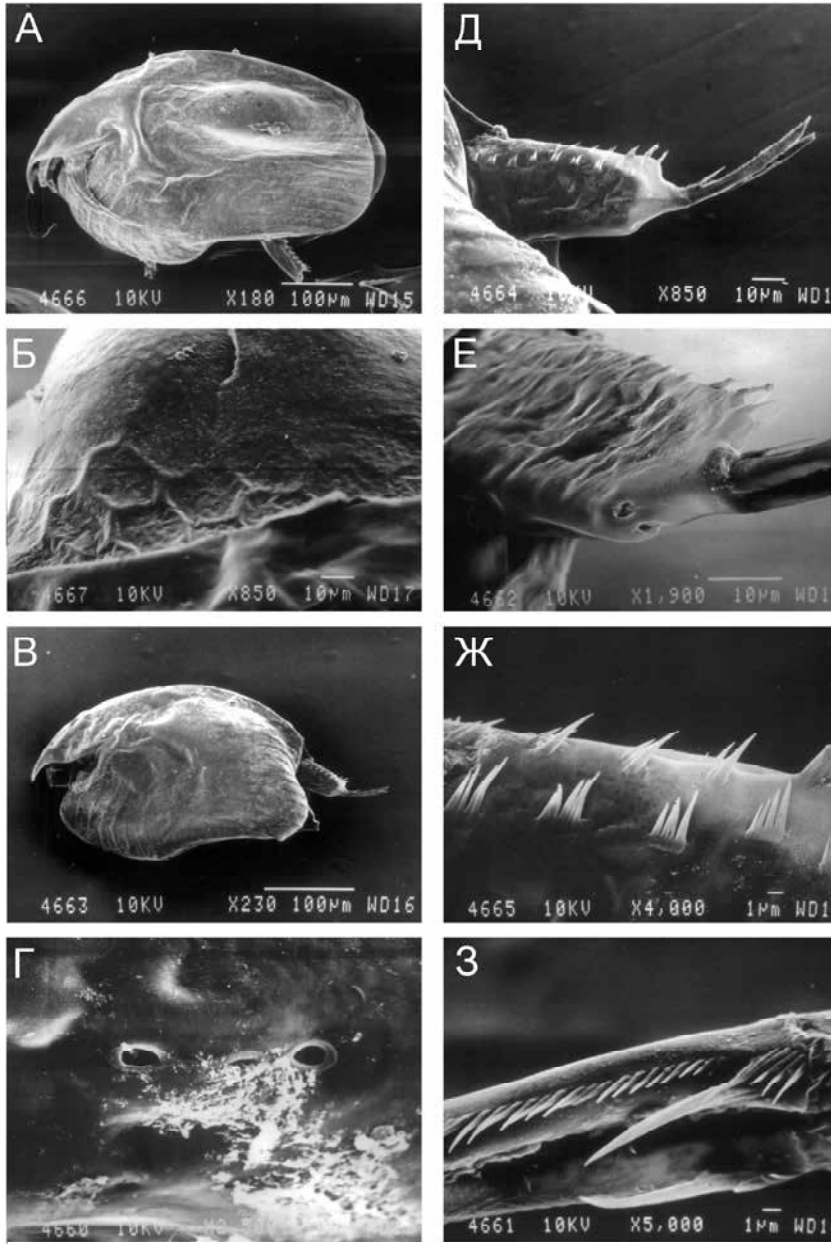


Рисунок 265. Эфиппиальная самка и взрослый самец *Kurzia polyspina* (Chydoridae: Aloninae): А-Б — эфиппиальная самка и скульптура эфиппиума; В-З — взрослый самец, головные поры, постабдомен, гонопоры, вооружение постанального края постабдомена и постабдоминальный коготок. Масштаб: А, В — 0.1 мм; Б, Г-Е — 0.01 мм; Ж-З — 0.001 мм.

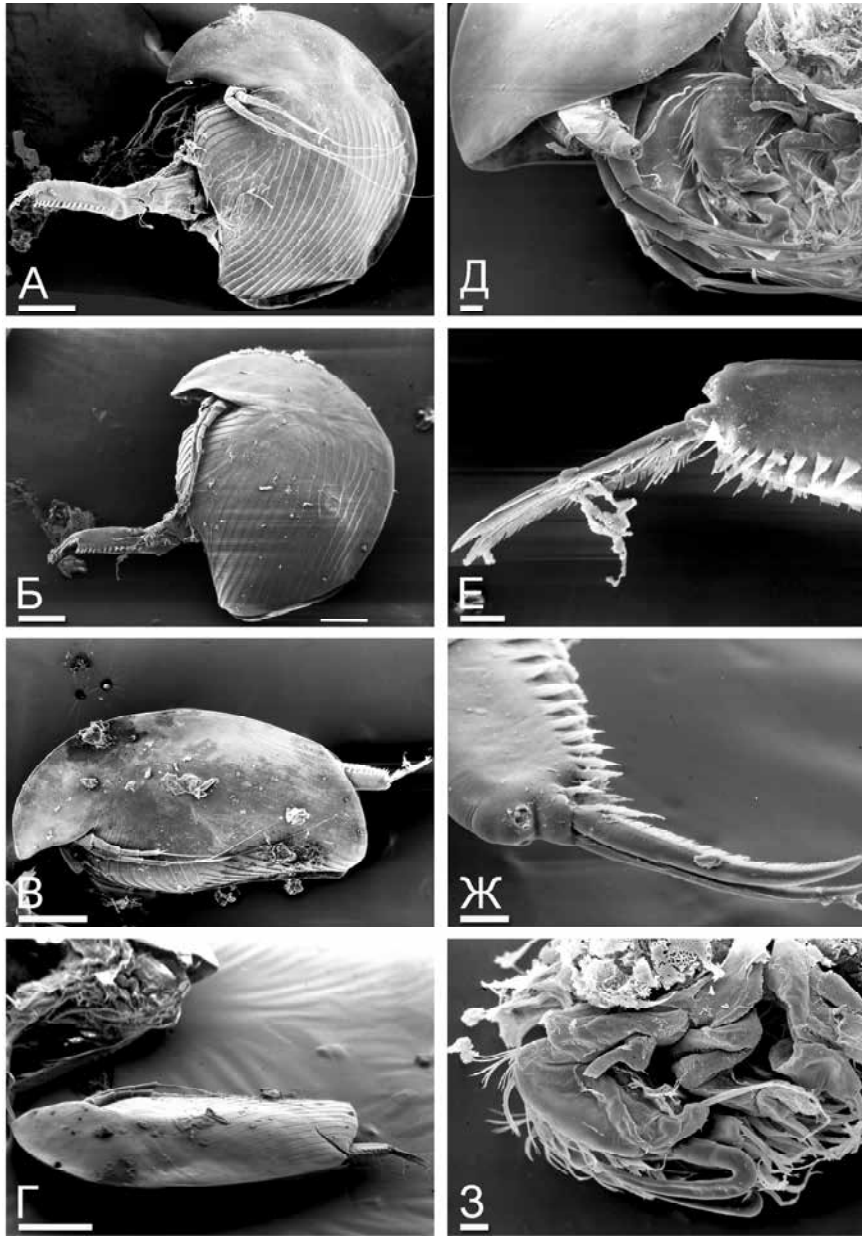


Рисунок 266. Взрослая партеногенетическая (А), эфиппиальная самка (Б) и самец (В-З) *Acroperus harpae* (Chydoridae: Aloninae): А-В — вид сбоку; Г — самец, вид сверху; Д — голова; Е-Ж — дистальная часть постабдомена, вид сбоку и с дистального конца: З — торакопод I, вид снаружи. Масштаб: А-Г — 0.1 мм; Д-З — 0.01 мм.

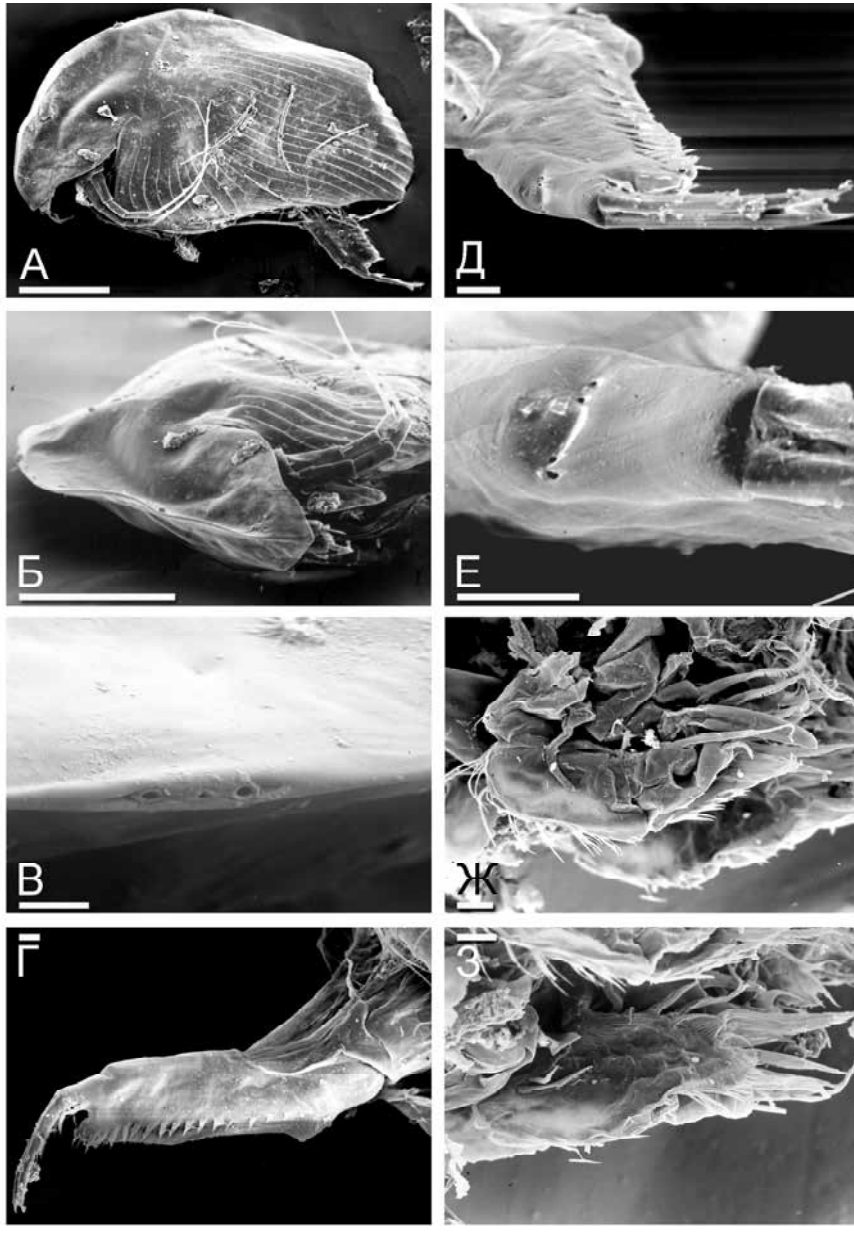


Рисунок 267. Ювенильный самец II-ого возраста *Acroperus harpae* (Chydoridae: Aloninae). А-Б — вид сбоку и спереди; В — спинные головные поры; Г-Е — постабдомен, вид сбоку и с дистального конца; Ж-З — торакопод I. Масштаб: А-Б — 0.1 мм; В-З — 0.01 мм.

Постабдоминальные коготки у самца могут быть как удлинены, так и, наоборот, укорочены по сравнению с таковыми самки. Иногда дистальная часть коготков самца преобразована в специфический игловидный стилет (Sinev, 2012), вооружение вогнутой стороны коготков также может сильно отличаться от такового самки (Sinev, Atroshenko, 2011). Иногда вид постабдомена самца сильно различается у разных видов одного рода Anomopoda, например, у части видов рода *Macrothrix* постабдомен устроен по типу самки, тогда как у других его дистальная часть преобразована в вытянутую трубу, на конце которой открываются гонопоры, а постабдоминальные коготки сильно или целиком редуцированы.

Среди Anomopoda только у Ilyocryptidae гонопоры открываются на последнем абдоминальном сегменте, а у Ophryoxidae и Eurycercidae — на базальной части постабдомена, у *Leydigiopsis* (Chydoridae) — в средней части постабдомена (Рис. 264-Е: помечено стрелкой). У *Pseudomoina* примерно на середине брюшного края постабдомена имеется возвышение с большими, парными копулятивными органами.

Для подавляющего большинства Anomopoda характерно более или менее дистальное положение отверстий семяпроводов (Рис. 243; Рис. 256; Рис. 263: gnp). Лишь у меньшей их части гонопоры открываются на специальных возвышениях (например, половых папиллах у самцов некоторых видов *Daphnia*). У ряда видов Aloninae, например *Leydigia* (Рис. 263, см. также Lilljeborg, 1901; Kotov, 2009) и некоторых *Alona* (Смирнов, 1971а; Sinev, 1999; Kotov, Sinev, 2004) имеется непарный пенис. Однако на его конце открываются два гонопора. Непарный гонопор на конце специализированного постабдомена имеется у Bosminidae (Рис. 256-Ж) и Chydoridae рода *Graptoleberis* (Рис. 262-В).

Антенна I (антеннула). Антенна I самца всегда подвижно прикреплена к голове, даже если у самки она слита с последней (*Daphnia*, Bosminidae). Размер этой конечности у самца в большинстве случаев больше, чем у самки, это характерно для семейств как с большой (Moinidae, Macrothricidae), так и с малой (Chydoridae, Daphniidae) антенной I у самки. У Moinidae антенны I самца длинные, искривленные и несут терминальный венец дополнительных крюков (Goulden, 1968; Kotov et al., 2005a; Van Damme, Dumont, 2008a).

У большинства Anomopoda, как самок так и самцов, эстетаски занимают дистальное положение на антенне I. У *Bosmina* имеется специальный дистальный вырост (кпереди от эстетасков), не имеющий гомологов у рачков других отрядов.

У самок Anomopoda 9 эстетасков, у самцов большинства видов — также 9, за исключением немногих Chydoridae с 12 эстетасками. Размер эстетасков часто различается у самок и самцов, причем их относительная длина у самки и самца различна в разных группах Anomopoda. Как и на антенне I самки, у самца имеется чувствительная щетинка, но ее размер и положение могут сильно отличаться от таковых у самки. Помимо нее на антенне I самца имеется еще одна, дополнительная "самцовая" чувствительная щетинка (Рис. 243: aml), у некоторых Daphniidae она сильная, длинная (Рис. 244). Однако у некоторых самцов *Leydigia* она неотличима от эстетасков, так что на конце антенны I имеется 13 щетинок сходного вида. У *Eurycercus* на антенне I помимо 9 терминальных эстетасков имеется еще множество латеральных (Рис. 259-Л-Н), но их гомология (в первую очередь, с дополнительными эстетасками у Chydoridae, имеющих 12 таковых) неясна.

Если у самок Ilyocryptidae 9 эстетасков и нет прочих чувствительных щетинок, то у самцов имеется 10 эстетасков на конце антенны I и одна дополнительная чувствительная щетинка на ее средней боковой части. Один из десяти эстетасков явно соответствует чувствительной щетинке прочих Anomopoda. То есть, набор чувствительных щетинок у самца Ilyocryptidae аналогичен таковому прочих Anomopoda.

Помимо всех вышеупомянутых структур на антенне I Anomopoda еще часто имеются группы волосков.

Антенна II. Обычно относительный размер и пропорции антенны II у самца не отличаются сильно или совсем не отличаются вовсе от таковых самки.

Иногда чувствительные щетинки на коксальной части, а также дистальная чувствительная щетинка на задней и передней поверхностях базального членика у обоих полов также различаются. Так, у самок *Bosmina* имеется всего одна чувствительная щетинка на коксальной части, а у самцов — две (Рис. 256-Г, см. также: Котов, 1995б; Kotov, 1996b).

Среди Anomopoda имеются немногочисленные случаи существенного полового диморфизма в вооружении ветвей антенны II. Так, у *Oxyurella* длина плавательной щетинки на втором членике эндоподита значительно короче у самца, чем у самки (Michael, Frey, 1983). У самца *Parophryoxus* имеются боковые щетинки на первом и втором членике эндоподита, отсутствующие у самки (Глаголев, 1984). У самцов *Bosminopsis* на апикальном членике эндоподита вместо шипа самки находится сильная изогнутая щетинка (Рис. 258-З), которая, по-видимому, также принимает участие в удерживании самки при копуляции.

Лабрум. Единственный случай полового диморфизма в строении лабрума описан для *Macrothrix tripectinata* (Kotov, 1999b), у самца которого на нем имеются небольшие дополнительные выросты, функции которых неясны.

Торакальная конечность I-ой пары. Главной особенностью торакопода I самцов Anomopoda является наличие хватательного крюка (Рис. 243-Н-О; Рис. 244-Ж; Рис. 248-О; Рис. 253-Ж; Рис. 255; Рис. 257-З; Рис. 259-О-П; Рис. 260-Ж-З; Рис. 266-З) на дистальном конце его внутренней части. Хватательный крюк развит в разной степени у представителей разных семейств, от весьма короткого (Eurycercidae, Moinidae) до относительно длинного, U-образного и снабженного на конце насечками или щетинками (Chydoridae, Bosminidae, *Macrothrix*).

Роль крюка при удержании самки прямо показана для различных групп Anomopoda (Weismann, 1876-79, Shan, Frey, 1969; Смирнов, 1971а). Единственное семейство Anomopoda, самцы которого вторично лишены крюка на торакальной конечности I-й пары — это Ilyocryptidae. К сожалению, копуляция у этих рачков не описана. По-видимому, отсутствие крюка связано с малой подвижностью самки, самцу не надо к ней прочно прикрепляться. Аналогично лишены хватательного крюка Ctenopoda рода *Latona* (Коровчинский, 2004).

Напротив хватательного крюка на торакоподе I всегда имеется так называемая копуляторная щетка из крепких сетул, тут же у Chydoridae имеется щетинка неясной гомологии.

У многих Anomopoda и другие части данной торакальной конечности видоизменены, в первую очередь это касается экзоподита (внешней дистальной доли) и эндита 5 ("внутренней дистальной доли", которая у самцов, собственно, дистальной не является, поскольку у них есть эндит 6).

Например, многие Chydoridae несут дополнительную (по сравнению с самкой) щетинку на эндите 5, ее принадлежность к какому-либо ряду неясна. У самок Moinidae экзоподит отсутствует (Глаголев, 1984), а у части самцов имеется мощная щетинка, явно происходящая от вооружения экзоподита, она крючковидно изогнута (Paggi, 1973; Смирнов, 1976). У Daphniidae и *Bosminopsis* одна из щетинок экзоподита очень велика, а у представителей второго рода, к тому же, крючкообразно загнута, как у Moinidae. У самок *Bosmina* эндит 5 рудиментарен, а у самцов — мощно развит и несет особо длинную щетинку.

Видоизменению подвергаются и щетинки на эндитах 2-4, причем, основным принципом является то, что в первую очередь видоизменяются щетинки переднего ряда, расположенные по одной на каждом эндите. Обычно они более развиты, чем таковые у самки. По мнению Глаголева (1984, С. 62) "... дополнительные щетинки первой торакальной конечности самцов *Daphnia* прикрывают более широкую (чем у самок) щель между створками, которая необходима при копуляции, и тем самым предохраняют фильтрационный аппарат от засорения крупными частицами". Наконец, у *Bosmina* значительно удлинен один из выталкивающих крюков.

Торакальная конечность II. Среди Anomopoda только у Daphniidae отмечен половой диморфизм в строении торакопода II (Рис. 243-P; Рис. 244-3). Так, у самцов *Daphnia* передняя щетинка на эндите 5 отличается по размеру и вооружению от таковой у самки, а у группы видов *D. pulex* еще и крючковидно изогнута (Глаголев, 1995). У самца *Simocephalus* передние щетинки на эндитах 3-5 длинные, изогнутые и несут ряд шипиков, в то время как у самки они малы или рудиментарны (Глаголев, 1983a; Орлова-Беньковская, 1993). Половой диморфизм торакопода II у Scapholeberinae и *Ceriodaphnia* не описан.

Число ювенильных возрастов самцов. У Daphniidae самец проходит в развитии не менее трех, а чаще — четыре-восемь ювенильных возраста (Meijering, 1962; Murugan, Sivaramakrishnan, 1973; Murugan, 1975). Их число варьирует у особей одного вида в зависимости от внешних условий (Green, 1956a). По одним данным (Zaffagnini, 1965), это число одинаково у самки и самца, а по другим данным (Meijering, 1962) — у самца на один меньше.

Напротив, у Chydoridae, независимо от внешних условий, число ювенильных возрастов у самца всегда два (Werner, 1924; Rammner, 1929a; Смирнов, 1975; Frey, 1988a-b и др.), что было подтверждено и прямыми экспериментами (Rammner, 1929b; Shan, 1969). Хотя ранее принималось, что у Eurycercidae их три (Смирнов, 1971a), видимо, это утверждение было ошибочным. Последующие исследования выявили только два ювенильных возраста у *Eurycercus* (Frey, 1975; Hann, 1982), и мои данные также свидетельствуют в пользу последней версии (Рис. 259).

Ряд исследователей (Rammner, 1926; Ischreit, 1928) проанализировали размерную структуру популяций *Bosmina* по фиксированным пробам и нашли у самцов два ювенильных возраста. Однако Пурасьоки (Purasjoki, 1958), а вслед за ним Семенова (1970) и Сергеев (1981) считали, что они проходят три ювенильных возраста. Однако первый возраст по Пурасьоки — это новорожденное животное с нерасправленными покровами, последняя стадия эмбриогенеза (Kotov, 1997a). Таким образом, самцы Bosminidae проходят только два ювенильных возраста (Рис. 257), подобно Chydoridae (Рис. 263; Рис. 267).

Глава 4. Наблюдения за развитием эмбрионов как основа гомологизации морфологических структур

4.1. Заметка о периодизации эмбрионального развития Cladocera

Существует несколько принципиально различающихся подходов к периодизации эмбриогенеза членистоногих и схем описания их развития. Их основой может служить (Bentley et al., 1979; Helluy, Beltz, 1991):

1) отчетливые изменения облика зародыша или отдельных его частей ("event-staging" в англоязычной литературе), при очевидной субъективности такого подхода (Fitsch et al., 2013),

2) абсолютный возраст зародыша ("age-staging"),

3) относительный возраст зародыша ("percent-staging").

Обычно в работах, выполненных после 1948 года и до последнего времени, авторы, описывая эмбриональное развитие этих животных, следовали системе Фокса (Fox, 1948) модернизированной Грином (Green, 1956). Стадии развития выделялись при этом на основании изменений во внешнем облике зародыша, что вносит немалую долю субъективизма.

Нами была предложена принципиально новая схема периодизации эмбриогенеза Cladocera (Kotov, Boikova, 1998, 2001). В ходе эмбрионального развития Ctenopoda (более архаичного по сравнению с Anomopoda) происходит последовательное отслоение и сброс двух яйцевых оболочек. Момент выхода зародыша из второй яйцевой оболочки (проходящий в выводковой сумке матери), а совсем не выход из выводковой сумки, представляет собой настоящее вылупление из яйца. Однако после него зародыш находится в выводковой сумке еще длительное время и сбрасывает еще две мембраны, секретируемые его эктодермой. Из второй яйцевой оболочки выходит зародыш, у которого его внешняя мембрана повторяет контуры всех придатков головного отдела, однако, окружает все остальное тело, в том числе торакальные конечности, единым коконом. По-видимому, эта мембрана гомологична покровам науплиуса, у которого уже прошла сегментация головного отдела и сформированы головные конечности (Kotov, Boikova, 1998). Личиночная мембрана сбрасывается после нескольких часов развития, после чего зародыш остается покрыт следующей мембраной. Ее сброс маркирует окончание эмбриогенеза, как это и принято для многих групп Arthropoda (Minelli et al., 2013). Эта линька происходит в норме немедленно по выходу из выводковой сумки, после нее начинается первый постэмбриональный (ювенильный) возраст.

Вслед за Агаром (Agar, 1908) было предложено сброс любой из оболочек (в том числе, яйцевой) считать эмбриональной линькой, а интервал между эмбриональными линьками предложено считать эмбриональным возрастом (Kotov, Boikova, 1998, 2001), как это принято при описании развития взрослого животного. Весь период эмбриогенеза Ctenopoda, таким образом, включает в себя 4 возраста, разделенных тремя линьками. Весь

онтогенез ветвистоусого ракообразного от момента закладки яйца до самой смерти рачка может быть рассмотрен как серия последовательных возрастов, сначала эмбриональных, потом постэмбриональных. Данная схема периодизации была применена в некоторых последующих работах (Fritsch et al., 2013).

Бойкова (2012б) заключила, что подобная схема периодизации плохо подходит для сопоставления морфологических изменений в ходе развития Anomopoda – Ctenopoda, с одной стороны, и Haplopoda, с другой стороны. Во-первых, две первые и две последние оболочки различаются по происхождению и способу сброса: если сброс первых двух (яйцевых) оболочек происходит вследствие увеличения осмотического давления внутри зародыша, то две последующие (истинные) линьки уже регулируются гормонально. Во-вторых, время сброса различных мембран относительно времени морфологических и анатомических изменений эмбриона у последних сильно отличается от таковых у первых. В итоге Бойковой (2012б) для сравнения морфогенеза в разных отрядах предложена новая разновидность "event-staging", со своими "плюсами" (удобство для конкретной цели) и "минусами" (возможными обвинениями в субъективности выделения стадий). Собственно, конфликт между разными схемами периодизации эмбриогнеза достаточно обычен, и схема выбирается в зависимости от задач исследования. Как мне представляется, первая схема (Kotov, Boikova, 2001) более подходит для изучения эволюции онтогенеза в пределах Cladocera (developmental complexity, см. Minelli et al., 2013, p. 116), вторая (Бойкова, 2012б) – для попарного сопоставления морфологических стадий у эмбрионов разных отрядов (morphological complexity). Поскольку последнее не входит в задачи данной работы, ниже описание эмбриогенеза *Daphnia* приводится по Котову и Бойковой (Kotov, Boikova, 2001).

У Anomopoda одновременно со сбросом внутренней яйцевой оболочки происходит и сброс "личиночной" мембраны, так что выходящий из яйцевых мембран эмбрион уже покрыт следующей за ней мембраной. Таким образом, стадия, когда зародыш покрыт третьей по счету мембраной (эмбрион третьего возраста по Котову и Бойковой) у Anomopoda проходит под яйцевой оболочкой (= в яйце!), она эмбрионизована.

Если в течение ранних возрастов морфология зародыша изменяется быстро и достаточно плавно, то в ходе 4-ого возраста невозможно ожидать радикального изменения каких-либо морфологических структур, они видоизменяются только в ходе последующей линьки (немедленно по выходу из выводковой сумки), что сильно облегчает изучение морфогенеза у зародышей под СЭМ.

4.2. Общая последовательность событий в эмбриогенезе Anomopoda на примере *Daphnia galeata* (при температуре 22^{0}C)

0-11 ч. (Рис. 268-А). Закладка партеногенетического яйца *Daphnia* описана неоднократно (Weismann, 1876-1879; Baldass, 1941; Zaffagnini, 1987), и я на ней не останавливаюсь. Только что заложенное яйцо выглядит как округлое тело, большая часть которого заполнена очень мелкими желточ-

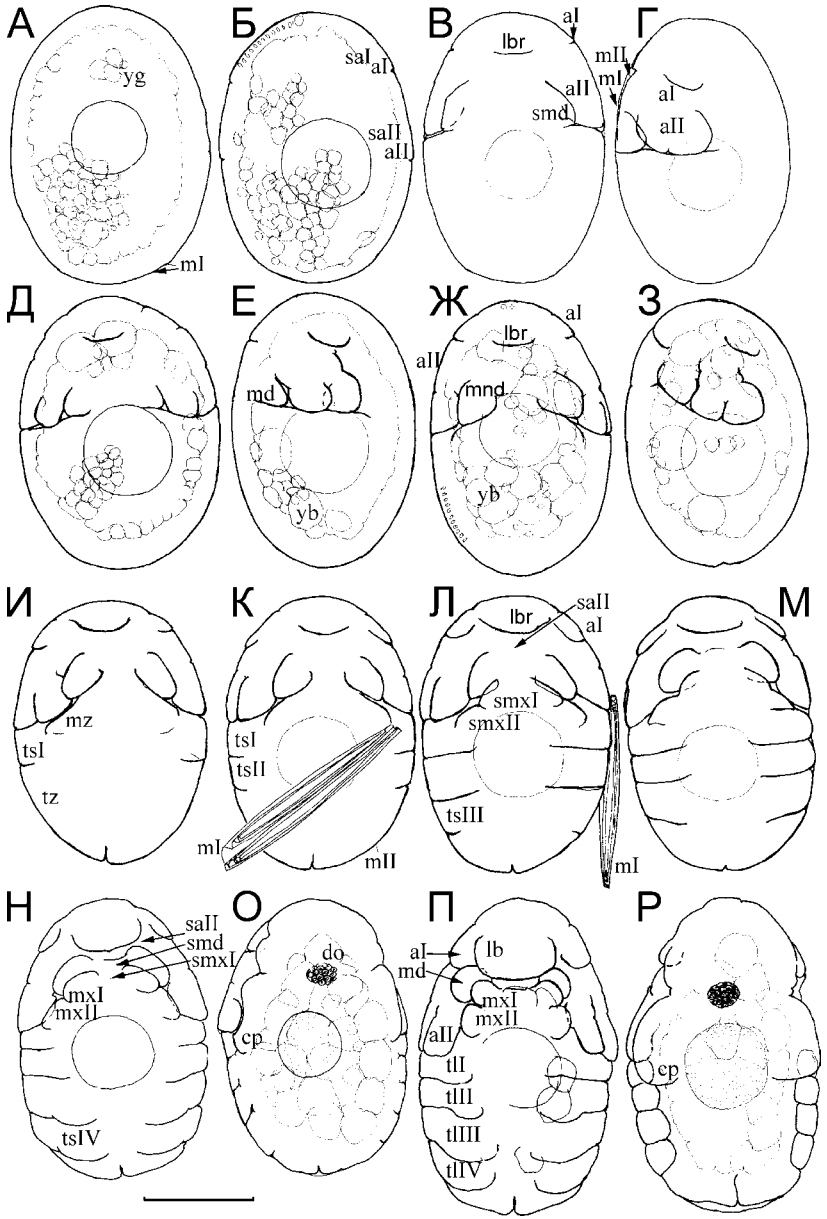


Рисунок 268. Эмбриональное развитие *Daphnia hyalina*:
А — яйцо, 10 ч; Б — эмбрион, 12 ч, вид с брюшной стороны; В-Г — 12.5 ч, с брюшной стороны и сбоку; Д-Е — 13 ч, с брюшной стороны и сбоку; Ж-З — 14 ч, с брюшной стороны и сбоку; И-М — 15, 15.5, 16 и 17 ч, с брюшной стороны; Н-О — 17.5 ч, с брюшной и спинной стороны; П-Р — 18 ч, с брюшной и спинной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

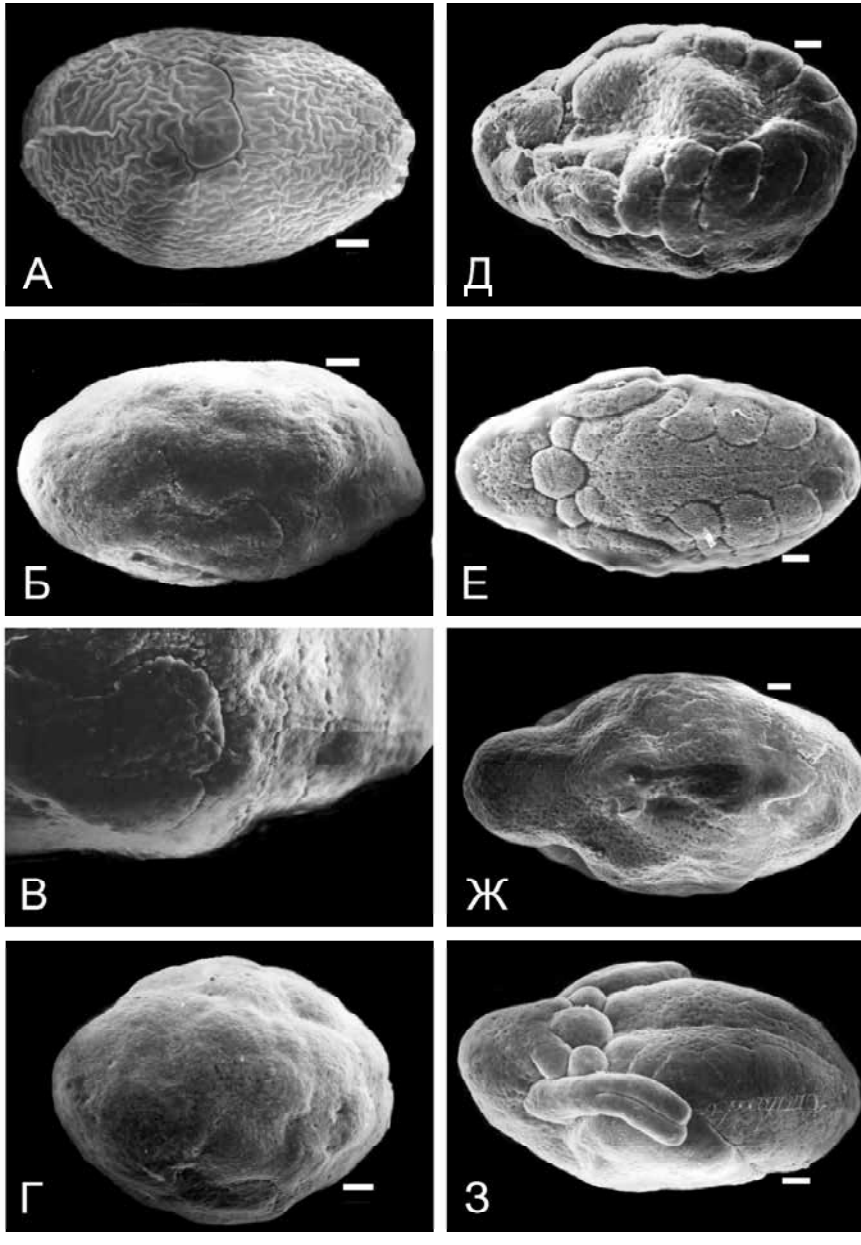


Рисунок 269. Эмбриональное развитие *Daphnia galeata*:
А — эмбрион, 13 ч, вид сбоку; Б-В — 16 ч, вид сбоку и антенна II; Г — 16 ч, вид со спинной стороны; Д — 18 ч, с брюшной стороны; Е — 20 ч, вид с брюшной стороны; Ж-З — 22 ч, вид со спинной стороны и латеровентрально. Масштаб: 0.1 мм.

ными гранулами (Рис. 268-А: yg), обычно окрашенными в зеленоватый цвет. В центре яйца располагается крупная желтоватая "масляная капля". Яйцо окружено относительно прочной и упругой первой оболочкой (наружной яйцевой мембраной) (Рис. 268-А: mI), под которой закладывается крайне тонкая вторая оболочка (вторая яйцевая оболочка или "мембрана вылупления"). Вскоре происходит дробление, образование бластулы, гаструляция. Сегментация начинается около 11-12 ч.

11-12 ч. (Рис. 268-Б). Почти одновременно на боках зародыша появляются борозды антенн I и II (Рис. 268-Б: aI, aII). Желток представлен в виде крупных и мелких гранул, но они еще не сливаются в блоки.

12 ч. 30 м. (Рис. 268-В-Г). Появляется зачаток лабрума (Рис. 268-В: lbr). Борозды антенн II значительно углубляются и распространяются в стороны, появляются первые признаки двуветвистости антенн II, хотя базальный членик еще не обособился. Дифференцируется мандибулярный сегмент (Рис. 268-В: smd).

13 ч. (Рис. 268-Д-Е; Рис. 269-А). Обособляется базальный членик и ветви антенны II. Дифференцируются мандибулы (Рис. 268-Е: mnd). Гранулы желтка начинают формировать блоки.

14 ч. (Рис. 268-Ж-З). Антенны I приобретают вид лопастей. Антенны II несколько вытягиваются, особенно разрастается верхняя ветвь (экзоподит). Мандибулы сильно разрастаются. В задней части тела эмбриона видна дорсовентральная борозда.

15 ч.-15ч. 30 м. (Рис. 268-И-К). Дифференцируется максиллярная зона (Рис. 268-И: mz), а с ней и задняя граница головы. Обособляется первый торакальный сегмент (tsI) и, вскоре, второй сегмент (tsII). При этом вся последующая торако-абдоминальная (tz) зона лишена каких-либо следов сегментации. Борозда на заднем конце углубляется, становится ясно, что это не анус, а зачаток постабдомена.

16 ч.-16 ч. 30 м. (Рис. 268-Л; Рис. 269Б-Г) Происходит сброс наружной яйцевой оболочки (= первой мембраны по: Kotov, Boikova, 2001), которая скатывается в рулон (Рис. 268-К: mI). К этому времени сильно разрастаются лабрум и антенны I. Максиллярная зона подразделяется на два сегмента. Мандибулы сдвигаются навстречу друг другу. Появляются первые следы третьего торакального сегмента.

17 ч. (Рис. 268-М). Мандибулы сдвигаются вперед и навстречу друг другу, их сегмент сильно наползает на антеннальный сегмент. Третий торакальный сегмент хорошо виден, он явно больше первого и второго сегментов.

17 ч. 30 м. (Рис. 268-Н-О). Лабрум начинает расти назад, навстречу разрастающемуся мандибулярному сегменту, сильно наползшему на антеннальный и почти целиком покрывшему его. Максиллярная зона, в свою очередь, наползает на мандибулярный сегмент. На максиллярной зоне появляются зачатки лопастей максилл I и II. Видно отверстие протока максиллярной железы на максилле II. Появляются борозды 4-ого торакального сегмента. Видно, что на сегментах уже развиваются торакоподы: на 3 и 4 борозде заметны вздутия в задней части и на месте будущих больших гнатобаз III и IV. На спинной стороне появляются парные зачатки карапакса (как выросты сегмента максилл II) (cp), а также дорсального органа (do), расположенного в районе второго антеннального-мандибулярного сегментов.

18 ч. (Рис. 268-П-Р; Рис. 269-Д). Антенны I заметно увеличиваются, начинают смещаться на вентральную поверхность головы. Ветви антенны II становятся цилиндрическими, а не плоскими, как были до этого момента. Мандибулы разворачиваются дистальным концом вверх. Максиллы I и II становятся округлыми. Зачаток карапакса достигает 2-ого туловищного

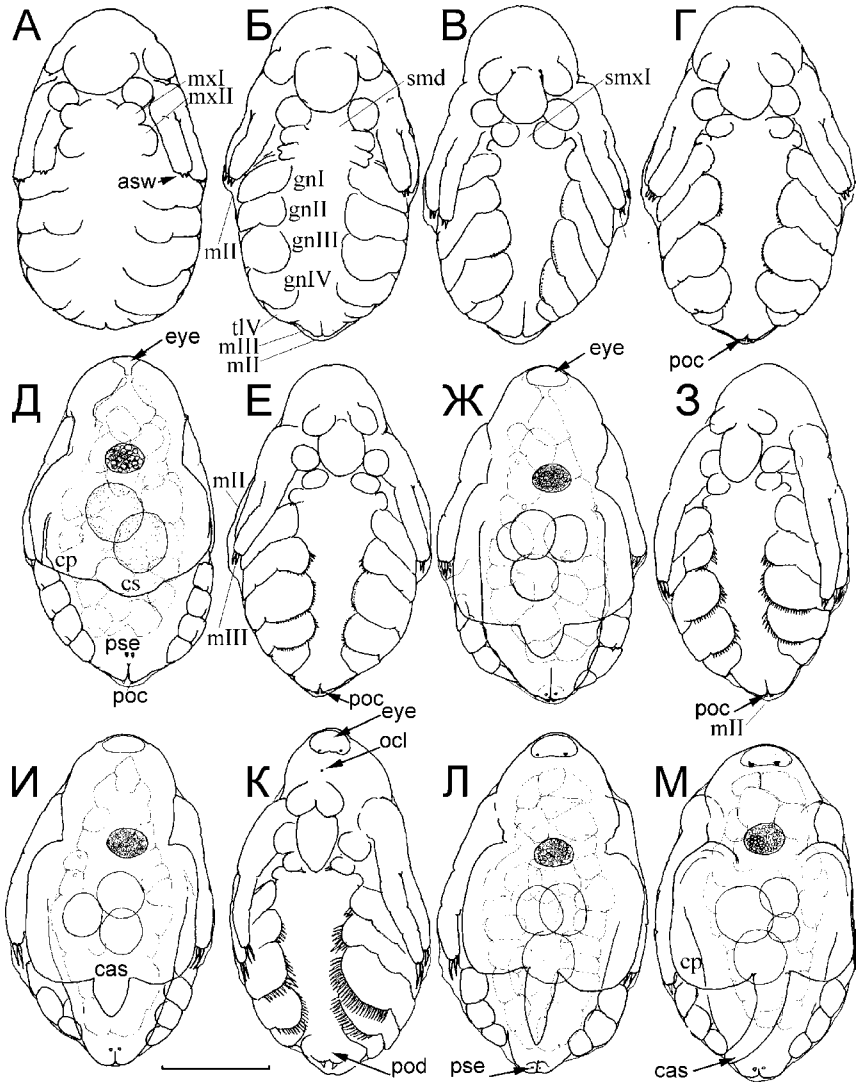


Рисунок 270. Эмбриональное развитие *Daphnia hyalina*:
А-В — 19, 20, 21 ч, эмбрион, вид с брюшной стороны; Г-Д — 22 ч, вид с брюшной и спинной стороны; Е-Ж — 24 ч, с брюшной и спинной стороны; З-И — 25 ч, с брюшной и спинной стороны; К-Л — 27 ч, с брюшной и спинной стороны; М — 30 ч, со спинной стороны. Масштаб: 0.1 мм.

сегмента. Борозда на задней части тела углубляется. В задней части тела вторая яйцевая оболочка (вторая мембрана по: Kotov, Boikova, 2001) отслаивается.

19 ч. (Рис. 270-А). Лабрум очень сильно разрастается и начинает вклиниваться между мандибулами. На антеннах II появляются зачатки апикальных щетинок ветвей и чувствительных щетинок при основании. Максиллы I и II на этой стадии одинакового размера. Появляется изначально маленький 5-й торакальный сегмент и торакопод V.

20 ч. (Рис. 269-Е; Рис. 270-Б). Лабрум выпячивается вверх, антенны I уже касаются его. Максиллы II двураздельные. Зачаток постабдомена (pd) начинает удлиняться. Вторая яйцевая оболочка сильно отслаивается не только на заднем конце тела, но и в районе концов антенн II.

21-22 ч. (Рис. 269-Ж-З; Рис. 270-В-Д). Общая форма тела сильно изменяется по сравнению с 19 ч. В передней части головы виден маленький зачаток глазной капсулы. Удлиненный лабрум вклинивается между мандибулами и достигает максилл I. Максиллы II сильно уменьшаются и начинают смещаться к периферии. Видно, что гнатобаза есть на первой торакальной конечности тоже (хотя она отсутствует у взрослых рачков). На торакоподах появляются крошечные бугорки — зачатки щетинок. Карапакс сильно разрастается, покрывает первую торакальную конечность. К этому времени на спинной стороне уже появляется зачаток хвостовой иглы (cas). Одновременно появляются зачатки постабдоминальных коготков (poc) и постабдоминальных щетинок (pse). Капля жира разделяется на две.

24 ч. (Рис. 270-Е-Ж). Глазная капсула округлой формы. Антенны I сближаются. Антенны II удлиняются, почти достигая 2-ого туловищного сегмента. Зачаток карапакса достигает 3-его сегмента. Хвостовая игла несколько вырастает. У эмбриона углубляется "шея" — перетяжка в районе мандибулярного сегмента. Имеется уже три-четыре крупные капли жира. Внешняя (вторая яйцевая) мембрана очень сильно отходит на заднем конце тела, видимо, это связано с подгибанием постабдомена на брюшную сторону (о нем можно судить по изменению положения зачатков плавательных щетинок при взгляде со спины или сзади).

25 ч.-26 ч. 30 м. (Рис. 270-З-И). Появляется глазок, но пигмента глаз еще нет. Постабдомен еще более вытягивается. Становится хорошо видно, что он начал подгибаться на вентральную сторону.

27-28 ч. (Рис. 270-К-Л; Рис. 272-А-Б). Глазной пигмент появляется в виде двух красных точек у заднего края глазной капсулы. Лабрум сильно вытягивается и вклинивается между максиллами I, достигает сегмента максилл II. Антенны I на вентральной поверхности головы соприкасаются. Антенны II начинают заворачиваться на брюшную сторону, видны членики ветвей. Щетинки на торакоподах уже относительно длинные. Раковинка растет, но еще быстрее растет хвостовая игла, она уже достигает 5-ой пары торакальных конечностей и загибается вбок.

29-30 ч. (Рис. 270-М; Рис. 271-А). Антенны как будто не помещаются во внешней оболочке. Карапакс выгибается вверх и даже вперед. Хвостовая игла вытягивается, достигает конца тела и начинает подворачиваться на брюшную сторону. Начинаются первые движения эмбриона, сначала в виде поджимания туловища с одной стороны (обычно той, куда подогнута игла), потом в виде "перистальтики" в средней части тела. Вскоре начинаются поочередные сокращения базальных члеников антенн II.

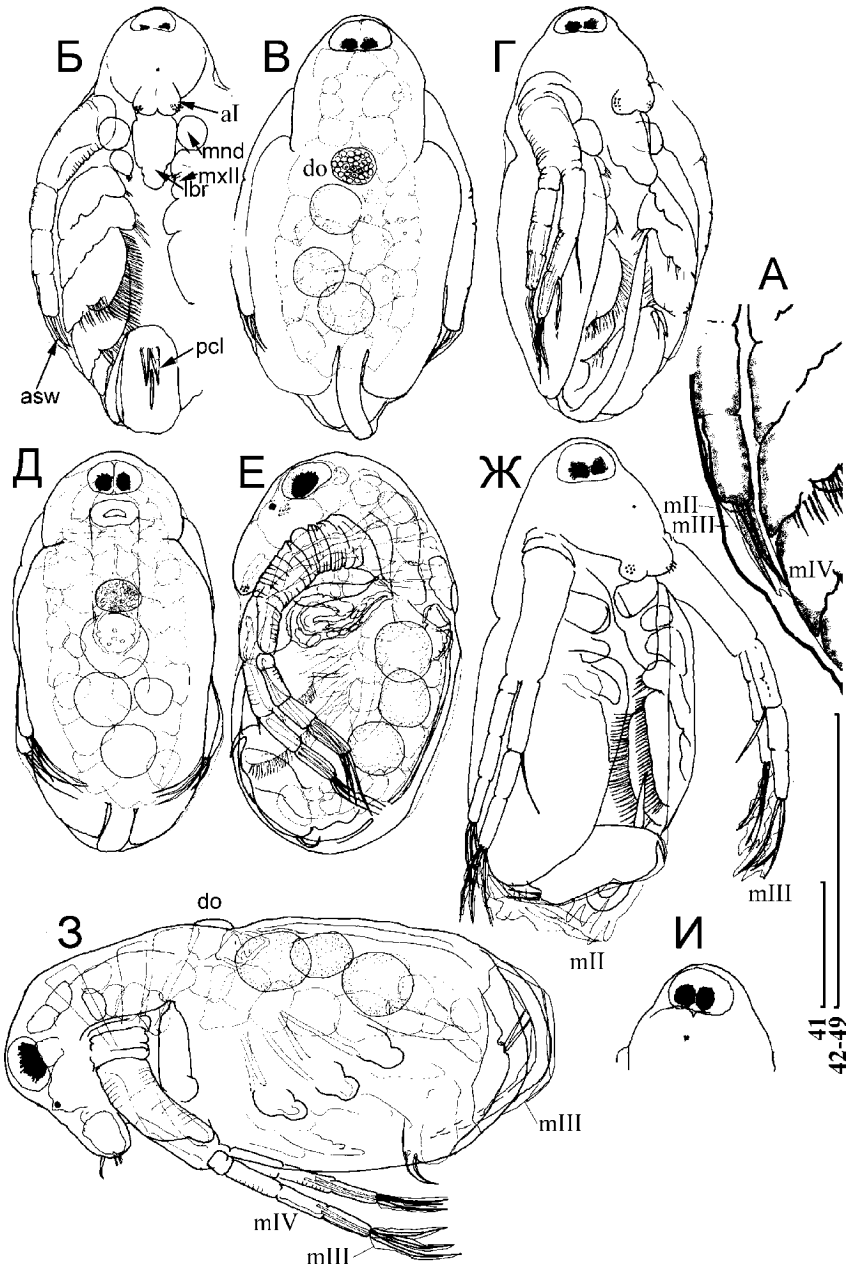


Рисунок 271. Эмбриональное развитие *Daphnia hyalina*:
А — 30 ч, боковая часть эмбриона; Б — 31 ч, вид с брюшной стороны; В-Г — 33 ч, со спинной и брюшной стороны; Д-Е — 35 ч, со спинной стороны и сбоку; Ж — 36 ч, с брюшной стороны; З — 39 ч, вид сбоку; И — 41 ч, голова. Масштаб: 0.1 мм.

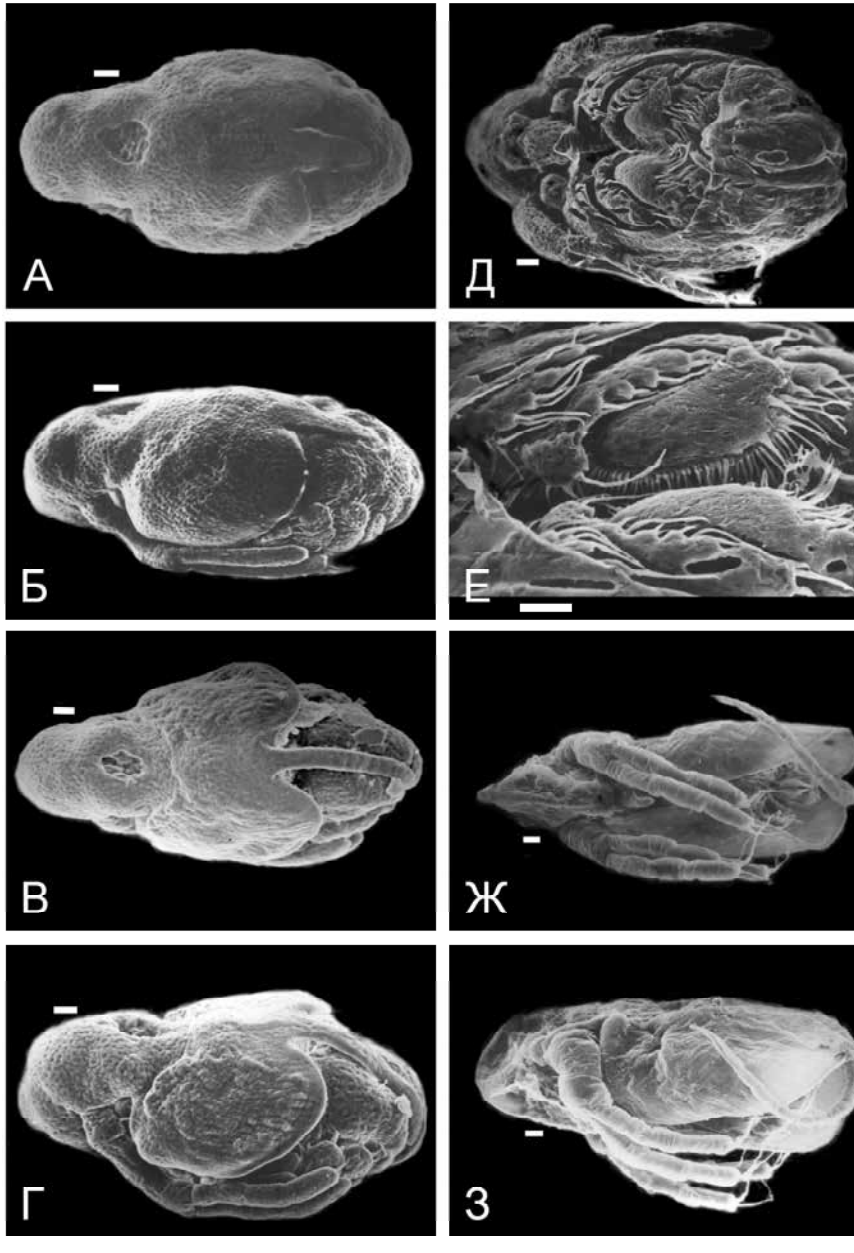


Рисунок 272. Эмбриональное развитие *Daphnia galeata*:
А-Б — 27 ч; В-Г — 31 ч; Д-Е — 36 ч; Ж-З — 45 ч. Масштаб: 0.1 мм.

К этому времени хорошо видно, что эмбрион уже покрыт тремя оболочками: сильно отслоившейся второй яйцевой оболочкой (второй мембраной по: Kotov, Boikova, 2001), занимающей на этой стадии внешнее положение, очень тонкой личиночной мембраной (третьей мембраной по: Kotov, Boikova, 2001), а также отслоившейся на концах антенн II и постабдомена следующей мембраной (четвертой мембраной по: Kotov, Boikova, 2001), повторяющей все контуры тела зародыша.

30-31 ч. (Рис. 271-Б; Рис. 272-В-Г). Примерно в это время у эмбриона синхронно происходит ряд существенных изменений морфологии. Основания антенн I сливаются, на них уже становятся видны эстетаски и чувствительные щетинки. Изменяется форма лабрума. Антенны II удлиняются, на них сильно удлиняются апикальные щетинки, и это происходит за счет их выворачивания. Максиллы II становятся почти незаметными. Постабдомен сильно подгибается на вентральную сторону, резко удлиняются зачатки коготков и плавательных щетинок, также за счет их выворачивания. Постабдомен начинает слабо дергаться назад. "Перистальтика" усиливается. Створки раковинки разрастаются и заворачиваются на брюшную сторону (возможно, за счет расправления). Хвостовая игла уже проникает на брюшную сторону и достигает там вершины постабдомена.

Все эти события, видимо, связаны с разрывом личиночной (третьей по: Kotov, Boikova, 2001) мембраны, хотя прямо наблюдать его не удалось в связи с ее тонкостью. При этом внешняя вторая яйцевая оболочка не разрывается.

33 ч. (Рис. 271-В-Г). Пятна глазного пигмента сильно разрастаются. Лабрум начинает шевелиться (может быть, это отражение начала насасывания воды через рот). Антенны II сильно выгибаются, они прижаты в дистальной своей части под мембраной, а базальная их часть дергается. Хвостовая игла почти дорастает до лабрума. Видны чехлики отслоившейся личиночной (третьей) мембраны на лабруме и мандибулах. Начинаются медленные движения постабдомена, но их амплитуда мала. В это время или чуть позже (у разных эмбрионов) начинаются первые биения сердца и перистальтика кишечника. На внешней оболочке (второй мембране) начинают селиться эпибионтные бактерии — это, возможно, означает, что она уже отторгается.

35ч. 30 м. (Рис. 271-Е). Хвостовая игла еще более удлиняется, у многих эмбрионов упирается в лабрум. Эмбрион активно насасывает воду через рот (это предполагает, что внешняя мембрана уже разорвана или в ней достаточно пор для прохода воды).

36 ч. (Рис.271-Ж; Рис. 272-Д-Е). Судорожными движениями антенн и постабдомена эмбрион снимает вторую яйцевую оболочку и большую часть личиночной (третьей) мембраны (которая, видимо, уже была надорвана). Передний конец тела освобождается от последней, освобождаются антенны II, они уже имеют полный набор щетинок. Меняется форма головы и рострума. Туловищный отдел остается покрытым чехлом личиночной мембраны. Створки раковинки почти сходятся на брюшной стороне тела. Видны зубчики на постабдомене.

36 ч. 20 м. После сброса оболочек эмбрион на время почти полностью "замирает". Через 15-20 минут начинают подергиваться мандибулы, они повернуты друг к другу молярными поверхностями, на последних видны диагонали. Вскоре начинают дергаться максиллы I, затем II, затем тора-

кальные конечности. Сердце бьется неритмично. Глаза большие, но еще не слиты.

38-41 ч. (Рис. 271-З-И). Освобождается туловищный отдел, с задней части тела спадает чехол третьей мембраны, вопреки мнению Бэррила и Хэндерсон (Berril, Henderson, 1972), полагавших, что торакоподы *Daphnia* осво-

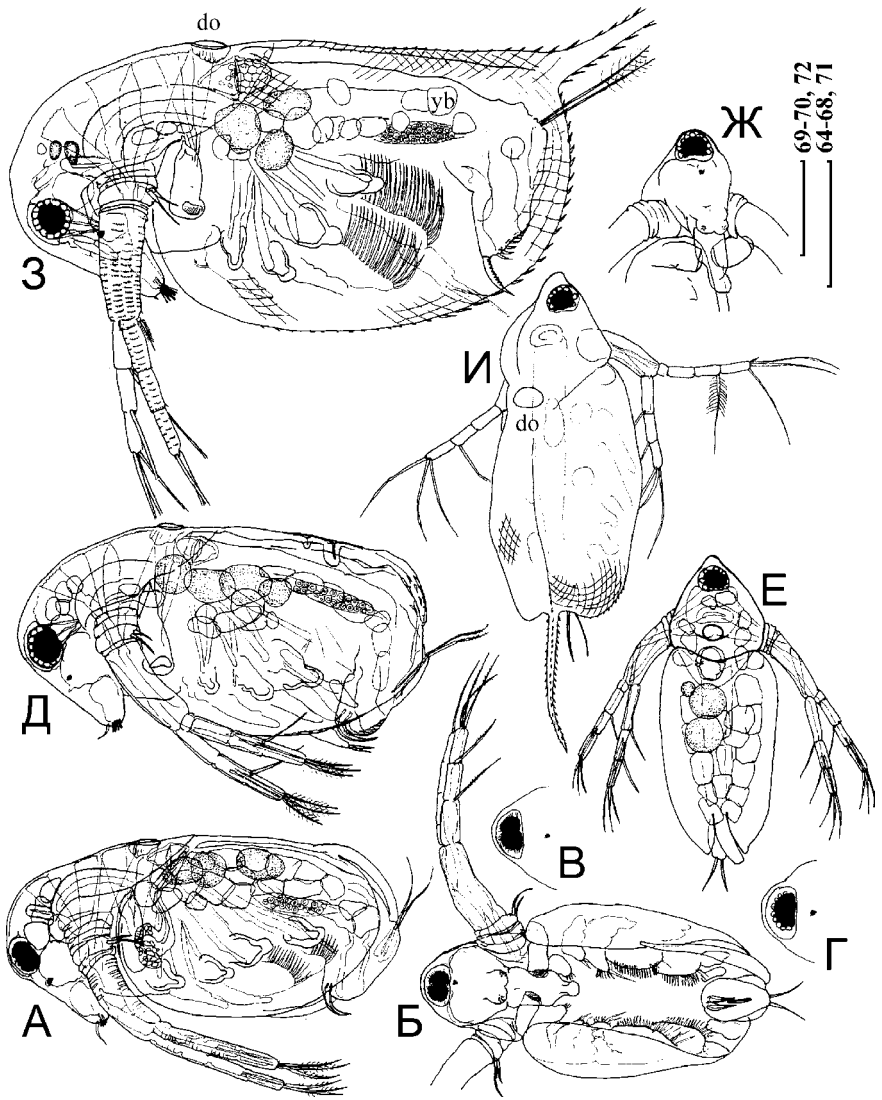


Рисунок 273. Поздний эмбрион и ювенильная самка I-ого возраста *Daphnia hyalina*: А-Б — эмбрион, 44 ч; В-Г — голова эмбриона, 46 и 50 ч; Д-Ж — эмбрион, 51 ч; З-И — ювенильная самка I-ого постэмбрионального возраста, 53 ч. Масштаб: 0.1 мм.

бождаются только по выходу из выводковой сумки. Однако выворачиваются только щетинки постабдомена, никаких признаков линьки в передней части тела нет. Поэтому это не линька, а лишь окончательное освобождение остатка ранее сброшенной мембраны, ущемлявшей тело. Раковинка доходит до конца тела. Все конечности подергиваются, но ритмичных движений нет, как и ритмичных сердцебиений. После линьки эмбрион поднимает антенны II.

42-52 ч. (Рис. 272-Ж-З; Рис. 273-А-Ж). В течение этого времени происходит уменьшение объема желтка в эмбрионе, слияние двух пятен пигмента глаз, рост раковинки, формирование ритмичности движений торакальных конечностей. При этом облик зародыша меняется слабо.

52 ч. 30 м. Выход эмбриона из выводковой сумки. Вышедший эмбрион начинает немедленно делать прелиночные движения: судорожно бьет антеннами II, торакальными конечностями и постабдоменом и насасывает воду через рот. Почти немедленно за выходом из выводковой сумки следует сброс четвертой мембраны. Эта линька завершает эмбриогенез.

Начало первого постэмбрионального возраста. В ходе линьки по выходу из выводковой сумки животное сильно увеличивается в размере и приобретает дефинитивную форму (Рис. 273-З-И). Однако у рачка первого ювенильного возраста сохраняется дорсальный орган — эмбриональная структура. Также у новорожденной особи в значительном количестве имеется желток, он располагается вокруг кишки и гонад в массе, гранулы присутствуют и в других частях тела, что отмечалось ранее (Esslová, 1959).

4.3. Формирование головных и торакальных конечностей на примере *Eurycercus lamellatus*

"Науплиальные" конечности. Все "науплиальные" конечности (антенны I, II и мандибулы), как и все последующие головные и торакальные придатки, закладываются как парные поперечные борозды по границам соответствующих сегментов (Рис. 274). Первоначально элементы одной пары далеко разнесены, впоследствии они начинают смещаться навстречу друг другу на брюшную поверхность зародыша.

Антенны I появляются в виде маленьких поперечных борозд на боковых поверхностях зародыша (это происходит уже после появления первых следов антенн II). Отметим, что они закладываются не ранее других придатков и тем же способом как и все остальные, негомологичные им придатки по теории первичной гетерономии (здесь не обсуждаемой). По ходу развития зародыша антенны I со временем вытягиваются (при этом их дистальные концы отгибаются от поверхности тела в стороны), постепенно смещаются на вентральную сторону головы и сближаются, у зрелого эмбриона в итоге оказываясь впереди лабрума в непосредственной близости одна от другой.

Появление на боковых поверхностях зародыша борозд будущих антенн II является первым заметным внешним проявлением идущей сегментации. Борозды быстро увеличивают протяженность, распространяясь на брюшную и, в меньшей степени, на спинную сторону, их дистальные части становятся двуветвистыми, и лишь потом базальный сегмент придатка отделяется от каждой ветви неглубокой перетяжкой. Примерно в период

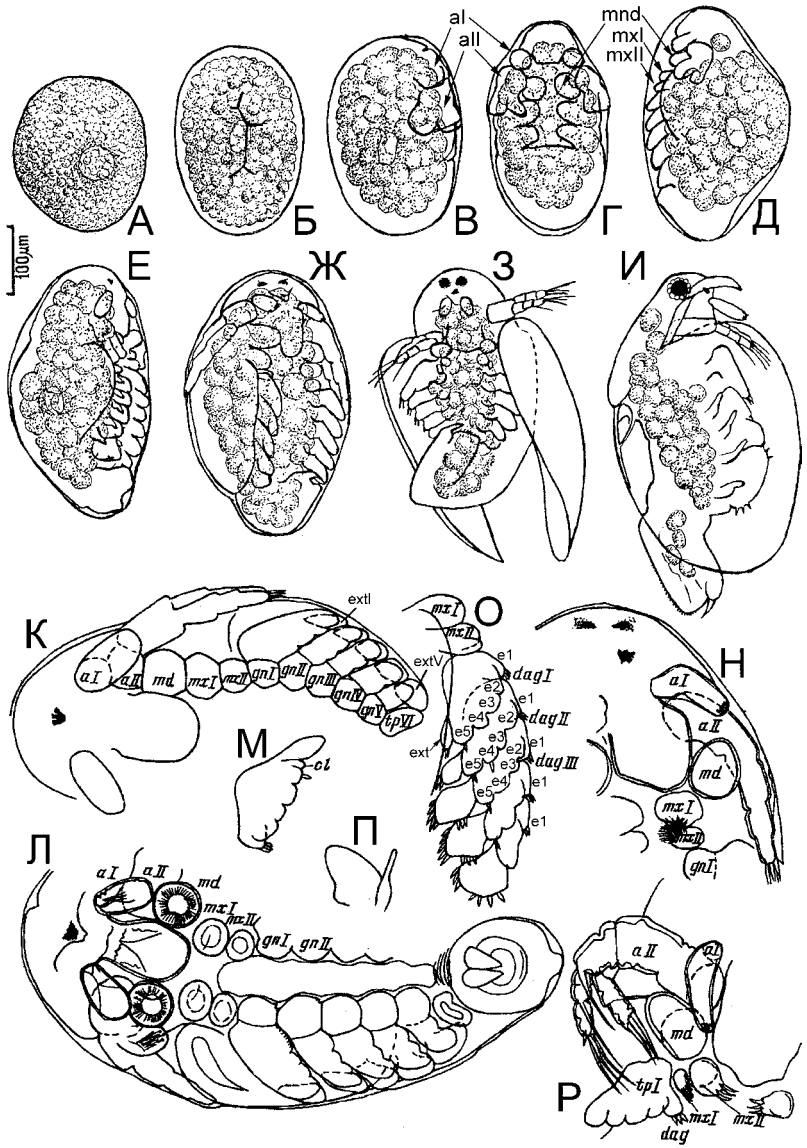


Рисунок 274. Сверху: Некоторые стадии эмбрионального развития *Eurycercus lamellatus*: А — яйцо до начала морфогенеза; Б — дробление; В — дифференциация головных конечностей; Г — стадия с двумя торакальными сегментами; Д — завершение сегментации грудного отдела; Е — закладка глазка; Ж — закладка глаз; З-И — поздний эмбрион 4-ого возраста. Масштаб: 0.1 мм. Снизу: Развитие головных и торакальных придатков у эмбриона *Eurycercus lamellatus*: К-Л — эмбрион в период закладки глазка; М — торакопод I самца; Н — система максилл эмбриона; О — торакоподы в период закладки глаз; П — торакопод VI; Р — поздний эмбрион 4-ого возраста. Не в масштабе.

сегментация груди антенны I и II постепенно становятся цилиндрическими в сечении. Следы членистости ветвей антенн II проявляются лишь примерно одновременно с закладкой глазка и глаз.

Появление мандибул немного отстаёт по времени от дифференцировки первых двух пар "науплиальных" конечностей, как у большинства Branchiopoda (Benesh, 1969; Schram, 1986). Мандибулы не проявляют следов двуветвистости ни на какой фазе развития. Их зачатки формируются не на боках зародыша, как в случае с передними придатками, а изначально на брюшной стороне. Вскоре дифференцируется зачаток лабрума и начинается сегментация пост-мандибулярной части зародыша, при этом, в результате обособления максиллярной зоны становится различимой задняя граница головы. На этой стадии мандибулы сильно вдвигаются в пространство между антеннами II.

Рост эмбриона не сопровождается ростом мандибул, поэтому их относительный размер уменьшается. С ними не происходит примечательных трансформаций, они лишь разворачиваются дистальным концом в вентральном направлении и раздвигаются в стороны вследствие того, что лабрум, разрастаясь, вклинивается между ними. У мандибул зародыша четвертого возраста имеется развитая молярная поверхность.

Максиллы I и II. Максиллярная зона обособляется вскоре после дифференцировки мандибул. При этом на ранних этапах ее существования разделение ее на сегменты незаметно, и зачатков максилл I и II на ней еще нет. Даже в период начала сегментации груди, когда практически одновременно происходит появление борозд задних границ первого и второго торакальных сегментов, никаких следов разделения максиллярных сегментов и самих максилл на этой стадии все еще нет.

Две пары максилл появляются лишь одновременно с закладкой 3-4-ой пар торакальных конечностей, имеют приблизительно равный размер, лежат плотно друг к другу, тесно примыкают к мандибуле и основанию торакопода I.

Ряд антенны I и II – мандибулы – максиллы I и II – гнатобазы торакоподов. Интересную картину можно наблюдать в период закладки глазка, когда на торакальных конечностях уже выделены экзоподиты и гнатобазы (Рис. 274-К-Л). Хорошо заметен единый ряд: основания антенн I и II – мандибулы – максиллы I и II – гнатобазы торакальных конечностей. Создается ощущение, что эти части произошли из некой единой полосы эмбрионального материала. Таким образом, мандибулам и максиллам в этом ряду соответствуют гнатобазы торакопода. При этом, если у гнатобаз имеются боковые "лопасти" (зачаток остальной части торакальной конечности), то у мандибул и максилл I и II таких "лопастей" нет. Отметим, что максилла II на этой стадии уже немного уменьшена по сравнению с максиллой I.

Вскоре наблюдается распад ряда антенны – максиллы – гнатобазы. Весьма примечательна рассеченность тела максиллы II на этой стадии (Рис. 274-О), возможно, что в образовавшейся впадине открывается проток максиллярной железы. На следующей стадии, в самом начале формирования двух глаз, максиллы вторые еще более уменьшаются и приобретают систему сетул (Рис. 274-Н). В дальнейшем максиллы I и II смещаются в пространство между первой парой торакоподов, при этом, максиллы вторые располагаются между максиллами первыми и торакальными конечностями (Рис. 274-Р). Ось антенны – мандибулы – максиллы сильно изгибает-

ся. У зародыша 3-4 возраста максиллы II теряют опушение и в конце концов полностью редуцируются.

Торакальные конечности. Следы сегментации груди прослеживаются лишь на ранних этапах морфогенеза. Закладка торакальных конечностей происходит несколько позже обособления сегментов груди. Внутри груди эмбриона под оптическим микроскопом различимы контуры сомитов. Их формирование идет спереди назад, постепенно охватывая большую часть торакоабдоминального зачатка. Под покровами закладываются зачатки ("buds of limbs" по: Manton, 1977; Schram, 1986) в виде парных поперечных валиков в задней части сомита. На брюшной поверхности зародыша задний край сегмента выпячивается над разрастающимися мезодермальными лентами в задне-брюшном направлении, формируя край (будущий внутренний) торакальной конечности эмбриона.

К концу обособления последних сегментов на передних парах торакоподов уже выделяются гнатобазы. Гнатобаза I несколько меньше, чем на более задних парах торакоподов. Именно из нее происходит впоследствии так называемый "максиллярный придаток" торакопода I взрослого животного (Рис. 274-P). На ранних этапах формирования торакальных конечностей никаких особых отличий в строении торакоподов I, II и III самки не наблюдается, поэтому ниже рассматривается общая схема их формирования. Вскоре после обособления гнатобаз на лопастях торакальных конечностей выделяются экзоподиты. Процесс их дифференциации начинается с торакопода I и постепенно распространяется назад. Экзоподит на этой стадии выглядит как небольшая доля, сидящая далеко от основания торакальной конечности на ее лопасти; размер экзоподитов увеличивается от торакопода I к более задним парам. На внутреннем крае начинают формироваться отдельные лопасти, малые эндиты, число которых различно на разных торакальных конечностях. Эпиподитов и преэпиподитов на этой стадии еще не видно, если они и есть, то весьма небольшие. На торакоподе VI экзоподит и гнатобаза изначально не выражены.

Как и в случае с головными придатками, закладка торакальных конечностей и ранние этапы их развития у представителей Anomopoda незначительно отличаются от таковых у более примитивных Branchiopoda. Не наблюдается никакой изначальной разницы в закладке простых эндитов в их проксимальной и дистальной части торакопода. Похожая картина описана для филлоподий *Artemia* (Benesch, 1969) по сериям срезов. У Anostraca на ранних этапах невозможно говорить о "дистальном" положении экзоподита и эндоподита, будущих потенциальных гомологов ветвей двуветвистой конечности, они совершенно не отличаются от прочих бугорков на лопасти торакальной конечности. Как и в случае с другими Branchiopoda (Anderson, 1967; Benesch, 1969; Fryer, 1983), у Anomopoda в первую очередь развивается задний (будущий внутренний) край торакопода.

Торакальные конечности в период формирования глаз (Рис. 274-O) уже несут бугорки зачатков щетинок, систему которых нельзя изучить, так как в этот период развития отпрепарировать отдельную конечность еще не удается, а эмбрион недостаточно прозрачен. Однако вскоре отдельные щетинки разглядеть уже можно, например, элементы дистального вооружения гнатобазы (Рис. 274-O). Щетинки экзоподита на этой стадии различимы хорошо, заметна существенная разница между экзоподитами I-II и

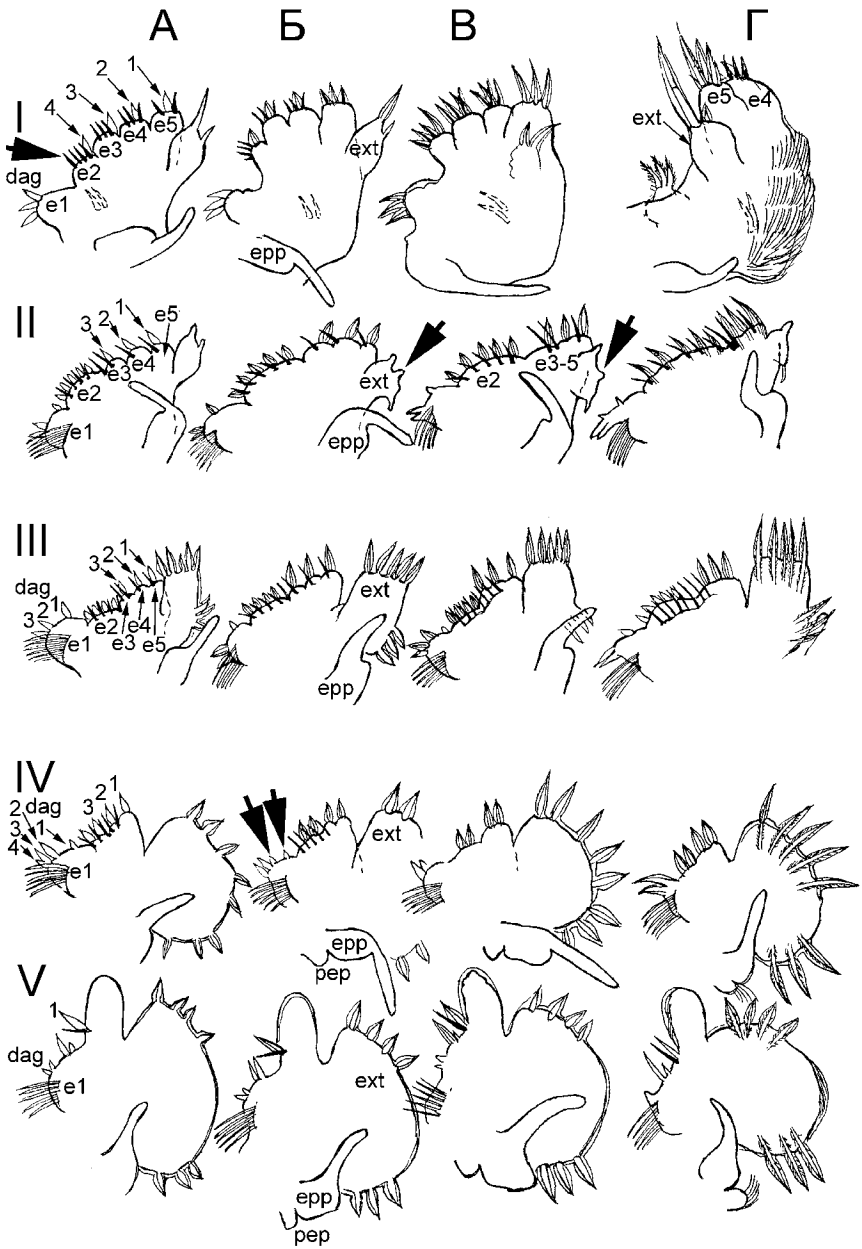


Рисунок 275. Развитие головных и торакальных придатков у эмбриона *Eurycercus lamellatus*:
А-Г — последующие стадии развития позднего эмбриона. Римскими цифрами помечены номера тораконодов, стрелками помечены щетинки, отсутствующие у взрослого животного.

III-V. Первые упрощены и несут только по две щетинки, на вторых имеется по семь-восемь щетинок, организованных в две группы: дистальные и латеральные. Экзоподиты III-V на ранних этапах формирования торакальных конечностей гораздо более сходны, чем у взрослого животного.

На задней части лопасти торакальной конечности эндиты очень хорошо различимы: на торакоподах I-III их по четыре (помимо гнатобазы), на IV — три, а на V — два (Рис. 274-O). У будущих самцов на торакоподе I заметна еще одна маленькая доля между экзоподитом и наиболее дистальным из малых эндитов (Рис. 274-M: cl). Это будущий хватательный придаток самца, закладывающийся на столь ранних стадиях. Хватательный придаток не гомологичен щетинке, как и предполагалось ранее (Смирнов, 1971a).

Начало закладки глаз маркирует зародыши, покровы которых уже достаточно прочны для того, чтобы отделить его конечности и изучить их отдельно (Рис. 275). Экзоподиты в ходе развития изменяются слабо, заметно лишь увеличение их размеров. Интерес представляет зачаток третьей щетинки на экзоподите торакопода II, отсутствующей у взрослого рачка. Это свидетельство его упрощенности по сравнению с предковыми формами. Без особых изменений проходит развитие эпиподитов и преэпиподитов.

Наибольшее внимание следует уделить развитию внутренней части торакальной конечности, особенно важной для понимания филогении Anomopoda. На ранних этапах формирования торакоподов видна единая схема ее вооружения. Отдельные эндиты маркированы маргинально сидящими на них щетинками переднего ряда. Их продолжением на гнатобазе являются щетинки ее дистального вооружения. Более медиально, на внешней стороне торакальной конечности, располагаются будущие щетинки заднего ряда. Их продолжение на гнатобазе — фильтрующий веер щетинок. На этом раннем этапе последние не различаются по своей форме, положению на крае торакальной конечности; среди зачатков щетинок, присутствующих в дефинитивном состоянии, имеется несколько зачатков, которые каким-либо щетинкам у взрослого животного не соответствуют (Рис. 275: помечены стрелками).

В характере вооружения отдельных эндитов торакоподов Anomopoda разных семейств есть явные закономерности. На дистальной части торакоподов I-IV обязательно имеется несколько малых эндитов, несущих всего по одной жесткой щетинке (помеченных арабскими цифрами, как и в случае взрослых животных в главе 3). Таких эндитов три на торакоподах I-III, и, видимо, два на торакоподе IV, и всего один — на V. Между ними и гнатобазой лежит более крупный базальный эндит (в случае торакоподов I-III это e2), число щетинок на котором сильно различается на разных парах (на этом эндите торакопода V щетинки отсутствуют). Число щетинок заднего ряда как на базальном, так и на серии дистальных эндитов не всегда совпадает с числом закладок щетинок переднего ряда.

Малые дистальные эндиты у *Eurycercus* на более поздних стадиях сливаются в единую лопасть и прирастают к разросшемуся базальному эндиту, образуя вторично слитую внутреннюю часть торакальной конечности. Этот процесс охватывает торакопод I в меньшей степени, именно поэтому у Eurycercidae и Chydoridae он более сходен с таковым у Daphniidae, чем конечности других пар.

Развитие вооружения дистальной части гнатобазы также проходит по одной схеме на различных торакоподах. На поздних этапах эмбриогенеза

видно, что на всех торакальных конечностях (за исключением I) на вершине гнатобазы закладывается четыре щетинки переднего ряда. Достаточно рано от группы щетинок дистального вооружения отделяется один элемент (Рис. 275-II, III, IV: 1), смещающийся несколько дистально. Из него на торакоподах III и V развиваются сенсиллы. Таким образом, сенсилла является частью вооружения гнатобазы и маркирует у взрослого животного ее границу. На торакоподе II в дефинитивном состоянии имеется зачаток, гомологичный сенсилле, на торакоподе IV не сохраняется и следов от нее, однако, на ранних стадиях в составе дистального вооружения гнатобазы имеется также четыре элемента. Три другие щетинки на всех этих конечностях в ходе развития зародыша сближаются, после чего их судьба различается на разных торакоподах: на торакоподе II они сохраняются все, а на других парах либо также сохраняются, либо частично редуцируются.

На гнатобазе торакопода I на самой ранней стадии, на которой только возможен подсчет числа передних щетинок, их три. Однако нет полной уверенности в том, что не закладывается большее число элементов. Поэтому, возможно удастся гомологизовать отдельные щетинки дистального вооружения гнатобаз разных пар, как это сделано для внутреннего края торакальной конечности и экзоподитов (Смирнов, 1971а). Отметим, что именно эта часть торакальной конечности соответствует максилле I, на которой у взрослого животного также имеется четыре щетинки.

4. 4. К вопросу о тагмозисе Anomopoda и гомологизации их конечностей

Экономия зародышевого материала при формировании головных конечностей. В развитии представителей специализированного отряда Anomopoda отмечены общие черты и некоторые отличия от такового других Branchiopoda. В целом схема закладки конечностей у Anomopoda та же, что и у крупных Branchiopoda, но пропорции конечностей другие: у эмбрионов Anomopoda относительный размер "науплиальных" конечностей и лабрума значительно меньше. Уже вскоре после вылупления из яйца, у личинки крупных Branchiopoda конечности участвуют в питании (Fryer, 1983). Относительный размер конечностей у метанауплиуса Anostraca значительно больше, чем у взрослого животного. Зачатки придатков эмбриона, в отличие от конечностей личинки, не выполняют каких-либо функций до окончания развития, поэтому у них придатки не столь развиты на стадиях, соответствующих личиночным стадиям крупных Branchiopoda.

У Anomopoda активно работающие конечности требуются взрослому животному лишь после выхода из выводковой сумки. Поэтому для эмбриона Anomopoda экономичнее, в отличие от личинок крупных Branchiopoda, не развивать антенны, мандибулы, лабрум на ранних стадиях развития. Напротив, зачаток пост-мандибулярной части тела (Рис. 276; Рис. 277-Б-В) у них занимает бóльший относительный объем, чего не может себе позволить свободноплавающий науплиус.

Различия в компоновке головных сегментов. Деградация максилл II у *Bosmina* (Рис. 276-А-В) проходит по той же схеме, что и у *Eurycercus* (Рис. 278-В-Г). Напротив, у эмбрионов *Daphnia* и *Simocephalus* она происходит значительно быстрее, чем у первых двух животных и по несколько другой

схеме (Рис. 276-Г-Е). Максиллы I смещаются в пространство между торакоподами I, а максиллы II остаются в одном ряду с гнатобазами. До полной деградации максилл II, которая происходит еще до закладки глаз, они не меняют расположения. Аналогично упрощаются максиллы II у *Moina*, но их остатки различимы и у взрослого животного (Grobben, 1879).

Перемещения максилл II и других придатков в ходе эмбриогенеза есть отражение проходящих процессов перекомпоновки сегментов головы, "наползания" материала одних сегментов на поверхность других сегментов. Выявленные различия свидетельствуют о том, что процесс перекомпоновки (компактизации) головы (начавшийся у предковых Branchiopoda в связи с уменьшением размеров тела) продолжался эволюционно независимо в линиях Chydoridae — Bosminidae и Daphniidae — Moinidae.

Закладка максилл II. Считалось, что у Anomopoda во взрослом состоянии максиллы II отсутствуют (Fryer, 1963) и специальных попыток выявить их закладку не делалось. На относительно подробных рисунках, иллюстрирующих развитие *Daphnia* (Kaudewitz, 1950, Esslová, 1959), у которых отсут-

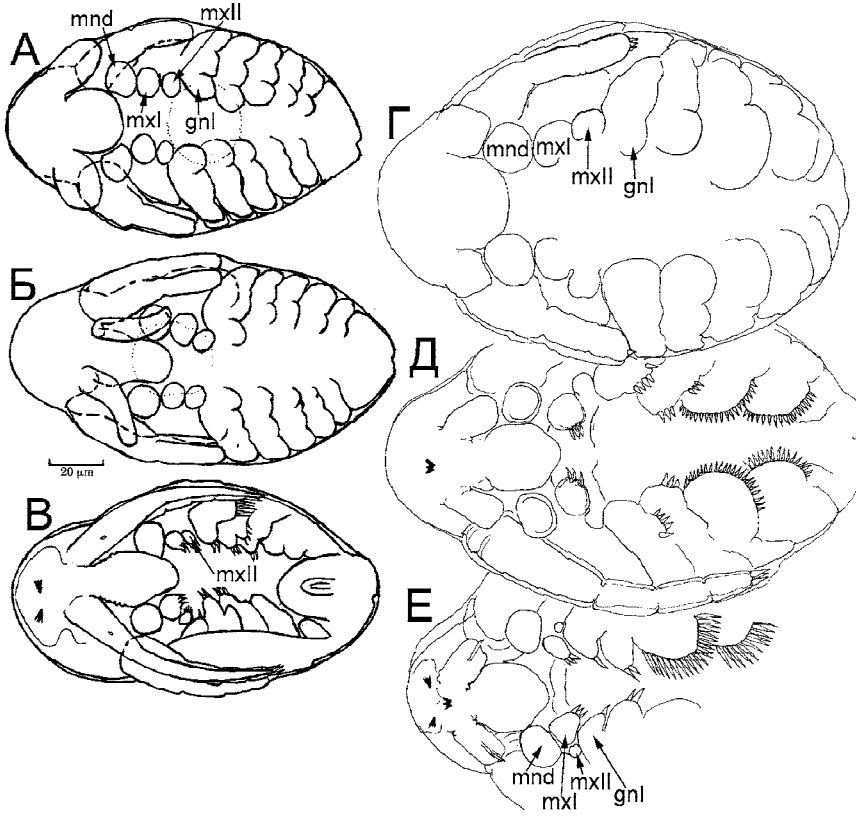


Рисунок 276. Последовательные стадии развития эмбрионов Anomopoda:
А-В — *Bosmina longirostris*; Г-Е — *Simocephalus vetulus*. Не в масштабе.

ствуют во взрослом состоянии максиллы II и максиллярные придатки первых пар торакальных конечностей, максиллы II не были указаны и для эмбрионов.

Однако же закладка максилл II отмечена у эмбрионов всех изученных Anomopoda (*Daphnia galeata*, *D. hyalina*, *D. magna*, *Simocephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni* и др.) и Ctenopoda (*Sida crystallina* и *Diaphanosoma brachyurum*) (Котов, 1995а; Kotov, 1996a, Kotov, Boikova, 1998, 2001). Отметим также, что анализ старых работ привел нас к находке рисунков эмбрионов *Daphnia* и *Ilyocryptus* с адекватно проиллюстрированными и даже специально обозначенными максиллами II, сделанных еще в конце XIX века Герриком (Herrick, 1884; Herrick & Turner, 1895) и не принятых во внимание последующими авторами.

Закладка карапакса. Закладка карапакса у эмбрионов Anomopoda сильно отстает от дифференцировки науплиальных сегментов (антенн I, антенн II и мандибул), примерно совпадая по времени с началом формирования торакальных конечностей. Карапакс закладывается как парный вырост задней части головы, первоначально более выраженный на боковых сторонах зародыша. В его формировании явно участвует материал сегмента максилл II. Однако помимо мощного вздутия в задней части головы, у эмбрионов иногда наблюдается менее выраженное вспучивание чуть впереди от этой складки. Возможно, что материал сегмента максилл I также может частично принимать участие в формировании карапакса. В ходе развития заро-

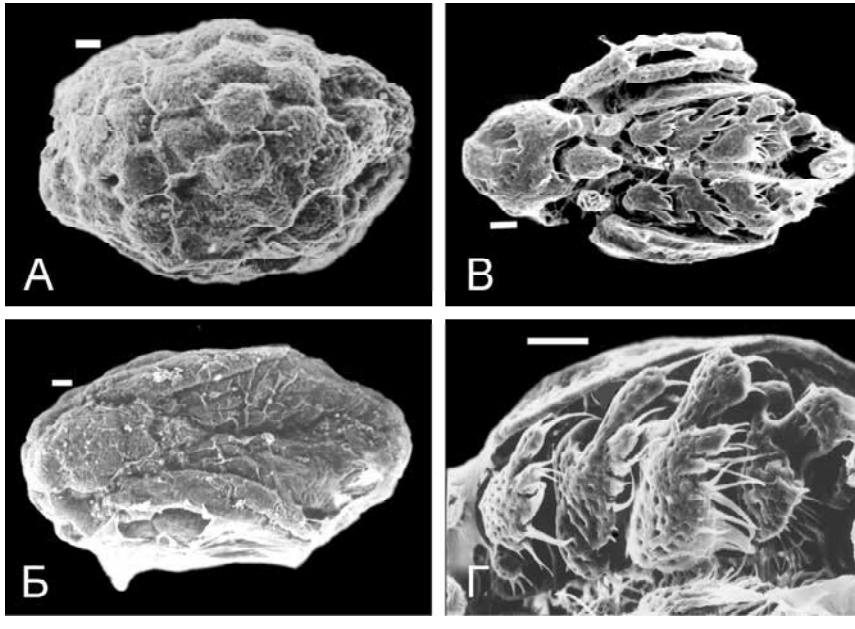


Рисунок 277. Эмбрионы различных Anomopoda: А-Б — *Simocephalus exspinosus,* первый и третий эмбриональный возраст; В-Г — *Ceriodaphnia reticulata*, третий возраст (внешние мембраны искусственно удалены) и торакальные конечности на этой стадии. Масштаб: 0.01 мм.

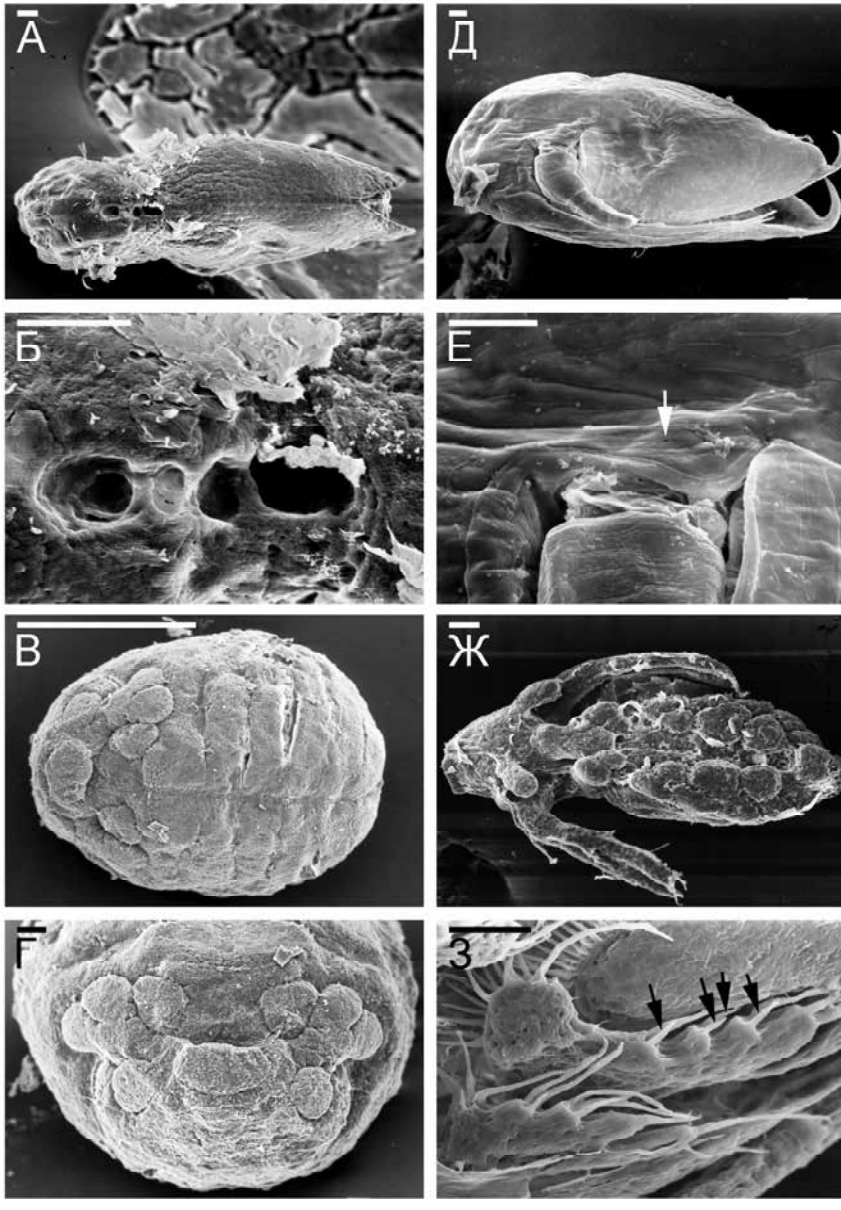


Рисунок 278. Эмбрионы Anomopoda:
А-Б — *Oxyurella singalensis*, поздний эмбрион, вид со спины и спинные поры; В-Г — *Eurycercus longirostris,* эмбрион на стадии дифференциации торакоподов, вид с брюшной стороны и спереди; Д-Е — *Bosmina liederi*, поздний эмбрион и его латеральная головная пора; Ж — *Moinidaphnia macleayi*, поздний эмбрион; З — *Daphnia galeata*, поздний эмбрион, эмбриональные щетинки на торакоподе II, помечены стрелками. Масштаб: В — 0.1 мм; А-Б, Г-З — 0.01 мм.

дыша наблюдается постепенный рост складки карапакса, резкое удлинение карапакса происходит после сброса второй яйцевой мембраны.

Разница в размерах торакальных сегментов у Daphniidae-Moinidae при их закладке. У эмбриона *Eurycercus* (Рис. 274; Рис. 278-В) и *Bosmina* (Рис. 276) грудные сегменты при их закладке имеют приблизительно одинаковую ширину, только шестой сегмент изначально (если имеется) закладывается несколько меньшим, чем предыдущие.

Напротив, у эмбрионов *Daphnia* и *Simocephalus* (Рис. 277-Г-Д) грудные сегменты III-IV изначально крупнее (= имеют большую протяженность) сегментов I-II. Аналогичным образом сегменты закладываются и у *Moina* (см. иллюстрации Гроббена (Grobben, 1879)) и *Moinodaphnia* (Рис. 279-Ж). Закладка последующего торакального сегмента с размером, бóльшим, чем у предыдущего — уникальный случай среди Branchiopoda.

Закладка гнатобаз торакальных конечностей I, III-IV в линии Daphniidae — Moinidae. Как было показано на примере *Eurycercus*, так называемый максиллярный отросток на основании торакопода I у этого животного, как и многих других Chydoridae, макротрицидоподобных Anomopoda и *Bosmina* — это дериват гнатобазы I. При этом закладка гнатобазы I наблюдается и у эмбрионов Daphniidae—Moinidae, однако, у взрослых рачков эта часть конечности редуцирована.

С другой стороны, проксимальные части торакоподов III-IV Daphniidae—Moinidae представляют собой большие нерасчлененные доли, которые, как полагал Кэннон (Cannon, 1933), есть продукты слияния гнатобазы и прилегающих к ней эндитов. Однако мое исследование продемонстрировало, что эти доли представлены лишь сильно разросшимися гнатобазами, как предполагал Фрайер (Fryer, 1991b).

Статус дистальных лопастей на торакоподах I и II. Если большая дистальная доля на торакоподах III-V явно соответствует экзоподиту, это соответствие для торакоподов I и II вызывало сомнения. В частности, таковая доля на первой паре торакоподов Chydoridae и макротрицидоподобных рачков просто называлась внешней дистальной долей (= outer distal lobe) (Fryer, 1963, 1968, 1974; Smirnov, 1992b, 1996a; Alonso, 1996; Dumont, Silva-Briano, 1998). У Daphniidae эта доля рассматривалась как экзоподит (Dumont, Pensaert, 1983; Глаголев, 1986; Alonso, 1996), или такая гомология признавалась неочевидной (Орлова-Беньковская, 1993, 1996). Старые авторы (Claus, 1876; Lund, 1870), работавшие еще до появления концепции двуветвистой конечности ракообразных, также не гомологизовали эту долю на торакоподах II-IV с экзоподитом (проходившим у них под другими названиями).

Мое исследование развития торакальных конечностей Anomopoda в эмбриогенезе, а также работы Шиги и др. (Shiga et al., 2002) значительно прояснили ситуацию. У эмбрионов разных Anomopoda на определенных стадиях развития ясно видно, что эта лопасть как у Daphniidae (Рис. 277-В-Г), так и Chydoridae—Macrothricidae явно соответствует экзоподиту последующих торакоподов. Однако у некоторых Anomopoda на торакоподе I имеется еще один остаток экзоподита — так называемая дополнительная внешняя щетинка (см. главу 3).

На дистальной части торакопода II также имеется лопасть, являющаяся экзоподитом. Особенно наглядно статус дистальных лопастей на торакальных конечностях I-II пар виден при исследовании экспрессии гомеобоксных генов у эмбрионов (Shiga et al., 2002).

Возможность гомологизации отдельных эндитов и их вооружения на торакальных конечностях Anomopoda разных семейств. Проблемы гомологизации вооружения внутреннего края торакальной конечности связаны с тем, что первичные малые эндиты, столь хорошо различимые на филлоподиях крупных Branchiopoda, у многих Anomopoda (Chydoridae, Macrothricidae, Bosminidae, Ilyocryptidae), на некоторых парах торакоподов слиты. Поскольку на торакоподе I у большинства Anomopoda (кроме Bosminidae и Ilyocryptidae) отдельные эндиты хорошо заметны и в дефинитивном состоянии, то с гомологизацией частей этой конечности у представителей разных семейств возникает меньше всего проблем (Smirnov, 1966; Глаголев, 1986). Напротив, на торакоподах II-IV Chydoridae и близких к ним семейств во взрослом состоянии отдельные эндиты не выражены.

Однако внутренняя часть торакальной конечности у Anomopoda разных семейств закладывается всегда как серия лопастей (эндитов), весьма хорошо заметных и на более поздних стадиях развития эмбриона. Этот открывает путь для подробного, по-эндитного сравнения аналогичных пар их торакальных конечностей, что будет сделано в главе 7.

Два ряда щетинок на внутреннем крае торакальной конечности. Наблюдения за эмбриогенезом Anomopoda разных семейств подтвердили мнение о том, что на внутреннем крае торакальной конечности Anomopoda имеется два ряда щетинок (Cannon, 1933). Первый — медиальный, на задней поверхности ("мягкие щетинки" по: Смирнов (1971а); "сенсорные" и "внешние" по: Fryer (1963; 1968), "задние" щетинки по: Anonso (1996)), второй — маргинальный ("жесткие" щетинки по Смирнову; "scrapers", внутренние по Фрайеру, "передние" по Алонсо). Дистальное вооружение гнатобазы есть продолжение переднего (маргинального) ряда щетинок, а ее фильтрующая пластинка — заднего (Cannon, 1933).

Эмбриональные щетинки. Зачатки так называемых эмбриональных щетинок, имеющихся у эмбрионов Anomopoda и отсутствующих уже у ювенильных животных первого и последующего возрастов, впервые отмечены Глаголевым (1983а) для *Daphnia magna*. Мной впервые прослежена судьба каждой щетинки на каждой торакальной конечности крупных рачков *Eurycercus lamellatus*, и также выявлены рудименты щетинок, отсутствующих у взрослых или ювенильных животных: третья щетинка экзоподита II, щетинки дистального вооружения гнатобазы, четвертая щетинка на базальном эндите торакопода I. Эмбриональные щетинки также найдены у зародышей *Daphnia galeata* (Рис. 278-3), *D. longispina*, *Bosmina coregoni kessleri*, исследованных мной под СЭМ. То есть, эмбриональные щетинки у Anomopoda — явление весьма распространенное. Присутствие у эмбрионов Anomopoda щетинок, отсутствующих у взрослых рачков и даже у животных первого ювенильного возраста является прямым доказательством прошедшей олигомеризации их торакальных конечностей, которая постулировалась до этого лишь на основании умозрительных построений (см. Cannon, 1933; Fryer, 1974; Смирнов, 1971а). Наличие эти щетинок, бесполезных для непитающегося эмбриона, может быть объяснено только передачей их по наследству от предков, у которых на торакоподах щетинок было больше, чем у современных рачков

Закладка постабдоминальных коготков. У эмбрионов Anomopoda и Ctenopoda вскоре после завершения сегментации грудного отдела наблюдается образование борозды на заднем конце тела, разделяющей ветви

фурки (подобное наблюдается и у науплиуса Anostraca). При этом зачатки постабдоминальных коготков у Cladocera появляются значительно позже, примерно одновременно с зачатками щетинок на антеннах и торакальных конечностях эмбрионов, когда все тагмы тела хорошо обособлены (опять же, как и щетинки на фурке крупных Branchiopoda). Формирование коготков одновременно с щетинками, а не в период сегментации тела, скорее свидетельствует о гомологии первых простым щетинкам, а не придаткам тельсона.

Перед эмбриональной линькой, следующей за вышеописанной стадией, постабдоминальные коготки закладываются у Anomopoda и Ctenopoda во ввернутом состоянии, что опять же характерно для щетинок на придатках ракообразных.

4.5. Разнообразие строения дорсального органа у поздних эмбрионов

Впервые дорсальный орган появляется на поверхности зародыша Anomopoda уже во время сегментации грудного отдела в виде небольшого пятна округлой формы на спинной стороне (районе антеннального-мандибулярного сегментов, но точная его сегментарная принадлежность неизвестна у крупных Branchiopoda (Walossek, 1993)).

Дорсальный орган у позднего эмбриона *Daphnia* представлен "бляшкой" на задней части головного щита эмбриона (Рис. 279-Ж-З), он сохраняется у всех видов *Daphnia* первого ювенильного (постэмбрионального) возраста в виде сглаженного "окна" особой кутикулы. Для *Daphnia* показано четкое различие в его положении у подродов *Daphnia* s.str. и *Daphnia (Ctenodaphnia*) (Глаголев, 1986, 1995). У *Moinodaphnia macleayi* и поздних эмбрионов *Ceriodaphnia reticulata* дорсальный орган представлен также "окном" специальной кутикулы, окаймленным вздутием в виде валика (Рис. 278-Д). У *Simocephalus* дорсальный орган располагается на специальном возвышении на поверхности зародыша, это окно лишено специального валика и имеет форму прямоугольника со сглаженными углами (Рис. 279-А-Б). У позднего эмбриона *Bosmina* на месте дорсального органа расположена лишь небольшая пора, и уже имеются латеральные поры (Рис. 278-Е). Дорсальная пора, как и в случае с *Daphnia*, сохраняется и у первого постэмбрионального возраста *Bosmina*, но исчезает у второго возраста. У *Oxyurella* поздний эмбрион уже имеет главные дорсальные поры по типу взрослого животного (Рис. 278-А-Б).

Таким образом, мной показано, что строение этого органа уже у поздних эмбрионов разных Anomopoda различается, что, по-видимому, связано с особенностями физиологии эмбрионов разных групп Anomopoda. У взрослых Anomopoda эта часть головного щита устроена иначе (см. главу 3). К сожалению, нынешняя система отряда базируется исключительно на признаках строения взрослых особей (преимущественно — партеногенетических самок), принцип, против которого в свое время так горячо возражал К.В. Беклемишев (1994). Признаки строения дорсального органа эмбриона могут быть использованы для прояснения родственных связей внутри всего отряда и его соподчиненных таксонов.

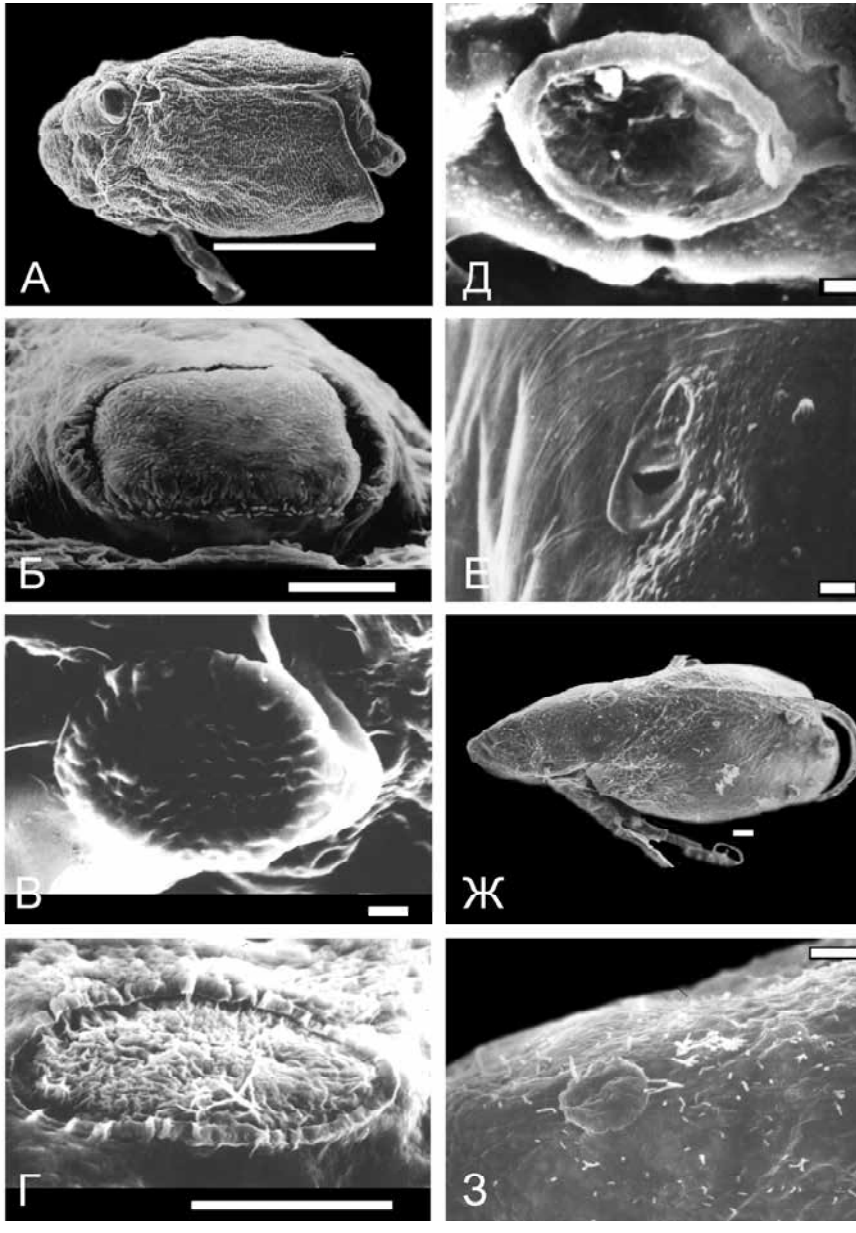


Рисунок 279. Дорсальный орган у эмбрионов различных Anomopoda:
А-Б — *Simocephalus exspinosus,* четвертый возраст; В-Г — *Ceriodaphnia reticulata*, второй и третьий возраст; Д — *Moinodaphnia macleayi,* четвертый возраст; Е — *Bosmina coregoni kessleri*, дорсальная пора эмбриона четвертого возраста; Ж-З — *Daphnia galeata*, эмбрион четвертого возраста и его дорсальный орган. Масштаб: 0.01 мм.

Глава 5. Ископаемые кладоцеры

5.1. Палеозойские находки

Если кайнозойские ископаемые кладоцеры были известны давно (см. обзор Tasch, 1969), то сообщения о более ранних находках появились лишь в 70-е годы XX века, и к началу моих исследований они считались большой редкостью. Одно из первых сообщений о находке ископаемых до-кайнозойских Cladocera было сделано Смирновым (1970б) для пермского местонахождения Караунгир (река Караунгир, хребет Сайкан, восточный Казахстан). Однако мое исследование данного материала с использованием СЭМ не подтвердило их принадлежности к ветвистоусым ракообразным и даже к членистоногим. У этих остатков мной не найдено никаких членистых придатков, а также мандибул бранхиоподного типа, которые хорошо сохраняются у ископаемых Cladocera.

Недавно в девонской формации Райни в Шотландии (известной по древним сосудистым растениям *Rhynia*, Branchiopoda-подобному ракообразному *Lepidocaris*, и многим другим хорошо сохранившимся ископаемым остаткам) были обнаружены микроскопические ракообразные, которые, по мнению авторов, могут принадлежать к Cladocera (Anderson et al., 2004). Однако приведенные авторами рисунки и описания малоинформативны и не позволяют отнести найденных животных не только к какому-то отряду Cladocera, но даже к какой-либо группе ракообразных. Другая статья (Womack et al., 2012) описывала Cladocera из карбона Йоркшира в Англии, однако, никаких реальных доказательств принадлежности данных ископаемых к Cladocera не было приведено. С моей точки зрения они принадлежат к "Conchostraca", которые в карбоне были уже достаточно разнообразны (Tash, Jones, 1979; Orr, Briggs, 1999; Jones, Chen, Pei-ji, 2000).

Таким образом, хотя Cladocera, по всей видимости, существовали в палеозое (см. далее), никаких достоверных находок их остатков столь древнего возраста к настоящему времени не известно.

5.2. Мезозойские находки

Ctenopoda, Cryptopoda и коготки неясной принадлежности

В свое время В.В. Жерихин (1985) определил, что остатки из черемховской свиты Иркутского бассейна и итатской свиты Чулымо-Енисейского бассейна принадлежат "Cladocera и другим мелким ракообразным". Синиченкова и Жерихин (Sinitshenkova, Zherikhin, 1996) впоследствии указали на Cladocera как на доминантов в некоторых типах мезозойских водоемов. Однако эти результаты оставались неизвестными для карцинологов, а определения требовали профессиональной проверки.

Мое исследование отпечатков из коллекции Палеонтологического музея РАН радикально изменило мнение о редкости ископаемых Cladocera. Они были найдены в образцах как минимум из семи юрских и нижнемеловых местонахождений Сибири и Монголии (геологическое время приведено по: Gradstein et al., 2005) (Табл. 7). Кроме того, в местонахождении Усть-

Балей и еще четырех других местонахождениях обнаружены коготки неизвестных животных (Рис. 280), которые также могут принадлежать ветвистоусым ракообразным, у которых, к сожалению, прочие части тела не сохранились.

За исключением лишь недавно найденного обнажения в Хасурты, указанные местонахождения давно известны палеонтологам, например, первые насекомые из Усть-Балея (Иркутская область) были описаны еще в XIX веке (Oppenheim, 1885; Brauer et al., 1889). В Хутэл-Харе найдено к настоящему времени более 3300 экземпляров насекомых, принадлежащих к 49 семействам из 14 отрядов (А.Г. Пономаренко, личное сообщение). Некоторые из фрагментов породы с отпечатками Cladocera пролежали в музейной коллекции более 40 лет. Результаты исследований палеоценозов, в которых найдены ископаемые Cladocera, обобщены в ряде книг отечественных авторов (Расницын, 1985, 1990; Жерихин, 2003; Жерихин и др., 2008).

Неожиданностью явился тот факт, что наиболее часто в ископаемом состоянии сохраняются представители отряда Ctenopoda с относительно тонкими покровами. Они найдены в 4-х местонахождениях из 7-ми. Так, наиболее "примитивный" представитель отряда, ранее неизвестный вымерший род семейства Sididae, в отличной сохранности найден в нижнеюрском Усть-Балее (Рис. 281-А-Б, см. Kotov, 2007a).

Возможно, к тому же роду относится и представитель Cladocera, описанный Смирновым (1971г) как *Archedaphnia testacea* Smirnov, 1971 из ме-

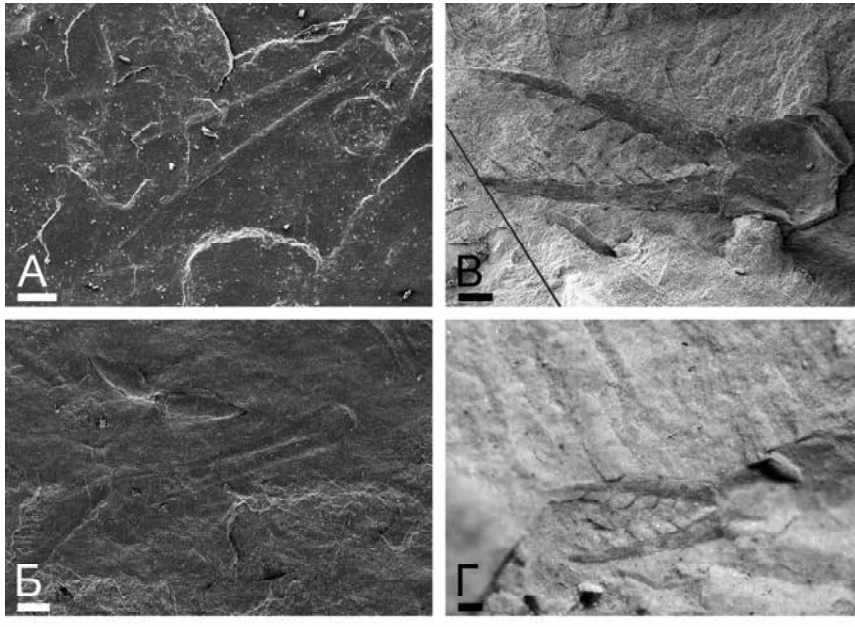


Рисунок 280. Неизвестные коготки, возможно принадлежащие ветвистоусым ракообразным:
А-Б — Усть-Балей, ПИН 1873/099 и ПИН 1873/108; В-Г — Кубеково, ПИН 1255/1558. Масштаб: 0.1 мм.

Таблица 7.

Мезозойские ископаемые Cladocera (находки расположены по возможности в хронологическом порядке, начиная с самых древних)

Возраст, млн. лет назад	Век, период	Свита	Местонахождение	Фауна	Ссылки
200-190	Геттангский-синемюрский века, нижняя юра (Rasnitsyn, Quicke, 2002; А.Г. Пономаренко, перс. сообщ.)	Джильская	**Согюты.** Тонский р-н, Киргизия	неопределенные коготки	Kotov (2007a)
183-176	Тоарский век, нижняя юра (Rasnitsyn, Quicke, 2002)	Черемховская	**Усть-Балей.** Иркутская обл., Российская Федерация	1. *Leptodorosida zherikhini* Kotov, 2007 (Cryptopoda: Leptodorosididae); 2. *Smirnovidaphnia smirnovi* Kotov, 2007 (Ctenopoda: Sididae: Sidini); 3. Неопределенные коготки	Kotov (2007a)
	Нижняя-средняя юра (Rasnitsyn, Quicke, 2002)	Сагульская	**Сагул (= Шураб III).** Ошская обл., Киргизия	неопределенные коготки	Kotov (2007a)
183-172	Тоарский-ааленский века, нижняя-средняя юра (Rasnitsyn, Quicke, 2002)	Ичетуйская	**Новоспасское.** Бурятия, Российская Федерация	*Smirnovidaphnia testacea* (Smirnov, 1971) (Ctenopoda: Sididae: Sidini)	Смирнов (1971б); Kotov (2007a)
176-172	Видимо ааленский век, средняя юра (А.Г. Пономаренко, перс. сообщ.)	Хамар-Хобуринская	**Тушилга (Тушлэг).** Восточногобийский аймак, Монголия	неопределенные коготки	Kotov (2007a)
176-165	Ааленский-батский века, средняя юра (Rasnitsyn, Quicke, 2002)	Итатская	**Кубеково.** Красноярский край, Российская Федерация	неопределенные коготки	Kotov (2007a)
151-146 ?	Вероятно титонский век, верхняя юра (А.Г. Пономаренко, перс. сообщение)	Чалунихинская	**Чалуниха.** Читинская обл., Российская Федерация	*Leposida ponomarenkoi* Kotov, 2007 (Cryptopoda: Leptodorosididae)	Kotov (2007a)
151-146	Титонский век, верхняя юра (А.Г. Пономаренко, перс. сообщ.)	Глушковская	**Унда.** Читинская обл., Российская Федерация	*Leposida ponomarenkoi* Kotov, 2007 (Cryptopoda: Leptodorosididae)	Kotov (2007a)
145 (?)	Вблизи границы юра-мел (Smirnov, 1992)		**Хотонт.** Ара-Хангайский аймак, Монголия	*Archelatona* sp. (Ctenopoda: Sididae: Latonini); *Prochydorus rotundus* Smimov, 1992; *Archeoxus mirabilis* Smirnov, 1992; *A. ventrosus* Smimov, 1992 (Proanomopoda: Prochydoridae); *Daphnia* (*Daphnia*) sp.; *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) sp. 1 et 2; *Simocephalus* sp.; Daphniidae gen. sp.; Chydoridae gen. sp. (Anomopoda: Daphniidae)	Smirnov (1992a); Kotov, Korovchinsky (2006); Kotov (2009a); Kotov, Taylor (2011)

	Самые низы нижнего мела (Д. Е. Щербаков, перс. сообщ.)		**Хасурты (Хасуртый).** Бурятия, Российская Федерация	*Palaeorak scherbakovi* Kotov, 2009 (Proanomopoda: Prochydoridae)	Kotov (2009a)
129 ± 9 (He/Ar)	Готеривский век (?), нижний мел (Верзилин, Калмыкова, 1993)	Цаганцабская	**Хутэл-Хара.** Восточногобийский аймак, Монголия	(1) *Archelatona zherikhini* Kotov et Korovchinsky, 2006 (Ctenopoda: Sididae: Latonini); (2) Daphniidae gen. sp. (Anomopoda: Daphniidae)	Kotov, Korovchinsky (2006); Kotov (2009c)
120	Аптский век, нижний мел (Rasnitsyn, Quicke, 2002)	Koonwarra	**Koonwarra.** Victoria, Australia	*Simocephalus* sp. (Anomopoda: Daphniidae)	Fryer (1991a)
	?, нижний мел (Xing-rong, 1990)	Nenjiang	**Songliao.** China	*Ceriodaphnia toutainensis* Xing-rong, 1990; *Ceriodaphnia* sp.; *Moina* sp. (Anomopoda: Daphniidae)	Xing-rong (1990); Yan-Bin, Di-Ying (2008)

стонахождения Новоспасское из нижней-средней юры, ошибочно отнесенный автором к семейству Daphniidae отряда Anomopoda. Помещение этого ископаемого рачка в семейство Daphniidae (Anomopoda) базировалось на наличии "шлема" и "хвостовой иглы" у голотипа ПИН 3000/40 (см. реконструкцию Смирнова (1971 г.), воспроизведенную здесь на Рис. 281-В), делавшим его сходным с современными *Daphnia*. Однако обе эти "структуры" оказались артефактами деформированного голотипа. Альтернативная реконструкция приведена на Рис. 281-Г-Д. Другие исследованные отпечатки из Новоспасского (50 экземпляров, ПИН 3000/1-22, 24-39, 41-42, 45-46, 59-66) не имели выростов на переднем и заднем конце тела. При этом не вызывала сомнений принадлежность этого ископаемого рачка к Cladocera.

Сам Смирнов (1971 г: 120) отметил, что каждое яйцо в выводковой сумке рачков было окружено "весьма прочной" оболочкой. Исследование отпечатков из Новоспасского привело к выводу, что, скорее всего, это были покоящиеся яйца. Но при этом никаких следов эфиппиума, одной из наиболее характерных особенностей Anomopoda, у самок с покоящимися яйцами найдено не было. Таким образом, оказалось, что данные рачки не были представителями Anomopoda, а судя по строению яиц и антенн II (Рис. 281-Д) однозначно принадлежат к представителям трибы Sidini подсемейства Sidinae семейства Sididae отряда Ctenopoda (Kotov, 2007a). К сожалению, принадлежность их к тому же роду, что и Ctenopoda из Усть-Балея, не может быть окончательно подтверждена вследствие их относительно плохой сохранности.

В нижнемеловых отложениях из Хутэл-Хары выявлен род *Archelatona* Kotov et Korovchinsky, 2006, относящийся к более продвинутой трибе Sididae, Latonini. Единственный экземпляр рачка того же рода найден в Хотонте (около границы юры и мела), но его сохранность недостаточна для подтверждения видовой идентичности (Kotov, Korovchinsky, 2006).

Упомянутые выше коготки двух типов (Рис. 280) из четырех других местонахождений также могут принадлежать Ctenopoda, поскольку весьма сходны с таковыми современных представителей этого отряда.

В трех местонахождениях (Усть-Балей, Чалуниха и Унда) найдены хорошо сохранившиеся

представители двух разных родов из вымершего отряда Cryptopoda Kotov, 2007 (Рис. 282-283). Эти рачки имели однообразные торакальные конечности фильтрующего типа, полностью покрытые раковинкой, как у современных Ctenopoda, но при этом несли мощные антенны II с 4-члениковыми экзоподитом и эндоподитом, членики которых были снабжены многочисленными щетинками, подобно таковым у *Leptodora*, единственного рода отряда Haplopoda (триба Gymnomera). Таким образом, эти ископаемые сочетали плезиоморфные признаки разных современных отрядов. Интересно, что у них, в отличие от современных Ctenopoda, имелась массивная головная капсула, покрытая головным щитом. Этот факт следует расценивать как доказательство того, что данное строение головы первично для ветвистоусых ракообразных, вопреки мнению Фрайера (Fryer, 1995).

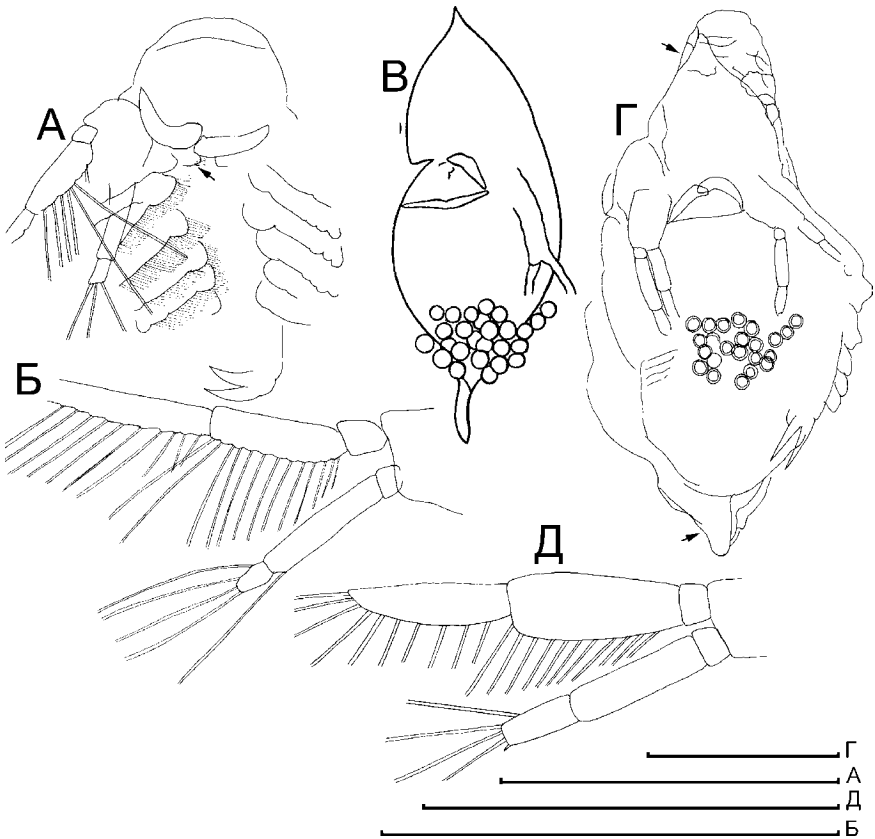


Рисунок 281. Мезозойские ветвистоусые ракообразные отряда Ctenopoda:
А-Б — *Smirnovidaphnia smirnovi*, Усть-Балей, общий вид, ПИН 1873/92; антенна II, ПИН 1873/68; В-Д — *Smirnovidaphnia testacea*, Новоспасское, голотип, PIN 3000/40, реконструкция "*Archedaphnia testacea*" Смирнова (1971); моя реконструкция; реконструкция антенны II по серии различных отпечатков. Масштаб: 1 мм. (По: Kotov, 2007a).

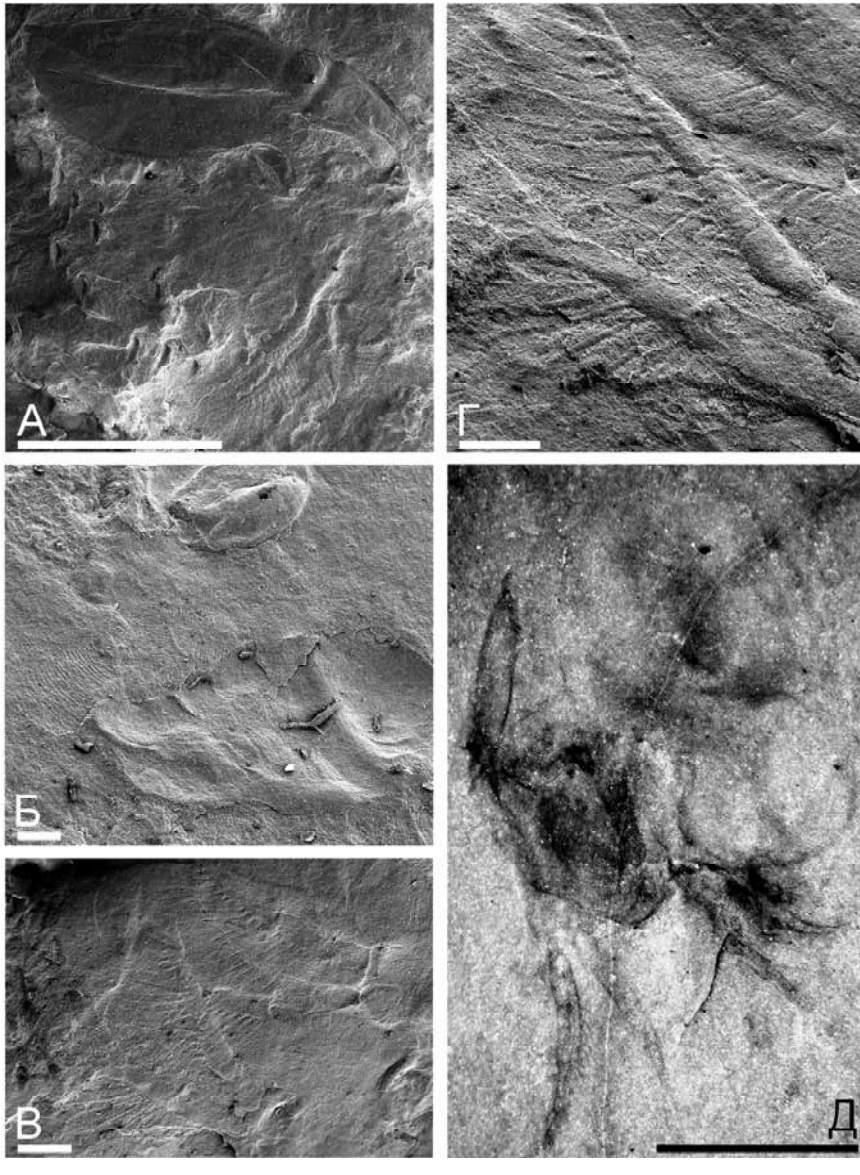


Рисунок 282. Мезозойский отряда Cryptopoda:
А-Г — *Leptodorosida zherikhini*, Усть-Балей: А — ПИН 1873/106, голотип; Б — голова, мандибула и фрагменты торакоподов, ПИН 1873/107; В-Г — антенна II, ПИН 1873/101; *Leposida ponomarenkoi*, Чалуниха: Д — ПИН PIN 4042/60, голотип. Масштаб: А, Д — 1 мм; Б-Г — 0.1 мм.

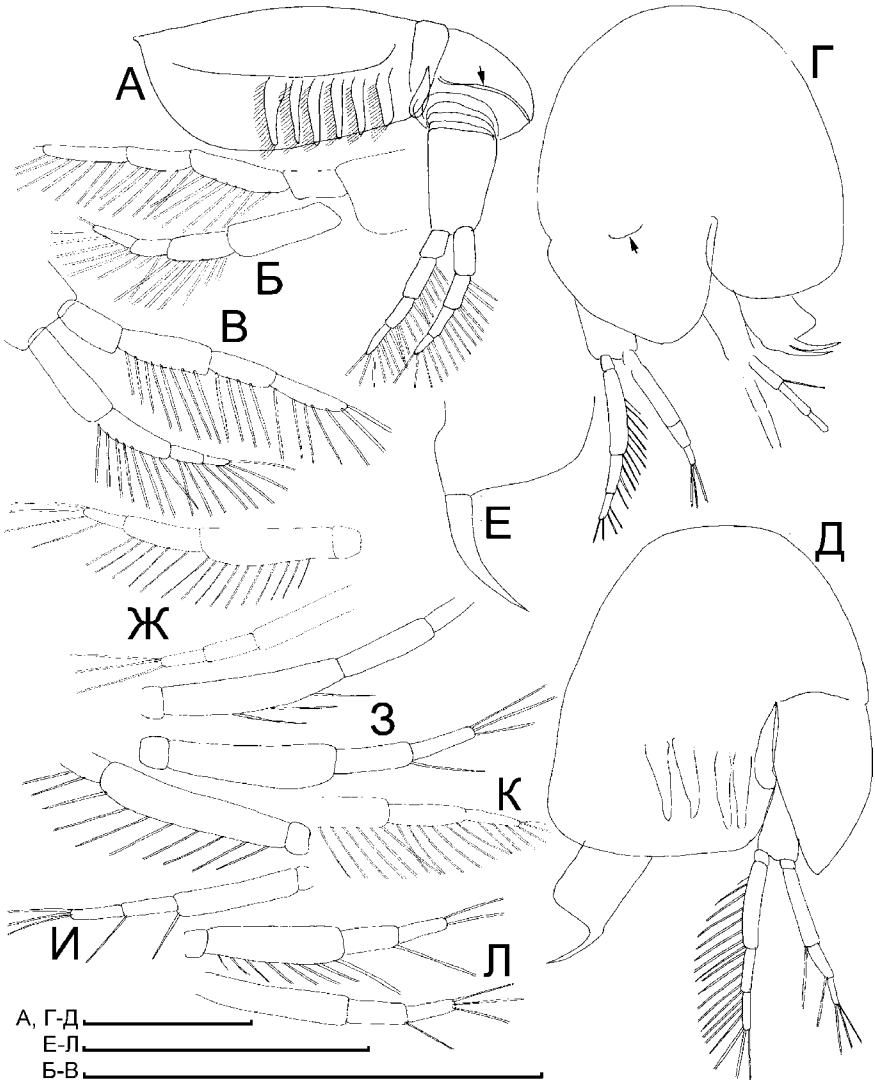


Рисунок 283. Мезозойские ветвистоусые ракообразные отряда Cryptopoda:
А-В — *Leptodorosida zherikhini,* Усть-Балей: А — реконструкция по многим отпечаткам; Б-В — антенна II, ПИН 1873/115 и 1873/121;
Г-И — *Leposida ponomarenkoi*, Чалуниха: Г — общий вид, ПИН PIN 4042/60; Д — реконструкция по многим отпечаткам; Е — постабдомен, ПИН 4042/65; Ж-И — антенна II, ПИН 4042/60, 4042/61 и 4042/62;
К-Л — *Leposida ponomarenkoi*, Унда, антенна II, ПИН 3015/2415 и 3015/2421. Масштаб: 1 мм. По: Kotov, 2007a.

Ископаемые Anomopoda

Представители отряда Anomopoda найдены к настоящему времени только в четырех местонахождениях, материал из двух изучен мной подробно (см. далее про статус Prochydoridae).

Хутэл-Хара. В этом местонахождении найдены полукруглые эфиппиумы трех типов (Рис. 284), все с одним большим яйцом, продольная ось которого ориентирована вдоль спинного края.

Эфиппиум первого типа полулунный, высокий (отношение ширины к длине = 0.53-0.60), с почти прямым спинным краем и равномерно вы-

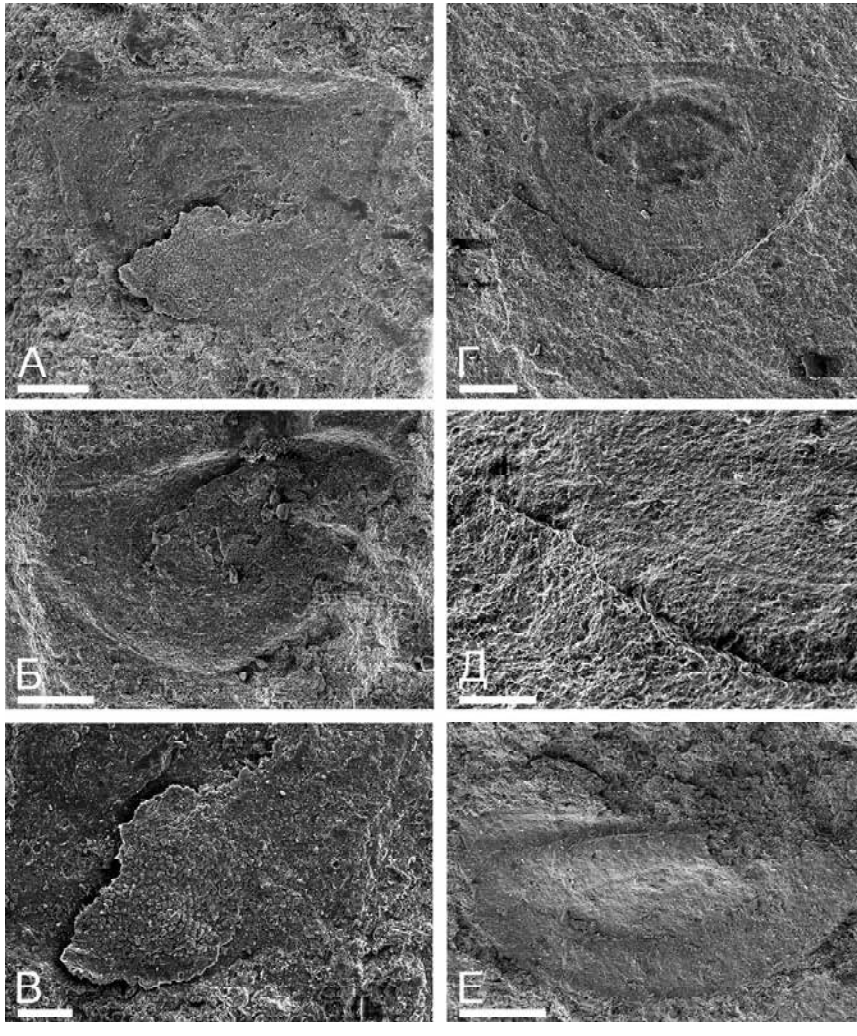


Рисунок 284. Эфиппиумы Daphniidae из Хутел-Хары:
А-В — первого типа, фрагмент ПИН 3965/3336; Г-Д — второго типа, ПИН 3695/3314; Е — третьего типа, также с фрагмента ПИН 3965/3336. Масштаб: 0.1 мм.

пуклым брюшным краем (Рис. 284-А-В). Вся поверхность, в том числе, непосредственно около брюшного края, покрыта бугорками около 0.01-0.02 мм в диаметре; поверхность створки около спинного края гладкая. Длина 0.65−0.77 мм (n =14).

Эфиппиум второго типа также полулунный, относительно высокий (отношение ширины к длине = 0.57-0.63), со слегка выпуклым спинным краем и равномерно выпуклым брюшным краем (Рис. 284-Г-Д). Большая часть поверхности покрыта микроскопическими бугорками (размер менее 0.01 мм), за исключением полосы вдоль брюшного края. Длина 0.44-0.52 мм (n = 2).

Эфиппиум третьего типа вытянутый (отношение ширины к длине = 0.43-0.45), с почти прямым спинным краем и равномерно выпуклым брюшным краем, его поверхность гладкая. Длина 0.44-0.52 мм (n=2).

Эфиппиумы первого и второго типов, скорее всего, принадлежали представителям Daphniidae, для которых характерны гранулы, представляющие собой внешние части воздушных мешков, расположенных между наружной и внутренней стенками. Точное определение этих эфиппиумов не представляется возможным, скорее всего, они принадлежали к роду *Ceriodaphnia*, или тем немногочисленным представителям рода *Daphnia*, которые откладывают всего одно яйцо в эфиппиум. Эфиппиумы других родов Daphniidae (*Simocephalus*, *Scapholeberis* и *Megafenestra*) имеют свои характерные черты, отсутствующие у таковых из Хутэл-Хары. Есть также некоторая вероятность, что эфиппиумы первого и второго типов принадлежали ископаемым Moinidae. Современные *Moina* (а также миоценовые представители, описанные Гоулденом (Goulden, 1968)) имеют либо эфиппиумы бóльшего размера, с хорошо развитой скульптурой в виде многоугольников, либо с гораздо более развитыми и большими по размеру воздушными мешками, но нельзя исключить, что мезозойские представители семейства имели менее совершенные эфиппиумы.

Происхождение эфиппиумов третьего типа менее ясно. Среди современных Anomopoda наиболее похожи на них эфиппиумы некоторых Chydoridae.

Хотонт. В этом местонахождении было найдено не менее 10 видов Cladocera. Помимо одной вышеупомянутой Ctenopoda, найдены особи трех видов двух родов Prochydoridae, один вид Chydoridae, и эфиппиумы не менее пяти видов семейства Daphniidae (включая три вида рода *Daphnia*).

Эфиппиумы *Daphnia* (*Daphnia*) sp. (Рис. 285-А-В) из Хотонта относительно высокие (отношение высота/длина = 0.59 и 0.63), спинной край почти прямой, передне-спинной и задне-спинной угол выражены, хвостовая игла отсутствует (или не сохранилась). Бóльшая часть поверхности ретикулизирована, кроме спинной части, которая, видимо, дополнительно хитинизирована. Содержат два яйца, с осями, приблизительно перпендикулярными спинному краю. Длина двух найденных эфиппиумов 0.86 и 1.03 мм.

Многочисленны эфиппиумы *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) различной высоты (отношение высота/длине =0.50-0.69), с хорошо развитой спинной пластинкой. Содержат два яйца, оси которых практически параллельны спинному краю. Длина 0.97-1.17 мм. Найдены различия между бóльшими (Рис. 285-Г-Е; Рис. 286-А-Б) и меньшими эфиппиумами (Рис. 286-В), по всей вероятности, они принадлежали двум различным видам. Бóльшие эфиппиумы с хорошо выраженной скульптурой, широко-округлым передне-спинным углом и час-

то с хорошо выраженной хвостовой иглой на задне-спинном углу, хотя у некоторых из них она не выражена. Напротив, меньшие эфиппиумы отличаются острым передне-спинным углом и лишены скульптуры.

Эфиппиум *Simocephalus* sp. (Рис. 286-Г-Д) вытянутый, с прямым спинным краем, передне-спинной угол широко округлый, задне-спинная сторона плавно сужается дистально. Поверхность со слабо выраженными бугор-

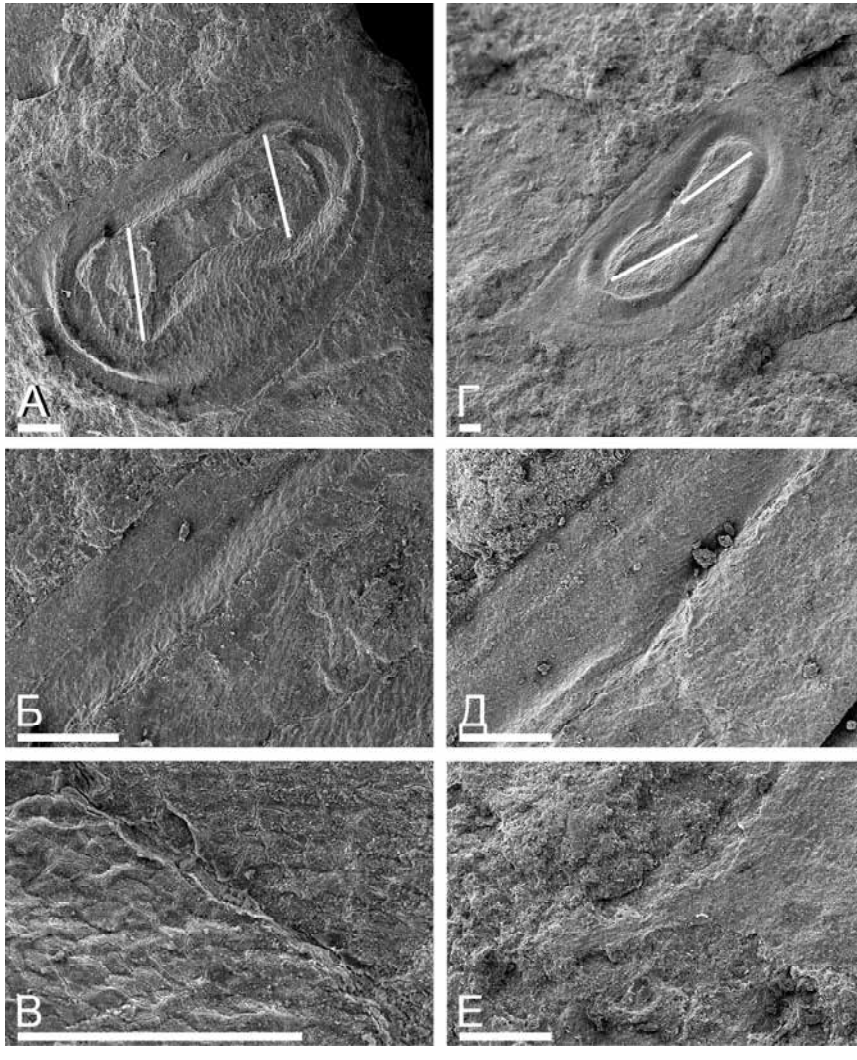


Рисунок 285. Эфиппиумы *Daphnia* из Хотонта (белыми линиями помечены оси яиц в яйцевых камерах):
А-В — *Daphnia* (*Daphnia*) sp., ПИН 4307/2046, общий вид, спинной край и скульптура поверхности; Г-Е — *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) sp., ПИН 4307/2048, общий вид, скульптура поверхности в спинной части и хвостовая игла. Масштаб: 0.1 мм.

ками. Единственное яйцо большое, удлиненное, с длинной осью параллельной спинному краю. Длина 1.02 и 1.10 мм. У мезозойского эфиппиума скульптура гораздо менее отчетлива, чем у современных видов, но это отличие может быть объяснено особенностями его сохранности.

Единственный эфиппиум Daphniidae gen. sp. 1 высокий (Рис. 286-Е), со слабо выпуклым спинным краем, округлым передне-спинным углом и треугольно-округлым задне-спинным углом. Вся поверхность исчерчена дорсовентрально. Содержит единственное большое яйцо с продольной осью, параллельной спинному краю. Длина 1.02 мм. Смирнов (Smirnov, 1992a) определил этот эфиппиум как "of *Moina*-type", но я не уверен в его при-

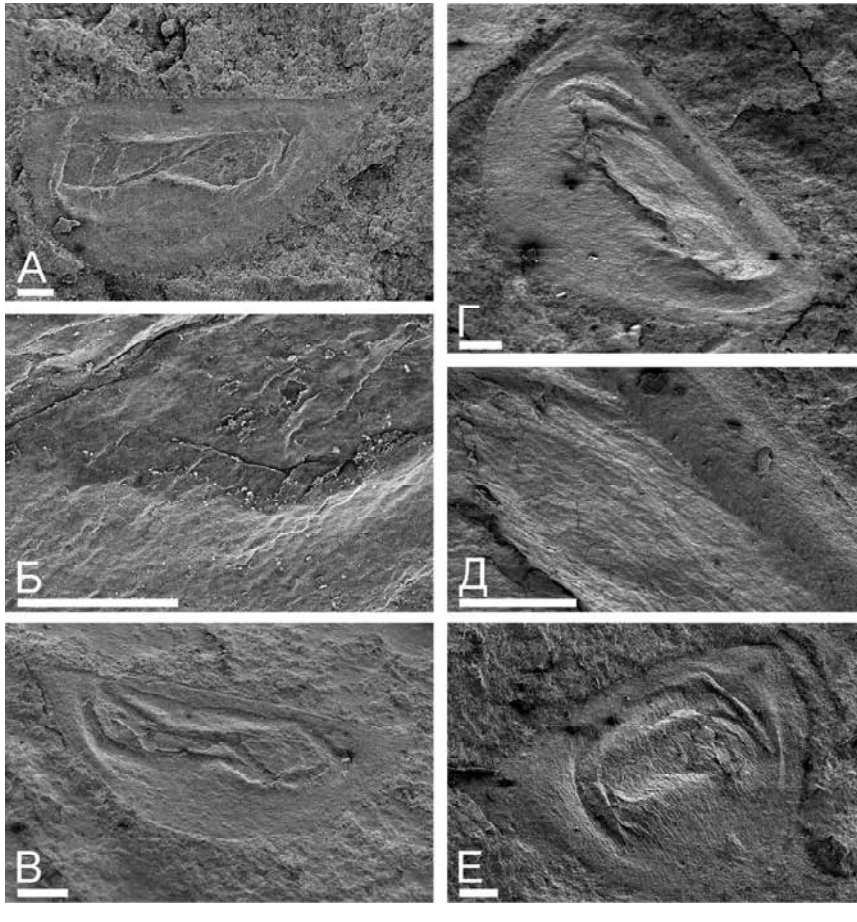


Рисунок 286. Эфиппиумы Daphniidae из Хотонта:
А-Б — *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) sp. 1, ПИН PIN 4307/2051, общий вид и скульптура створки; В — *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) sp. 2, ПИН 4307/2044, общий вид; Г-Д — *Simocephalus* sp., ПИН 4307/2026, общий вид и скульптура створки; Е — Daphniidae gen. sp., общий вид, ПИН 4307/2009. Масштаб: 0.1 мм.

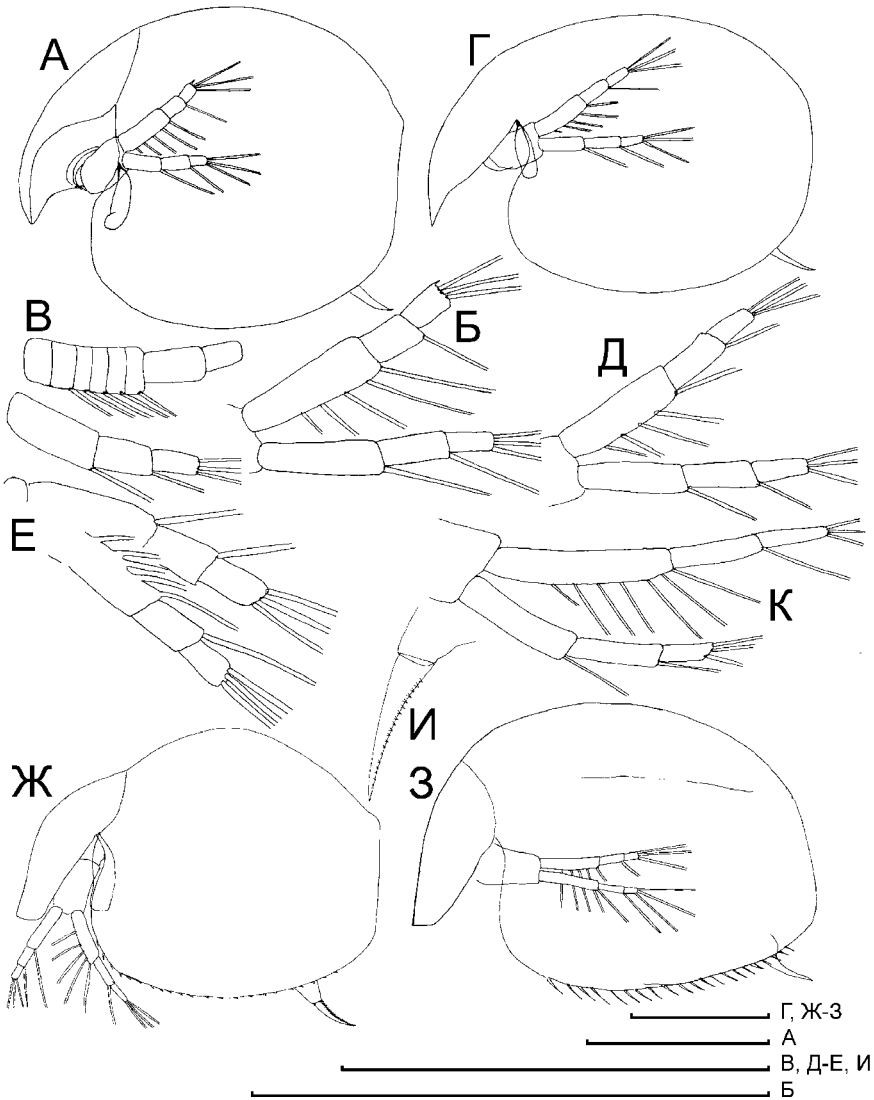


Рисунок 287. Прорисовки мезозойских Prochydoridae, основанные на фотографиях, сделанных под СЭМ:
А-Б — *Prochydorus rotundus*, Хотонт, реконструкция по серии отпечатков; антенна II голотипа, ПИН 4307/2040; В — Отпечаток из Хотонта (атипичный *Prochydorus* или новое, неизвестное науке кладоцероподобное ракообразное), ПИН 4307/2031, антенна; Г-Д — *Archeoxus mirabilis*, Хотонт, реконструкция по серии отпечатков; антенна II, ПИН 4307/2018; Е — "*Archeoxus*" *vetrosus*, Хотонт, антенна II голотипа, ПИН 4307/2027; Ж-К — *Palaeorak scherbakovi*, Хасурты, ПИН 5026/178: реконструкция по серии отпечатков; постабдоминальный коготок, ПИН 5026/177; антенна II, ПИН 5026/179. Масштаб: 0.1 мм. По: Kotov, 2009a.

надлежности к Moinidae, особенно принимая во внимание его дорсовентральную исчерченность, совершенно не характерную для эфиппиумов современных Moinidae.

Единственный неполный отпечаток с антеннальной формулой (1)-(1)-(3)/(1)-(1)-(3), с неизвестной формой тела (вследствие плохой сохранности), скорее всего, принадлежит представителю семейства Chydoridae, определить которого не представляется возможным (Kotov, 2009a).

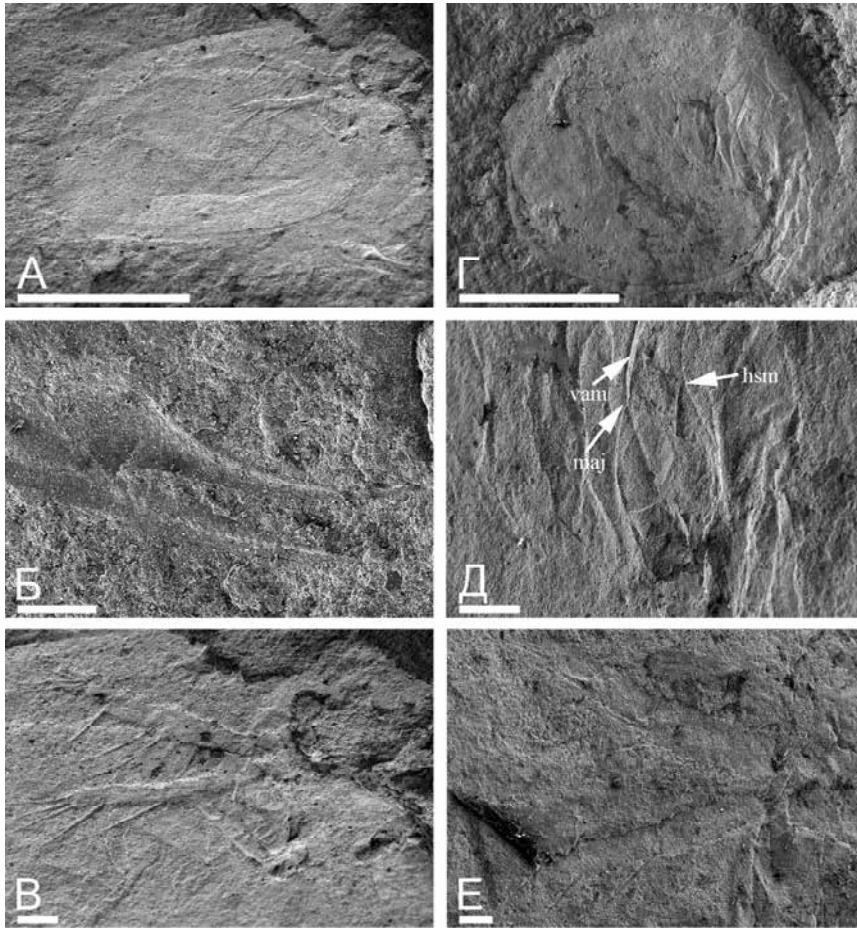


Рисунок 288. *Prochydorus rotundus*, Хотонт (Prochydoridae):
А-В — ПИН 4307/2024, общий вид, постабдоминальные коготки, антенна II; Г-Д — ПИН 4307/2019, общий вид и мандибула; Е — ПИН 4307/2007. Масштаб: А, Г — 1 мм; Б-В, Д-Е — 0.1 мм.

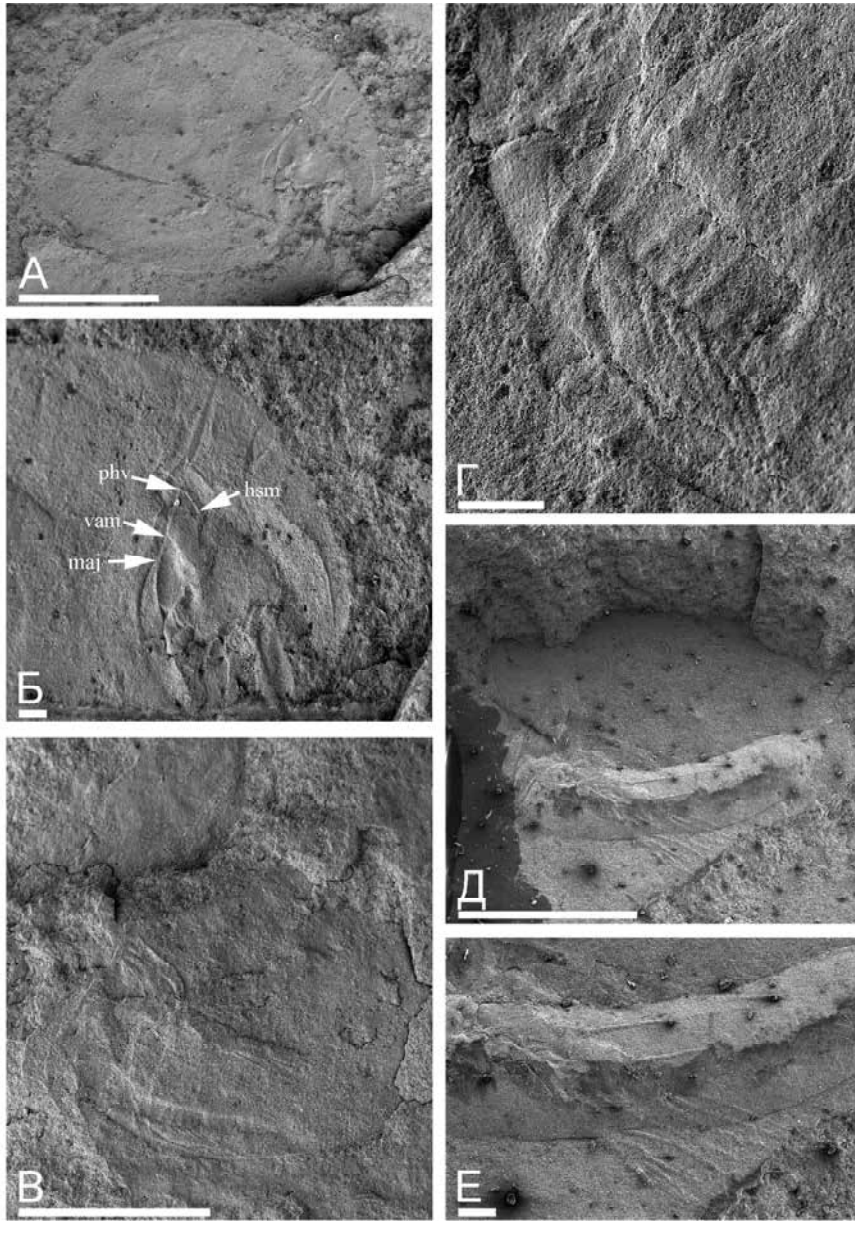


Рисунок 289. Prochydoridae их Хотонта:
А-Б — *Prochydorus rotundus*, ПИН 4307/2013, общий вид и голова; В-Г — отпечаток ПИН 4307/2031, общий вид, передняя часть и антенна II; Д-Е — *Archeoxus ventrosus*, голотип ПИН 4307/2027, общий вид и антенна II. Масштаб: А, В, Д — 1 мм; Б, Г, Е — 0.1 мм.

Эфиппиумы Daphniidae из других местонахождений. Из меловых местонахождений известны эфиппиумы *Simocephalus* sp. (Fryer, 1991), *Ceriodaphnia toutainensis* Lai, 1990, *Ceriodaphnia* sp. и *Moina* sp. (Anomopoda: Daphniidae) (Lai, 1990) (Табл. 7). Надо признать, что какие-либо попытки установить новые виды "современных" родов по мезозойским эфиппиумам Daphniidae (Lai, 1990), абсолютно необоснованны, поскольку не разработано определение даже ныне живущих видов по эфиппиуму.

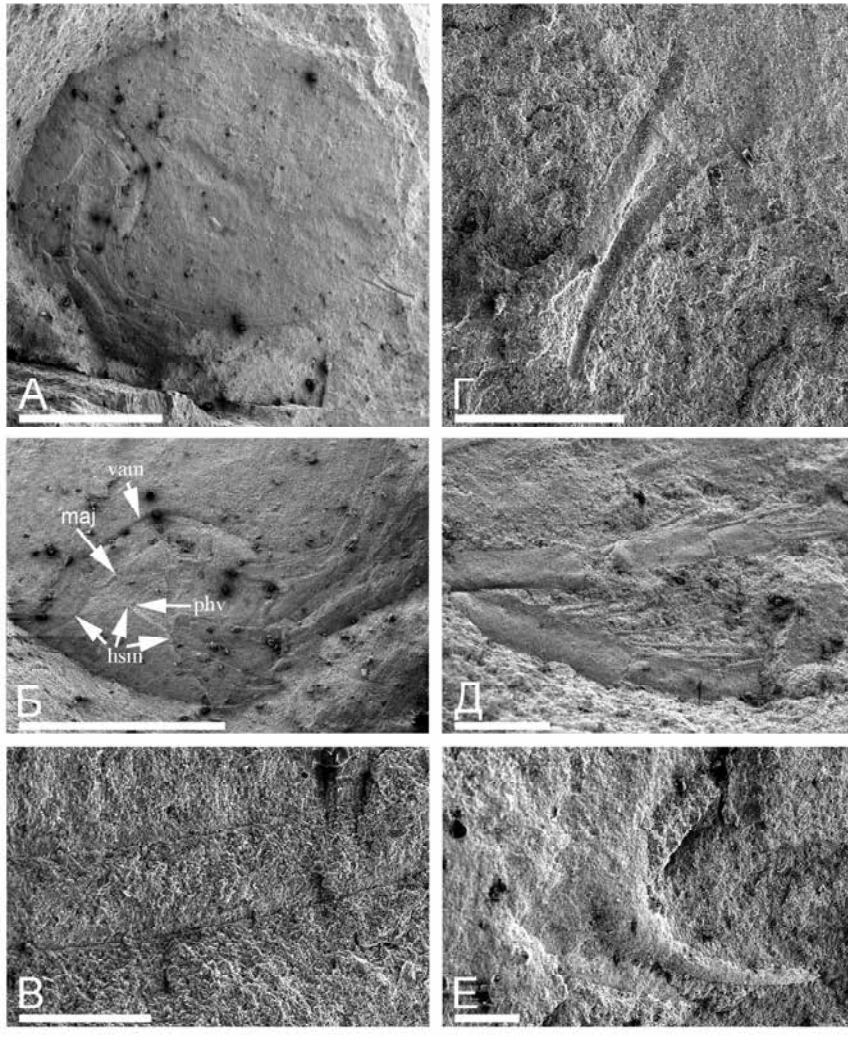


Рисунок 290. *Archeoxus mirabilis* (Prochydoridae) их Хотонта:
А-Г — ПИН 4307/2028, общий вид, голова, брюшной край створки и постабдоминальный коготок; Д-Е — ПИН 4397/2007, антенна II и постабдоминальный коготок. Масштаб: А-Б — 1 мм; В-Е — 0.1 мм.

Семейство Prochydoridae Smirnov, 1992

Мое исследование Prochydoridae базировалось на подробном изучении материалов, описанных Смирновым (Smirnov, 1992a), дополнительных отпечатках из Хотонта, не исследованных им, а также недавно собранных фраг-

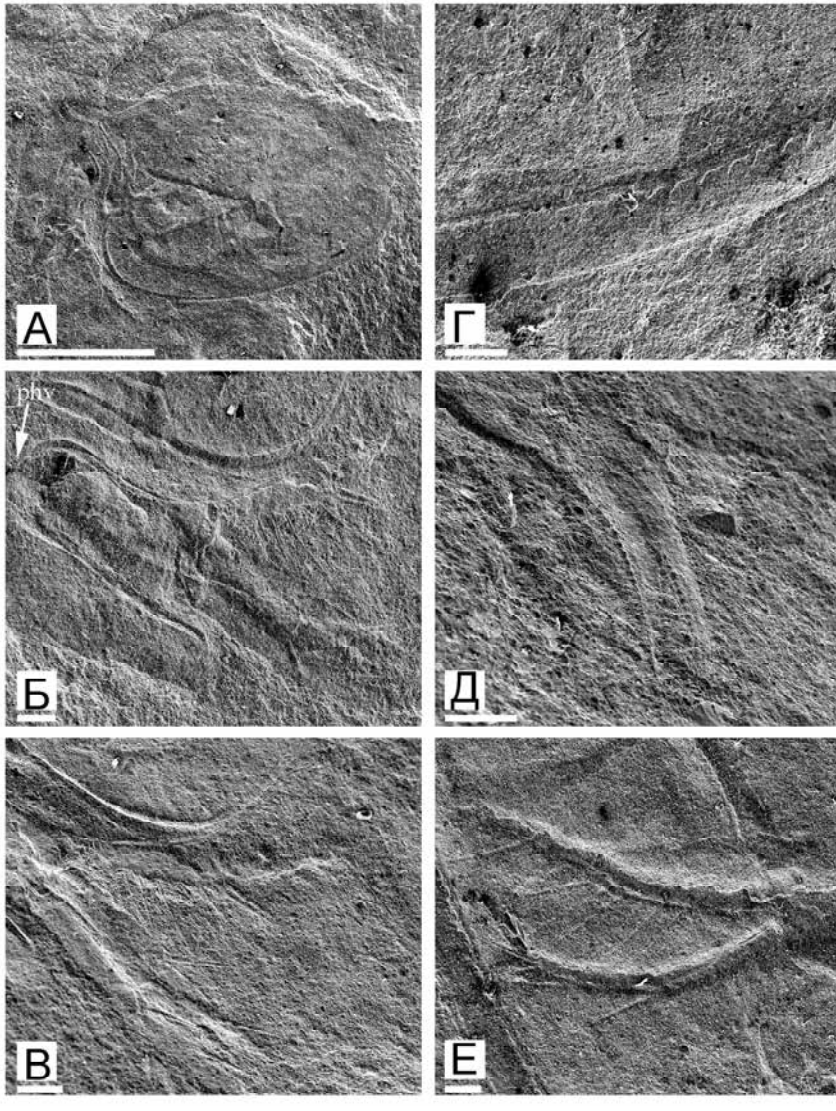


Рисунок 291. *Palaeorak scherbakovi* (семейство Prochydoridae) из Хасурты:
А-В — ПИН 5026/178, общий вид, голова и антенна II; Г — зубчики на брюшном крае, ПИН 5026/182; Д — постабдоминальный коготок, ПИН 5026/177; Е — антенна II, ПИН 5026/179. Масштаб: А — 1 мм; Б-Е — 0.1 мм.

ментах породы из Хасурты, где был обнаружен новый род этого семейства. К сожалению, качество некоторых отпечатков, описанных Смирновым, в том числе и типовых экземпляров, заметно ухудшилось за 14 лет хранения. Ниже приводятся формальные описания таксонов семейства Prochydoridae (Kotov, 2009a), при этом при перечислении исследованного материала упоминаются только типы, в то время как некоторые таксоны были представлены сотнями и даже тысячами отпечатков (Рис. 287-291).

Семейство Prochydoridae Smirnov, 1992

Типовой род: *Prochydorus* Smirnov, 1992.

Уточненный диагноз. Тело высокое, головная капсула хорошо выражена, прочная, покрыта головным щитом. Створки полностью покрывают торакс и торакальные конечности. Антенна II длинная, суммарная длина базального членика и экзоподита равна половине длины тела, антеннальная формула (4-7)-(1)-(3)/(1)-(1)-(3). Кишечник без петель.

Дифференциальный диагноз. Уникальная антеннальная формула отличает Prochydoridae от представителей любого другого семейства ветвистоусых ракообразных.

Ключ для определения родов семейства Prochydoridae

(1) Рострум обрезанный, брюшной край створки с щетинками и зубчиками ..... 3. *Palaeorak* Kotov, 2009

(2) Рострум более или менее заострен, брюшной край створки без щетинок или шипов.

(3) Тело очень высокое, мандибула прикрепляется к створке на некотором отдалении от точки сочленения головного щита и створки .... 1. *Prochydorus* Smirnov, 1992

(4) Тело относительно низкое, мандибула прикрепляется в точке сочленения головного щита и створки ..... 2. *Archeoxus* Smirnov, 1992

Род *Prochydorus* Smirnov, 1992

Типовой вид. *Prochydorus rotundus* Smirnov, 1992.

Диагноз. Тело очень высокое (возможно было шарообразным), заднеспинной угол хорошо развит, голова массивная, головная капсула дафнидного типа, брюшной край створки без щетинок или зубчиков, антенна II относительно короткая, мандибулярный сустав (Рис. 288-Д: maj) находится на краю створки (vam) на некотором отдалении от точки сочленения створки и головного щита (hsm).

***Prochydorus rotundus* Smirnov, 1992** (Рис. 287-А-Б; Рис. 288; Рис. 289-А-Б).

Типовое местообитание. Хотонт, верхняя юра — нижний мел. Голотип. ПИН 4307/2024 и 2040 (позитивный и негативный отпечатки). Паратипы. ПИН 4307/2019, 2020, 2025, 2038, 2039 (негативный отпечаток 2019). Современное состояние паратипа 4307/2020 недостаточно для аккуратного определения. Отпечаток 4307/2017, отнесенный Смирновым к паратипам *P. rotundus*, может в действительности принадлежать к *Archeoxus mirabilis*.

Описание. Тело высокое (отношение высота/длина = 0.83-0.92), округлое, спина равномерно выпуклая, задне-спинной угол хорошо выражен, заднебрюшная часть створок широко округлая. Длина головы около 0.4 длины тела, массивная, головная капсула по типу Daphniidae, покрыта головным щитом с

отчетливыми форниксами, рострум заострен. Брюшной край створки без щетинок или зубчиков. Постабдоминальные коготки с маленькими зубчиками. Антенна II короткая. Экзоподит длиной 0.21-0.25 длины тела, его проксимальный членик большой, длиннее чем суммарная длина двух последующих члеников. Эндоподит несколько короче экзоподита, его проксимальный членик только немного длиннее второго членика. Антеннальная формула (5)-(1)-(3)/(1)-(1)-(3). На апикальном членике экзоподита имеется короткий шип. Мандибула маленькая, прикреплена к краю створки на некотором удалении от точки сочленения створки и головного щита. Длина тела 2.0-2.5 мм.

Отпечаток 4307/2031 (Рис. 287-В; Рис. 289-В-Г)

Единственный экземпляр ПИН 4307/2031 обладает необычным строением. Тело и голова рачка длиной около 2.1 мм сходны с таковыми у *Prochydorus.* К сожалению, тип прикрепления мандибулы остался неизвестен, задне-спинная часть не сохранилась. Как правая, так и левая антенны II имели уникальную формулу (?)-(1)-(1)-(1)-(1)-(1)-(?)-(?)/(1)-(1)-(3). Велика вероятность того, что это был уродливый экземпляр с проксимальным члеником экзоподита обеих антенн, разделенным на 6 маленьких "члеников", каждый с единственной щетинкой (то есть рекапитуляция к примитивному "Conchostraca-подобному" состоянию). Имеется также вероятность атипичной сохранности антенны, хотя ни у одного другого экземпляра, среди сотен найденных в Хотонте, ничего подобного не обнаружено. Однако если это не уродливое или атипично сохранившееся животное, оно должно принадлежать к отдельному отряду Branchiopoda. Помещение его в состав Cladocera было бы весьма спорно, поскольку малое число члеников (не более четырех, в единственном случае — пяти) ветвей антенны II — важнейшая синапоморфия этой группы!

Род *Archeoxus* Smirnov, 1992

Типовой вид. *Archeoxus mirabilis* Smirnov, 1992.

Диагноз. Тело умеренно высокое, с плохо выраженным задне-спинным углом или без него, головная капсула по типу Chydoridae (сильно уплощена в спино-брюшном направлении), головной щит с острым рострумом, створки без краевых щетинок или зубчиков, антенна II относительно длинная, мандибула прикреплена (Рис. 290-Б: maj) в точке сочленения головного щита и створки (phv).

***Archeoxus mirabilis* Smirnov, 1992** (Рис. 287-Г-Д; Рис. 290)

Типовое местообитание. Хотонт, верхняя юра — нижний мел.

Голотип. ПИН 4307/2028 и 2036 (позитивный и негативный отпечатки).

Паратипы. ПИН 4307/2001, 2007, 2011, 2012, 2015, 2023, 2033. Нынешнее состояние паратипов ПИН 4307/2006, 2010, 2034 и 2037 неудовлетворительно для детального изучения.

Описание. Тело умеренно высокое (отношение высоты к длине 0.72-0.79), овальное, спина равномерна выпуклая, задне-спинной угол плохо выражен или полностью сглажен. Длина головы около 0.4 длины тела, головная капсула по типу Chydoridae, покрыта головным щитом с тонким, заостренным рострумом. Брюшной край створки без щетинок и зубчиков. Постабдоминальные коготки с маленькими зубчиками. Антенна II относительно длинная. Длина экзоподита 0.32-0.35 длины тела, его проксималь-

ный членик большой, его длина равна сумме длин двух дистальных члеников. Эндоподит несколько короче экзоподита, его проксимальный членик немного длинней второго членика. Антеннальная формула (4-5)-(1)-(3)/ (1)-(1)-(3). Мандибула маленькая, присоединена в точке сочленения головного щита и створки. При этом, когда головной щит и створка разделяются, мандибула остается на створке. Кишечник без петель. Длина 2.0-2.9 мм.

***"Archeoxus" ventrosus* Smirnov, 1992** (Рис. 287-Е; Рис. 289-Д-Е)

Типовое местообитание. Хотонт, верхняя юра — нижний мел.

Голотип. ПИН 4307/2027.

Описание. Тело удлиненное, овальное (отношение высота/длина около 0.6). Антеннальная формула (5)-(1)-(3)/(1)-(1)-(3). Кишка без петель, очень толстая. Длина около 2 мм.

Сохранность голотипа (вид описан по единственному экземпляру) недостаточна для адекватного анализа его морфологии. Этот вид предварительно помещен в род *Archeoxus*. Экземпляр несомненно принадлежит к Prochydoridae, однако, каких-либо признаков для определения его родовой принадлежности, за исключением удлиненного тела и сравнительно длинной антенны II, найдено не было.

Род *Palaeorak* Kotov, 2009

Типовой вид. *Palaeorak scherbakovi* Kotov, 2009**.**

Диагноз. Тело относительно высокое, головная капсула хидоридного типа, с плоским головным щитом, рострум срезанный, брюшной край створки с зубчиками и щетинками, мандибула прикреплена в точке сочленения головного щита и створки.

***Palaeorak scherbakovi* Kotov, 2009** (Рис. 287-Ж-К; Рис. 291)

Типовое местообитание. Хасурты, нижний мел.

Голотип. ПИН 5026/178. **Паратипы.** 97 отпечатков на 23 фрагментах породы, ПИН PIN 5026/89-177, 179-186.

Описание. Тело сбоку овальное, умеренно высокое (отношение высоты к длине 0.71-0.79), спинная часть створки заметно возвышается над головой, задне-спинной угол отчетливый. Длина головы около 1/3 длины тела, головная капсула прикрыта уплощенным головным щитом по типу Chydoridae, с тупым рострумом, выглядящим сбоку срезанным. У некоторых индивидуумов имеется слабая впадина в задней части спинного края головы, хотя она может быть результатом деформации. Брюшной край створки с зубчиками и щетинками (сохранившимися не у всех индивидуумов). Постабдомен с парой вытянутых, слегка изогнутых коготков, вогнутая сторона которых несет зубчики. Антенна I не известна. Антенна II относительно длинная, ее длина равна половине длины тела или превосходит последнюю, базальный членик большой, длина экзоподита равна 0.33-0.38 длины тела. И экзоподит и эндоподит с большими проксимальными члениками, длиннее чем два последующих членика вместе взятые. Антеннальная формула (5-7)-(1)-(3)/(1)-(1)-(3). Не найдено шипов на каких-либо члениках антенны II. Мандибула относительно маленькая, прикреплена в точке сочленения створки и головного щита. Длина 1.8-3.0 мм.

5.3. Подтверждение древности Cladocera и обычности их присутствия в до-кайнозойских отложениях

Наиболее древнее местонахождение, в котором найдены отпечатки, с уверенностью могущие быть отнесены к Cladocera, — это Усть-Балей (ранняя юра), причем, там найден обильный материал из сотен отпечатков, принадлежащих двум архаичным таксонам из разных отрядов. Т.е. не вызывает сомнений древность Cladocera, а также и тот факт, что мезозойская их фауна значительно отличалась от современной.

Мезозойские находки показывают, что не только роды Daphniidae, но даже подроды рода *Daphnia* дифференцировались не менее 145 млн. лет назад, что подтверждает оценки, выполненные по "молекулярным часам" (Табл. 8). Палеонтологи обращают внимание на то, что последние часто "указывают на время дивергенции таксонов существенно (часто вдвое) больше, чем время их появления в геологической летописи" (Помомаренко, 2004, С. 8). Однако в случае *Daphnia* эта разница менее значительна.

Распространенная точка зрения (Benzie, 1987, 2005) о гондванском происхождении подрода *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) после его находки в "лавразийском" местонахождении (причем, расположенного на противоположной от Гондваны стороне будущего Евразийского континента) должна быть отвергнута. Редкость представителей *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) на "лавразийских" континентах (в Голарктике) может быть скорее объяснена их массовым вымиранием здесь вследствие аридизации обширных территорий (Korovchinsky, 2006).

Современные представители подрода *D.* (*Daphnia*) предпочитают обитать в больших водоемах, в то время как виды *D.* (*Ctenodaphnia*) обычно встречаются во временных. В большом мезозойском озере Хотонт найдены эфиппиумы обоих подродов. Может быть, они обитали совместно, но

Таблица 8.
Оценки времени расхождения некоторых групп Daphniidae (преимущественно рода Daphnia) по "молекулярным часам"

Источник	Время расхождения, млн. лет назад	Разошедшиеся группы
Lehman et al., 1995	около 200	роды *Daphnia*/*Moina*
Lehman et al., 1995	около 120	подроды *Daphnia*/*Ctenodaphnia*
Colbourne & Hebert, 1996	≥200	род *Daphnia*
Colbourne & Hebert, 1996	≥100	подроды *Daphnia*/*Ctenodaphnia*
Taylor et al., 1996	175 (99-751)	*Ctenodaphnia*/группа видов *Daphnia* (*D.*) *longispina*
Taylor et al., 1996	167 (94-713)	Группы видов *D. pulex*/*D. longispina*
Schwenk et al., 2000	187.58 (104.37-925.26)	Группы видов *D. pulex*/*D. longispina*

есть и вероятность того, что часть из них была привнесена в это озеро паводками, или еще каким-либо способом. К сожалению, самих особей вместе с эфиппиумами найдено не было, что, впрочем, не является неожиданным. В голоценовых отложениях эфиппиумы сохраняются очень хорошо, в то время как остатки партеногенетических самок и самцов — гораздо хуже (Frey, 1991b). Также в отложениях из эоценового местонахождения Мессель, Германия (Richter, Baszio, 2001) эфиппиумы весьма обычны, а фрагменты взрослых рачков (в том числе торакальные конечности с сохранившимися щетинками) были найдены лишь в копролитах рыб. Поэтому остается без ответа ряд вопросов: были ли *Daphnia* из Хотонта похожи на каких-либо современных представителей рода, можно ли их отнести к "современным" группам видов, и т.д.

В целом иллюзия "редкости" сохранения до-кайнозойских Cladocera в ископаемом состоянии связана с малым числом попыток их найти и исследовать. Весьма вероятно, что остатки ископаемых мезозойских и палеозойских ветвистоусых могут быть найдены во многих музейных коллекциях.

5.4. Краткая заметка о кайнозойских находках

В данной книге я лишь вскользь касаюсь кайнозойских Cladocera, информация по которым обширна и разнообразна со времен первых находок (Heydon, 1862, Hagen, 1870).

Наиболее древние кайнозойские находки известны из местонахождения Мессель, Южная Германия, возрастом 47 млн.л.н. и относятся к среднему эоцену (Lutz, 1991). Особенно интересные фрагменты, в то числе, торакальных конечностей, были извлечены из копролитов рыб (Richter, Wedmann, 2005; Richter, Baszio, 2006). По мнению авторов, они относятся к "современным" видам *Daphnia* (*D.*) *pulex, Daphnia* (*C.*) *magna* и *Moina* cf. *macrocopa*. Помимо Daphniidae были найдены и остатки Bosminidae, но определить их до вида было невозможно.

Эоценовые-олигоценовые эфиппиумы Daphniidae известны из Западной Европы, США (Dickinson, Swain, 1967; Frey, 1964) и Китая (Yixin, 1995, Lai, Li, 1987), причем ряд из них якобы принадлежит к вымерших таксонам, описанным как новые для науки виды. К сожалению, чаще всего описания новых таксонов по такому материалу совершенно неубедительны, поскольку (1) неизвестны диагностические признаки эфиппиумов современных таксонов; (2) сохранность ископаемых эфиппиумов недостаточна для их всестороннего описания (например, неразличима микроскульптура, которая может быть полезна для различения видов). Поэтому, скорее всего, авторы, устанавливая новые таксоны, исходили из предпосылки, что Cladocera в те времена *apriori* должны были отличаться от современных, что неприемлемо. Это замкнутый круг, поскольку последующие исследователи, в свою очередь, могут использовать описания вымерших таксонов для доказательства отличий современной и эоценовой фаун!

По четвертичным Cladocera литература особо обширна, поскольку эта группа — один из наиболее важных объектов палеолимнологических реконструкций (см. Смирнов, 1984, 2010). В абсолютном большинстве публикаций не содержится каких-либо указаний на отличия плейстоценовых-голоценовых Cladocera от современных видов. Так, эфиппиумы и манди-

булы *Daphnia*, определенной авторами как *D. studeri*, найдены в отложениях возрастом 130000 лет из Восточной Антарктиды, что свидетельствует о том, что в то время в Антарктике существовали континентальные водоемы (Cromer et al., 2006).

Неваляйнен и др. (Nevalainen et al., 2011) обнаружили в голоценовых отложениях Шпицбергена неизвестный вид *Alona*. В то же время, описанная из отложений скандинавских озер *Unapertura latens* (Sarmaja-Korjonen et al., 2000) впоследствии была найдена и в современных водоемах (Nevalainen, 2008). Т.е., в целом морфологический подход практически не выявляет каких-либо заметных изменений в составе фаун кладоцер в течение голоцена-плейстоцена по сравнению с современностью.

В целом можно отметить, что в третичных и четвертичных отложениях остатки Cladocera обычны.

5.5. Перспективы дальнейших исследований

Помимо активного поиска Cladocera в коллекциях ископаемых различных музеев (в т.ч., на фрагментах с мелкими насекомыми), особо перспективным представляется детальное исследование копролитов рыб, в которых кладоцеры находятся в лучшей сохранности, чем обычно. Важно также исследовать янтари различного возраста, определенно содержащие личинок мелких водных насекомых, среди которых также могут присутствовать кладоцеры, обитающие в сходных с ними биотопах (Жерихин и др., 2008).

Глава 6. Экологическая морфология

6.1. Относительный характер экологического объяснения морфологических особенностей

Среди экологов распространено мнение, что "трудности видовой диагностики и связанные с этим ошибки в определении значительного числа видов пресноводного зоопланктона ... объясняются тем, что систематики пользуются в основном малозаметными морфологическими признаками, функциональное значение которых в большинстве случаев сомнительно" (Болдина, 2013, с. 98).

В целом, тенденция найти экологическое объяснение всем особенностям морфологии животных восходит к давним, и весьма наивным, этапам развития эволюционной теории. Также и сами современные теоретики-эволюционисты иногда критично относятся к построениям такого рода. Так, Докинс (2010, С. 71) правомочно отмечает умозрительность попыток объяснить ту или иную особенность строения организма с экологической точки зрения: "Животные, которых мы видим, с большой вероятностью уже устарели, так как они созданы действием генов, прошедших отбор в некую давнюю эпоху, когда условиями были иными" (Докинс, 2010, с. 71). Мало того, "термин "приспособленность", как его обычно используют экологи и этологи, не более, чем словесная уловка" (Докинс, 2010, с. 305).

По моему мнению, при эколого-морфологическом анализе той или иной группы следует четко разделить две задачи: (1) провести объективную и нейтральную (отрешившись от идеи, что вследствие сходности биотопа морфологическое сходство обязательно есть!) инвентаризацию общих черт животных той или иной экологической группы и (2) при здоровом скептицизме, найти хотя бы некоторые объяснения этим чертам в терминах приспособленности животных к той или иной экологической ситуации. При этом следует понимать, что во многих случаях вторая задача окажется невыполнимой. Многие адаптации есть "мешанина из временных приспособлений, сложенная при первой возможности из того, что было под рукой, и задним числом, а не предусмотрительно, одобренная естественным отбором" (Докинс, 2010, С. 79). При этом "природа не столько выбирает какие-то особые варианты, сколько истребляет неподходящие" (переписка Уоллеса с Дарвином, цитируется по: Докинс, 2010, С. 306.).

Также всегда следует помнить о филогенетических взаимоотношениях между таксонами, поскольку так называемые "конвергентные" черты, в которых на первый взгляд усматривается "приспособленность" к тем или иным условиям, могут вполне оказаться синплезиоморфиями той или иной клады, то есть, гомологиями, а совсем не конвергенциями, которые ищет экологическая морфология. Подобные черты должны обсуждаться уже в рамках задач эволюционной морфологии и филогении, а никак не в рамках экологической морфологии.

В целом морфологическая радиация предшествует адаптивной радиации, и лишь некоторые формы, порождаемые первой, используются как адаптации (Smirnov, 1999b; Smirnov, Kotov, 2009, 2010). При этом крайние (сильно специализированные) формы "обычно не бывают доминантами

или относительно обильными как в современных сообществах, так и в субфоссильных голоценовых комплексах" (Smirnov, 1999b, P. 35).

6.2. Адаптации к жизни во временных водоемах

Временные водоемы бывают заполнены водой лишь в многоводные периоды года. Для них характерна значительная смена физико-химических параметров по мере высыхания (например, изменение солености на порядки). Фрайер (Fryer, 1985b) обратил внимание на так называемый "парадокс постоянных водоемов". Они имеют по геологическим меркам небольшой срок жизни, причем, и в ходе их развития в них проходят радикальные изменения, они меняются до неузнаваемости. В то же время, временные водоемы, периодически заливаемые водой, сохраняются неизменными миллионы лет, что важно для понимания эволюции приспособлений к обитанию в них (см. также: Potts, Durning, 1980).

Все Cladocera из временных водоемов относятся к одной группе в отношении жизненной стратегии (Wiggins et al., 1980): постоянные резиденты, переживающие неблагоприятные условия (высыхание, промерзание) в том же водоеме в виде яиц и способные только к пассивному расселению. Следует отметить, что во временных водоемах присутствуют две основные экологические категории Cladocera: узкоспециализированные виды (например, *Moina* и многие виды *Daphnia* подрода *Ctenodaphnia, Extremalona*) и широкие эвритопы (например *Alona* s.lat. подрода *Coronatella*).

У Moinidae главной адаптацией к жизни во временных водоемах стала замкнутая выводковая сумка, это синапоморфия Moinidae. Несомненно, что предки Anomopoda имели открытую выводковую сумку, подобно современным "Conchostraca".

При переходе к вынашиванию эмбрионов в замкнутой выводковой сумке резко повысилась защищенность последних, поскольку они оказались полностью изолированы от окружающей среды (Аладин, 1996). Во временных водоемах на протяжении короткого периода его заполнения водой в течение одного сезона часто сильно меняется химический состав воды (в первую очередь, соленость в случае солоноватоводного водоема). Эмбрионы в замкнутой сумке защищены от подобных изменений. По-видимому, замкнутая выводковая сумка явилась преадатпацией Cladocera к проникновению в водоемы со значительной соленостью, нередко сильно превышающей океаническую (до 104,7‰) (Negrea, 1983; Fryer, 1991b; Аладин, 1996). При этом Moinidae не проникли в морские воды. Отметим, что некоторые виды с незамкнутой выводковой сумкой также проникают в континентальные водоемы со значительной соленостью, в первую очередь, это некоторые виды рода *Daphnia,* входившие ранее в состав рода "*Daphniopsis*", встречающиеся при солености до 68‰ (Bayly, 1993).

Вторым преимуществом замкнутой выводковой сумки явилась возможность перехода Moinidae к особому типу вынашивания эмбрионов, когда они получают питание от матери. При этом отпала необходимость в закладке яиц с большим количеством желтка и появилась возможность закладывать больше мелких яиц, которые увеличиваются в размере в выводковой сумке по ходу эмбриогенеза, а последняя растягивается под их объем.

Следующей адаптацией к обитанию во временных водоемах является наличие усовершенствованного эфиппиума, характерного как для Moinidae, так и Daphniidae (см. главу 3). При этом, как для Daphniidae, так и для Moinidae характерна стратегия "легкая партеногенетическая самка — легкий эфиппиум" (см. выше). Покоящиеся яйца в эфиппиумах Moinidae хорошо защищены от неблагоприятных условий, снабжены сложной скульптурой, хорошо переносят высыхание, легко переносятся из водоема в водоем ветром, птицами и др. способами.

По мнению Макрушина (1985а, 1992), анатомической адаптацией к обитанию во временных водоемах явилась выработка так называемого эуфиллоподного типа желтка покоящихся яиц, отличающегося от желтка партеногенетических яиц, содержащего многочисленные жировые вакуоли. Однако, имеются серьезные доводы в пользу того, что, напротив, именно эуфиллоподный желток — это анцестральное состояние, а желток партеногенетических яиц — продвинутое, см. главу 9.

Широкие эвритопы из подсемейства Aloninae (семейство Chydoridae) обитают в водоемах всех типов, как стоячих, так и текучих (см. раздел про *Coronatella rectangula* у Flössner, 2000), они обычны во временных водоемах, особенно солоноватых и соленых. Видимо, толерантность к солености является важнейшей адаптацией этих рачков к жизни во временных водоемах, однако, они могут присутствовать и в "совершенно" пресных водоемах. Часто такие виды доминируют во временных водоемах аридных территорий: на острове Сокотра, в пустынях Африки и Австралии, и т.д. Известно, что эти животные особо легко расселяются по сравнению с другими Chydoridae: видимо, их покоящиеся яйца особо надежно защищены от высыхания, хотя внешне это никак не проявляется. Высокая способность к колонизации новых местообитаний, в частности, проявляется в присутствии широких эвритопов на островах с в целом обедненной фауной (Van Damme, Dumont, 2008c). Среди Aloninae есть и другие группы видов, обитающие почти исключительно в солоноватых и соленых, постоянных или временных водоемах (Alonso, 1996; Sinev et al., 2009).

6. 3. Адаптации к планктонному образу жизни

Некоторые особенности планктонных Anomopoda, связанные с их филогенетическим положением. Адаптациям ветвистоусых ракообразных к планктонному образу жизни, как морфологическим, так и поведенческим, физиологическим и др., посвящена обширная литература (Woltereck, 1919; Киселев, 1969; Fryer, 1991b; Dumont, Negrea, 2002; Lampert, 2011; Smirnov, 2013, и др.). Поэтому в данной книге я коснусь лишь отдельных моментов жизни Anomopoda в отрыве от субстрата.

Все представители Cladocera тяжелее воды, при этом, все Ctenopoda (как планктонные, так и прочие), Haplopoda и Onychopoda — животные более "легкие", с относительно тонкими покровами. Исследования объема животного в зависимости от длины тела и удельного веса различных планктонных Cladocera проводились неоднократно (обзор: Smirnov, 2013), однако, оперировать этими величинами затруднительно, поскольку удельный вес рачка меняется в зависимости от того, голоден он или сыт, вышла молодь из выводковой сумки или нет, наконец, он закономерно изменяется в течение суток (Eyden, 1923).

Anomopoda в целом гораздо более массивны, сходны с предполагаемым "тяжелым" предком Cladocera, чем представители других отрядов (см. главы 7-9). Истончение покровов характерно только для Daphniidae и Moinidae. Представители рода *Bosmina*, напротив, — рачки гораздо более "тяжелые", чем объясняется их неспособность к парению в толще воды. Для поддержания своего положения *Bosmina* вынуждена постоянно бить антеннами II. Ситуация с Bosminidae напоминает таковую с акулами: эти рыбы, будучи тяжелее воды, также вынуждены безостановочно плавать, иначе они утонут.

Покровы *Bosmina* весьма прочны и вследствие чего очень хорошо сохраняются в озерных отложениях (Austin, 1942; Goulden, Frey, 1963; Смирнов, 1984, 2010). Их покровы утолщены без каких-либо различий между отдельными частями тела, что, вообще говоря, не характерно для планктонного животного и свидетельствует, по моему мнению, о недавнем выходе Bosminidae в планктон. Я согласен с Вольтереком (Woltereck, 1919) в том, что Bosminidae произошли от хидоридоподобных предков с прочными и толстыми покровами, обитавших в прибрежье крупных водоемов. В данном случае родство оказывается более важным, чем образ жизни.

Уменьшение удельного веса животного достигается также запасанием жировых капель (в чем прослеживается сезонность). У Ctenopoda рода *Holopedium* имеется мощная слизистая капсула, которая, помимо защитной функции, обеспечивает плавучесть.

Уменьшение заметности и прозрачность. Следует отметить, что в целом прозрачность относительно широко распространена у животных различных таксономических и экологических групп (Johnsen, 2001), ее не следует считать уникальной для планктонных организмов, но у последних она более распространена. При этом для планктеров важно быть малозаметными и в поляризованном свете, в котором способны видеть хищники, в том числе, рыбы (Hawryshyn, 1992), что иногда бывает особенно сложной задачей (Johnsen et al., 2010).

Для достижения бóльшей прозрачности у различных планктонных животных бывает сокращен относительный размер глаза. Хотя это и незначительная по размеру структура, представители Cladocera с пятном глазного пигмента разной величины в разной степени выедаются рыбами. Заметность анатомических структур в случае прозрачного животного оказывается важнее, чем размеры тела (Zaret, 1972; Zaret, Kerfoot, 1975).

Невозможно сделать прозрачной не только глаз, но и пищу в кишечнике. В связи с этим важной тенденцией является также минимизация заметности профиля темной кишки, содержащей пищу, в проходящем свете (Johnsen, 2001). Поэтому кишечник у планктеров утончается и максимально выпрямляется. По моему мнению, это является одним из объяснений того факта, что у планктонных животных не бывает петель кишечника. При этом у предков *Bosmina* кишечник мог иметь петли, о чем говорит находка абнормальной особи, имеющей таковые (Kotov et al., 2009a).

Обращаю внимание на тот факт, что размер яичников самок, в которых перед закладкой яиц накапливается окрашенный желток, также не может быть очень велик у планктонных животных, поскольку сильно увеличивает их заметность. Возможно, это было одним из условий, предопределяющих относительно небольшие яичники и мелкое потомство у *Daphnia*, путь r-стратегии. Большие и заметные яичники *Bosmina*, скорее, свидетельствуют об их недавнем вселении в планктон.

Латеральное сжатие есть также элемент повышения малозаметности, о чем более подробно написано в главе 3.

Следует также отметить, что почти вертикальное расположение оси тела *Daphnia* при плавании сильно снижает заметность животного при взгляде снизу (Цветная вкладка 1-А-Б). Возможно, подобный стиль плавания выработался, в том числе, и для уменьшения заметности животного с продолговатым телом и кишечником, расположенным вдоль его оси.

Даже у самого прозрачного животного, "слабым местом" в системе маскировки всегда является поверхность, которая отражает свет вследствие изменения индекса рефракции на границе вода-покровы. Проблема понижения заметности поверхности прозрачного животного обычно решается путем образования на ней микроскульптуры (Johnsen, 2001).

Следует также отметить, что на ретикуляции створок *Daphnia* происходит дифракция падающего сверху на рачка солнечного света. В результате отбрасываемая животным тень становится несколько большей по размеру, зато гораздо более светлой. Также для наблюдателя снизу (хищника) контуры животного размываются на фоне светлого неба.

Дифференцированное упрочнение тела. В отличие от прибрежных животных (и произошедших от них Bosminidae), первично планктонные Daphniidae не могут позволить себе равномерного упрочнения покровов тела. В целом для планктонных ракообразных характерны тонкие раковинки (Киселев, 1969). Стратегия укрепления тела у многих планктонных животных иная: в целом покровы, наоборот, тонки, в то время как на теле имеются части, дополнительно армированные и укрепленные. Кстати, подобный тип эволюционных изменений покровов характерен для многих других членистоногих и появился очень давно, еще на ранних этапах "артроподизации" ("бляшечное укрепление" по Пономаренко, 2004).

У Daphniidae спинной и брюшной края створки специально армированы и снабжены зубчиками, имеются колонны в пространстве между верхним и нижним листками кутикулы створки, а также на теле развита система выростов, иногда очень сильных и прочных (см. главу 3). При этом у Bosminidae в связи с их выходом в планктон также развилась система выростов, в первую очередь, это дистальный вырост на антенне I и мукро.

Защитные выросты на голове и створке. К наиболее характерным адаптациям планктонных животных относятся образование ими выростов и придатков различной формы и местоположения (Киселев, 1969). Если до 70-х годов XX века такие выросты тела планктонных Anomopoda, как хвостовая игла и шлем *Daphnia*, обсуждались в основном в связи с гидродинамикой (Woltereck, 1920; Wagler, 1927; Jacobs, 1961; Hutchinson, 1967; Киселев, 1969), то в настоящее время взгляды на их функцию изменились.

Хвостовая игла, шипики на спинном и брюшном краях створки, шлем, острые форниксы, медиальный киль (Рис. 292-295) и система так называемых шейных шипиков у *Daphnia* ныне рассматриваются как защитные образования, предохраняющие рачков от атак мелких хищников (Li, Li, 1979; Hebert, Greve, 1985; Havel, 1987; Dodson, 1989; Parejko, 1992), и даже мальков рыб, как в случае с *Daphnia lumholtzi* (Havel, Hebert, 1993; Tollrian, 1994). Косвенными доказательствами защитной роли подобных выростов у *Daphnia* являются находки рачков с обломанной хвостовой иглой, "надкусанным" килем на голове, и др., выживших после травм (Рис. 293, см. также Глаголев, 1986). Происхождению таких травм у планктонного животно-

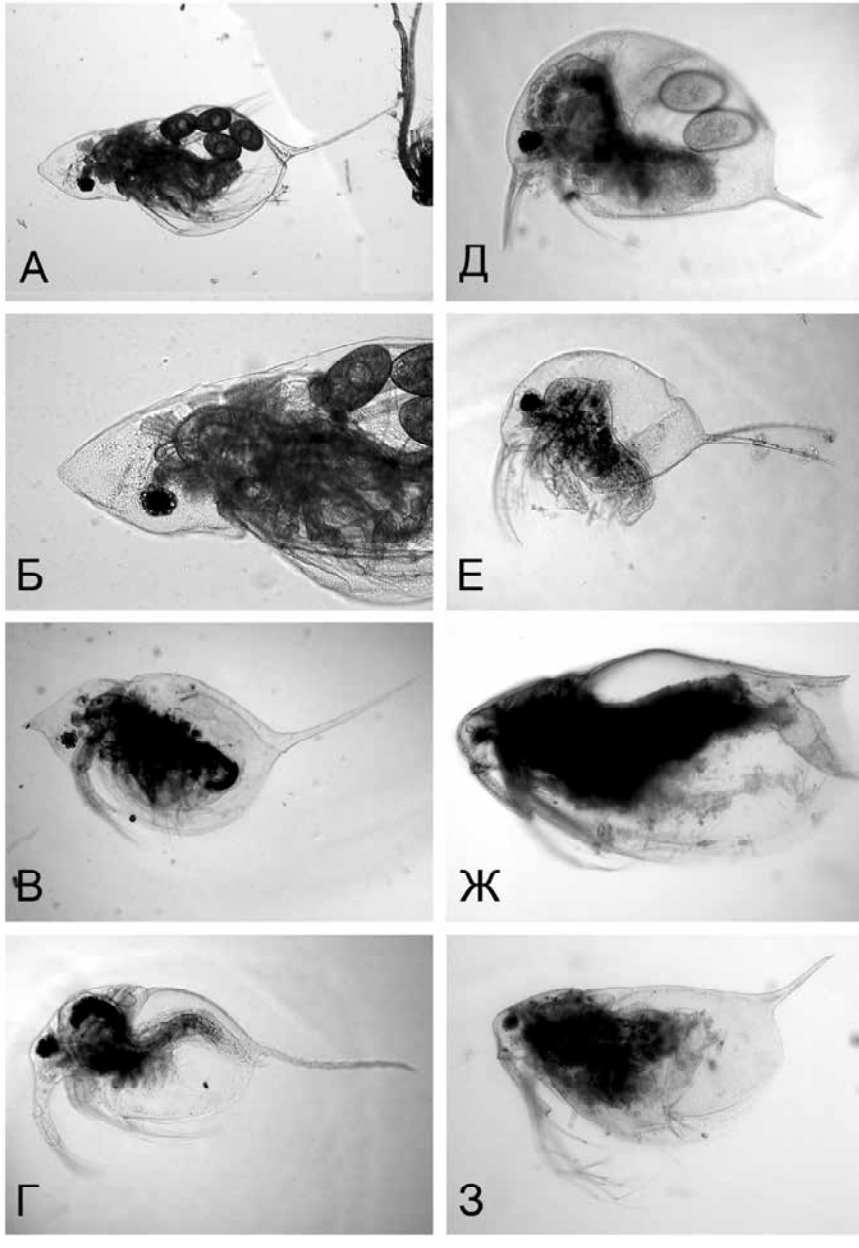


Рисунок 292. Самка Anomopoda с хвостовой иглой:
А-Б — *Daphnia galeata*, общий вид взрослой самки и ее голова, вид сбоку; В — *D. lumholtzi*, общий вид взрослой самки; Г — *Bosminopsis negrensis*, общий вид взрослой самки; Д-Е — *Bosmina hagmanni*, общий вид взрослой и ювенильной самки; Ж-З — *Ophryoxus gracilis*, общий вид взрослой и ювенильной самки. Не в масштабе.

го, взвешенного в толще воды и не касающегося субстрата, непросто найти другое объяснение помимо неудачной атаки со стороны какого-либо небольшого хищника.

Мукро и длинный дистальный вырост антенн I *Bosmina* также являются защитными образованиями (Black, 1980; Kerfoot, 1980a-b; Kerfoot, Peterson, 1980; Hellsten, Stenson, 1995). Это подтвердили Спрулс с коллегами (Sprules et al., 1984), показав на анализе 67 водоемов прямую зависимость между относительной длиной антенн I и мукро и концентрацией беспозвоночных хищников в водоеме. Именно с вариациями в прессе рыб и беспозвоночных хищников частично связаны и сезонные изменения морфологии *Daphnia* и *Bosmina*, цикломорфозы (Kerfoot, 1975, 1977b, 1980b; Manning et al., 1978; Nilssen, Larsson, 1980; Nilssen et al., 1980; Hellsten, Stenson, 1995).

У некоторых *Bosmina* выводковая камера оттянута в виде мощного горба (Рис. 294-B), наличие которого заметно замедляет плавание (Lagergren, 1997). Особенно это замедление выражено при низких температурах, когда вязкость воды повышена (Lagergren et al., 2000), что частично объясняет присутствие горба у *Bosmina* только в летнее время. Горб — это также защитная структура (Hellsten et al., 1999), длина которой коррелирует с длиной антенн I и зависит от концентрации беспозвоночных хищников в водоеме (например, *Leptodora*) и не зависит от размера кладки (Lagergren et al., 2002) (в отличие от моин, у которых размер выводковой камеры явно

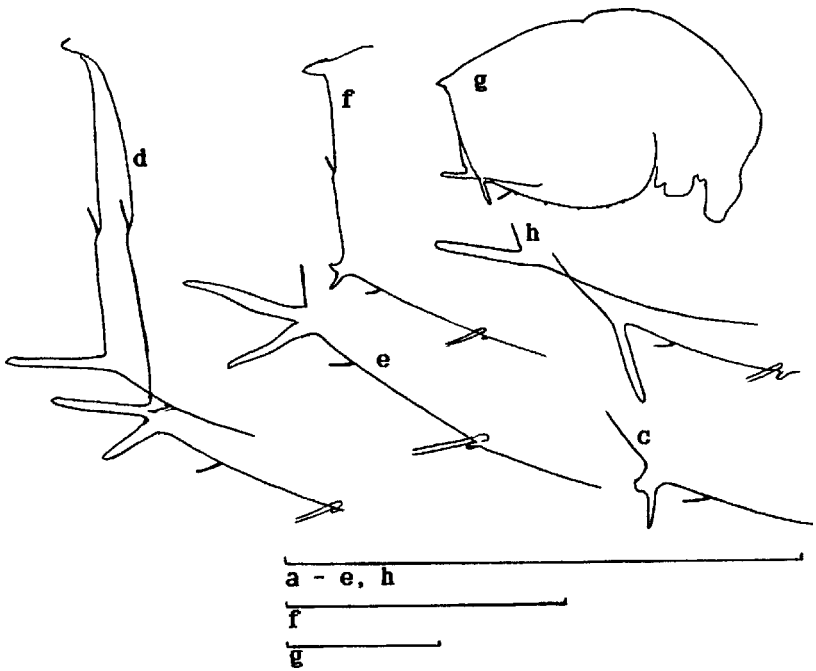


Рисунок 293. Мукро и антенны I в амазонских популяциях *Bosminopsis deitersi*, обкусанные хищниками, и уродливая регенерация откушенных частей (По: Kotov, 1997c).

зависит от размера кладки, и выводковая камера растягивается по мере роста эмбрионов в ней). Отметим, что животное, отказываясь от обтекаемой формы тела, рискует быть обнаруженным хищником по более сильно выраженному гидродинамическому следу движущегося рачка (Gries et al., 1999).

Независимый переход представителей Daphniidae и Bosminidae к жизни в прибрежном и пелагическом планктоне сопровождался выработкой, в некоторых случаях, аналогичных защитных образований. Несомненно, что в двух филогенетически удаленных группах, Scapholeberinae и Bosminidae, мукро появился независимо. У *Megafenestra* и *Scapholeberis* длина мукро меняется в течение сезона (Dumont, Pensaer, 1983), как и у видов рода *Bosmina*, у которых присутствие в популяции особей с обломанным мукро

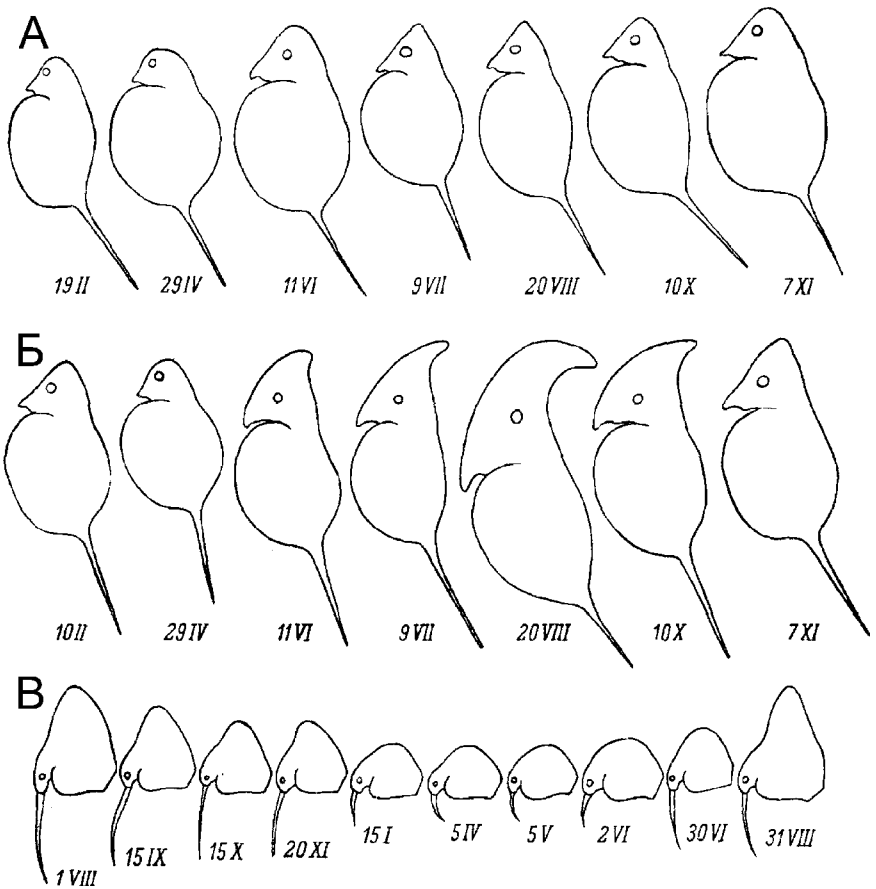


Рисунок 294. Цикломорфоз *Daphnia longiremis* (А) и *D. cristata* (Б) в озере Ёрен-Зее (Швеция) (по: Freidenfelt, 1913); *Bosmina coregoni gibbera* в озере Юл-сё (Германия) (В). (по: Rьhe, 1913).

рассматривается как последствие атак беспозвоночных хищников (Dodson, 1974). Для популяций *Scapholeberis* также отмечена значительная доля особей с обломанным мукро: 8.2% от общего числа (Ермаков, 1927, 1929). Многочисленные особи *Bosminopsis deitersi* с обломанными мукро были найдены в пробах из Бразилии (Kotov, 1997c).

Хищники могут влиять на рачков прямо, например, избирательно выедая наиболее заметных и наименее защищенных выростами особей (O'Bruer et al., 1979; Dodson, 1974; Kerfoot, 1977b, 1980a; Havel, 1987; Havel, Dodson, 1987). Однако даже более важным является непрямое взаимодействие хищника и жертвы. Показано на многочисленных примерах, что сигналом к

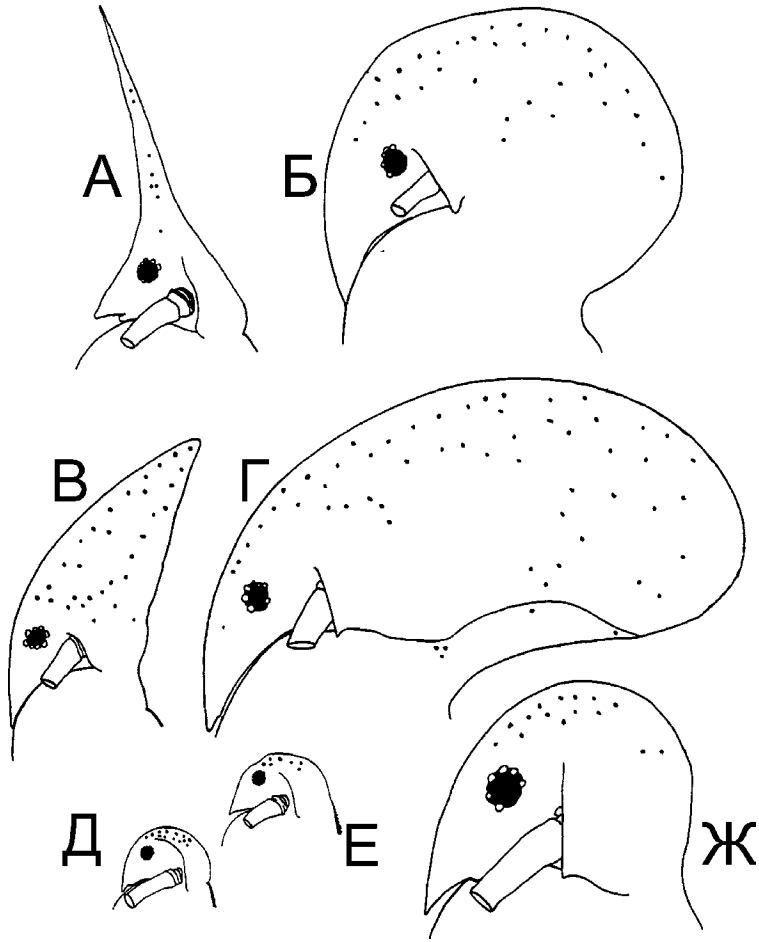


Рисунок 295. Положение полиплоидных клеток в головном отделе различных *Daphnia* (*Ctenodaphnia*):
А — *D. lumholtzi*; Б — *D. longicephala*; В — *D. projecta*; Г — *D. cephalata*; Д — *D. angulata*; Е — *D. nivalis*; Ж — *D. carinata*. Без масштаба. (По: Beaton, Hebert, 1997).

образованию (или увеличению размеров) защитных структур у планктонных животных разных систематических групп (Dodson, 1989; Parejko, 1991, 1992; Larsson, Dodson, 1993; Tollrian, Harvell, 1999; Brandl, 2005; Хлебович, Дегтярев, 2005; Lampert, 2011) является присутствие в воде кайромонов — веществ (метаболитов), выделяемых хищником. Образование защитных структур требует серьезных энергетических затрат ("бесплатных обедов не бывает", Докинс, 2010, и многие предыдущие авторы, не имеющие отношения к биологии), поэтому при отсутствии хищника рачок зачастую отказывается от них (Kerfoot, 1977a; Tollrian, 1991; Tollrian, Harvell, 1999). Специальная литература посвящена особенностям формирования шейных шипиков у отдельных видов дафний (Juračka et al., 2011; Lampert, 2011; Кирдяшева, Котов, 2013б; Naraki et al., 2013), зависимости интенсивности формирования шипиков от концентраций кайромонов (Tollrian, 1993), химическому ингибированию перехода обычной морфы в защитную и обратно (Хлебович, 2009; Miyakawa et al., 2013), нейрофизиологическим основам образования защитных структур (Barry, 2002), а также попыткам найти в геноме *D. pulex* гены, запускающие формирование шипиков в онтогенезе (Tollrian, Leese, 2010; Naraki et al., 2013). По-видимому, первая работа по непрямому влиянию хищника на морфологию жертвы выполнена Бошамом (Beauchamp, 1952) на хищных и "мирных" коловратках, и с тех пор были опубликовано множество статей по данной теме, хотя следует отметить, что в последнее время интерес к кайромонам несколько упал.

Битон и Эбер (Beaton, Hebert, 1997) выявили в гиподерме на голове *Daphnia* серию немногочисленных, крупных, полиплоидных клеток (Рис. 295). Они, по мнению авторов, координируют интенсивность митозов окружающих диплоидных клеток и, таким образом, управляют образованием шлема или шейных зубчиков. Видимо, именно эти полиплоидные клетки и снабжены рецепторами, воспринимающими наличие кайромонов в воде.

Несколько иную модель образования шипиков предложили недавно японские исследовали (Naraki et al., 2013). По их мнению, образование выступа на голове ювенильных *Daphnia* и шипиков на нем (или на поверхности головы в случае отсутствия выроста) опосредовано различными механизмами, хотя и оба они запускаются кайромонами хищников. При индуцировании шипиков, эпителий головы между зонами прикрепления двух больших пучков мускулатуры антенн I быстро разделяется на два слоя. В образовании шейных зубчиков принимают участие только клетки верхнего, одноклеточного, слоя. В то же время, рост нижнего слоя, который быстро становится многоклеточным, приводит к образованию выступа. Авторы (Naraki et al., 2013) попробовали предложить достаточно умозрительную схему индуцирования этих процессов различными известными для *Daphnia* генами, нуждающуюся в серьезной проверке.

Немецкие исследователи (Laforsch et al., 2004; Rabust et al., 2013) продемонстрировали, что наружные морфологические изменения планктонных *Daphnia* являются только "верхушкой айсберга" всех защитных преобразований под влиянием кайромонов. Оказывается также, что толщина верхнего и листка кутикулы, толщина створки и толщина колонок, соединяющих наружный и внутренний листки кутикулы, возрастает почти в два раза. При этом при утолщении в два раза прочность кутикулы на разлом возрастает в 5 раз (Rabust et al., 2013). Хотя авторы и не обсуждают данное преобразование, на их фотографиях видно, что у особей *Daphnia*, находя-

щихся под влиянием кайромонов хищников, значительно увеличивается высота складок — линий ретикуляции. На каких-либо представителях других семейств подобных исследований не проводилось.

Также необходим учет вклада гидрологических факторов в индуцирование формирования шлема *Daphnia*. Так, Лафорш и Толлриан (Laforsch, Tollrian, 2004) показали, что только в условиях повышенной турбуленции в эксперименте возможно получить *D. cucullata* со столь же мощно развитым шлемом (55% длины тела), как в природных популяциях. В то же время, после простой индукции образования шлема кайромонами он у *Daphnia cucullata* в лабораторной культуре имеет заметно меньшие размеры, чем у таковых в природе.

В целом для Anomopoda, в отличие от Ctenopoda, более характерна пассивная защита от хищников (Korovchinsky, 1990). Наличие длинных выростов тела более характерно для планктонных или, по крайней мере, более активно плавающих видов. Лишь единичные бентосные животные (*Ilyocryptus cornutus*, *I. paranaensis*, *Drepanothrix dentatus*, *Chydorus bicornutus*) снабжены крупными выростами створок, поскольку последние могут помешать животному протискиваться между растениями, продвигаться в наилке и т.д. Отрыв от субстрата и переход к жизни в открытой воде привел к отказу от старых принципов структурной организации: стало возможным развитие игл, шлемов, шипов и др. Именно у типичных планктеров (*Daphnia*, *Bosmina*) и обитателей нижней стороны поверхностной пленки (Scapholeberinae) выросты бывают развиты в наибольшей степени и аналогичны. Переход к новому "стилю жизни" (Fryer, 1991b) сопровождался изменением стратегии в отношении формы тела.

Впрочем, среди Macrothricidae, обитающих в прибрежье, имеется несколько видов с выростом на задне-спинном углу створок, напоминающим хвостовую иглу *Daphnia* или *Bosminopsis*, такие как *Ophryoxus gracilis*, *Macrothrix sioli*, *M. brandorffi*, *M. pholpunthini* (Lilljeborg, 1901; Kotov, Hollwedel, 2004; Kotov et al, 2005b). Зубчики на задне-брюшном углу створки некоторых Chydoridae (*Pleuroxus*, *Camptocercus*, *Acroperus*, *Alona dentifera*) могут быть расценены как аналог мукро Bosminidae. Однако Chydoridae и Macrothricidae с выростами в задней части створок малочисленны, и эти выросты у них (за исключением *Ophryoxus*) не бывают столь развиты, как у планктонных *Daphnia* и Bosminidae, для которых они представляют собой характерную особенность, несомненно связанную с обитанием в планктоне.

Вкладом в изучение защитных структур Anomopoda явилась находка хвостовой иглы на эфиппиумах *Daphnia* из мезозойского местонахождения Хотонт (около границы юра/мел) (Kotov, Taylor, 2011). Хвостовая игла рассматривается как структура, защищающая рачка от атак мелких беспозвоночных хищников, причем ее длина в конкретном водоеме зависит от плотности хищников в нем (Havel, 1987; Dodson, 1989). При этом вместе с *Daphnia* sp. в Хотонте найдены и многочисленные Chaoboridae (587 отпечатков), которые "играли в мезозойских биоценозах более важную роль, чем в современных" и, скорее всего, питались как раз ветвистоусыми ракообразными (Lukashevich, 1996). Взаимоотношениям "хищник-жертва" на примере пары *Daphnia*—*Chaoborus* посвящено много публикаций (см. выше), однако, экологи никогда не обсуждали степень древности защитных структур. При этом показано, что коэволюция пары *Daphnia* — *Chaoborus* насчитывает уже не менее 145 млн. лет. (Kotov, Taylor, 2011).

Среди других морфологических адаптаций к планктонному образу жизни предыдущими авторами разобраны уменьшение размеров тела и наличие студенистой оболочки (Киселев, 1969).

Редукция системы головных пор. Не объясненным остается факт редукции системы головных пор у планктонных Anomopoda. Так, только два рода отряда, *Daphnia* и *Moinodaphnia* (последняя, хотя и не является типичным пелагическим планктером, тоже весьма подвижное животное) не имеют во взрослом состоянии ни фронтальной головной поры, ни каких-либо пороподобных структур на спине. В то же время, ближайшие к *Daphnia* роды *Ceriodaphnia* и *Simocephalus* несут как фронтальную головную пору, так и разнообразно устроенные пороподобные структуры на месте дорсального органа (Berner, 1987; Orlova-Bienkowskaja, 2001).

У Bosminidae система головных пор упрощена по сравнению с другими хидоридоподобными рачками. Взрослый *Bosminopsis* снабжен только фронтальной порой, *Bosmina* имеет латеральные, медиальную и фронтальную головные поры.

Представители подсемейства Aloninae в подавляющем своем большинстве обладают сложной системой главных спинных головных пор, но у планктонной *Indialona* найдена только одна маленькая главная головная пора (плюс фронтальная и латеральные головные поры). Имеются лишь немногие другие Chydoridae с редуцированной системой пор, такие как *Ephemeroporus* (но за ним также замечен периодический выход в планктон, см.: Brehm, 1939!) и *Alona dentifera* с неизученной биологией. При этом часто выходящий в планктон *Chydorus sphaericus* имеет нормально развитую систему пор.

Для эволюции Anomopoda характерен путь увеличения защищенности тела, достигаемый у Daphniidae и Chydoridae разными путями. У хидоридоподобных Anomopoda происходит увеличение толщины покровов и их склеротизация. У Daphniidae, напротив, покровы в целом утончаются, но при этом защищенность тела увеличивается другими способами, например, развитием системы выростов в рамках стратегии пассивной обороны от хищников. Не исключено, что исчезновение головных пор у Daphniidae — это шаг в рамках той же стратегии, устранение "ахиллесовых пят". В пользу этой гипотезы свидетельствует анализ остатков *Daphnia* и *Ceriodaphnia*, убитых крупными Cyclopoida, проведенный Ли и Ли (Li, Li, 1979). Хотя эти авторы и не упомянули о головных порах, они заключили, что циклопы очень часто "прокусывают" именно спинную часть тела рачка на границе головы и створок, где и расположены спинные головные поры.

Редукция щетинок по краю створки. На примере *Daphnia* можно проследить связь присутствия-отсутствия щетинок на краю створки с образом жизни. Если у более тяжелых *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) и примитивных видов подрода *Daphnia* s.str. (Рис. 296-А-Б), встречающихся преимущественно в мелких, временных водоемах, эти щетинки обычно имеются, то у видов группы *Daphnia longispina*, обитателей пелагического планктона крупных озер, они отсутствуют (Рис. 296-В). Эти щетинки необходимы для взаимодействия с субстратом во время его касания. Поскольку пелагические *Daphnia* от субстрата полностью оторваны, им эти щетинки не нужны. Эти щетинки имеются у самцов, и они, по-видимому, участвуют в распознавания самки при копуляции.

У Bosminidae имеются остатки непрерывного ряда щетинок вдоль брюшного края: это короткая серия щетинок на передне-брюшной части створки и единственная Курциева щетинка на задне-брюшном углу.

Слияние оснований антенн I самки с головой. Слияние оснований антенн I самки с головой произошло независимо у самок Bosminidae и *Daphnia* (Daphniidae), при этом антенна I самца остается подвижно сочлененной с

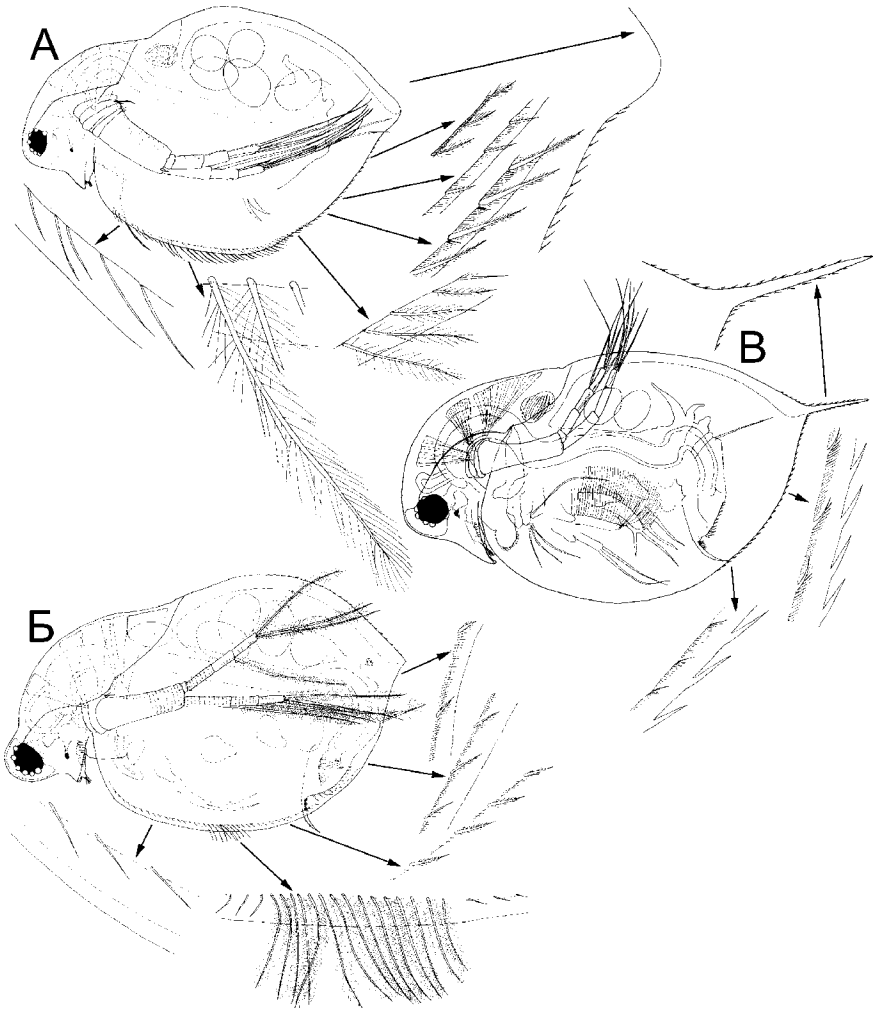


Рисунок 296. Вооружение створок разных видов подрода *Daphnia* (*Daphnia*):
А — *D.* (*D.*) *cavicervix,* примитивный вид с полным рядом щетинок на брюшном крае; Б — *D.* (*D.*) *izpodvala*, вид с группой щетинок в середине брюшного края; В — *D.* (*D.*) *curvirostis* с полностью редуцированными щетинками на брюшном крае. Не в масштабе. (А по: Kotov, Gololobova, 2005; Б по: Kotov, Taylor, 2010; В по: Ishida et al., 2006).

ней. У самки *Daphnia* антенны I крайне малы, а у некоторых видов, например *D. curvirostris*, *D. galeata* и др., основание антенны I полностью редуцировано, так что эстетаски и чувствительная щетинка расположены прямо на поверхности головы. Напротив, у Bosminidae антенны относительно длинные (надо принимать во внимание, что дистальный вырост на антенне I *Bosmina* — это новообразование, не имеющее аналогов у других Anomopoda, поэтому не стоит говорить об очень длинных антеннах первых).

Подвижные антенны I могут мешать быстрому плаванию животного, обитающего в отрыве от субстрата. Их подвижность бывает необходима для ощупывания пространства перед рачком при его движении по субстрату, а также самцу для удержания самки при копуляции. В планктоне встреча с крупным объектом гораздо менее вероятна, и большее значение имеет не осязание, а другие органы чувств (химическое чувство, восприятие колебаний воды). При этом следует отметить, что у представителей другого отряда — Ctenopoda — планктонные представители сохранили подвижные антенны I.

Интересно, что срастание оснований антенн I (как очень маленьких у *Daphnia*, так и относительно хорошо развитых у Bosminidae) с поверхностью головы сопровождается каждый раз переходом чувствительной щетинки с тела придатка непосредственно на поверхность головы. Даже у тех видов *Daphnia*, у которых основания антенн I вполне хорошо развиты, у многих видов чувствительная щетинка уже расположена на поверхности головы, а не на теле антенны. Этот факт подтверждает гипотезу о том, что единственная чувствительная щетинка на антенне I самки располагалась у предков Anomopoda на ее теле базально. Поэтому срастание антенны I с головой сопровождается включением этой щетинки в ее состав.

Использование самцом антенн I для удерживания самки про копуляции. В связи с большей подвижностью самки и самца и полном отрыве их от субстрата возникает необходимость более прочного контакта при копуляции. В связи с этим, антенны I самца вовлекаются в удерживание самки, и их функция становится не менее важной, чем таковая у крюка на торакоподе I, используемого для захвата створки самки самцами подавляющего большинства Cladocera. При этом антенна I самца становится подвижной и видоизменяется различным способом. Чаще всего для удерживания самки используется дополнительная, так называемая "самцовая" щетинка, достигающая у некоторых видов Daphniidae значительной длинны. У самцов *Bosmina* для удерживания самки на конце антенны I имеется специальный вырост, аналогов которого у других Cladocera не найдено.

Отметим, что у подвижных Moinidae — обитателей преимущественно временных водоемов, самцы также используют длинные антенны I, вооруженные специальными крюками, для удержания самки при копуляции.

Редукция шипов на антеннах II. Апикальные и некоторые другие членики антенн II многих Anomopoda снабжены шипами, особенно развитыми у бентосных форм (см. далее). Этими шипами рачки цепляются при протискивании сквозь растительность или субстрат (Fryer, 1968, 1974; Смирнов, 1975; Коровчинский, 2004). Напротив, у планктонных форм эти шипы редуцированы.

Однако у части видов Chydoridae и Macrothricidae (*Chydorus*, *Pleuroxus*, *Alonella*, *Eurycercus*, *Lathonura*, *Macrothrix paulensis*) передвижение по субстрату осуществляется при помощи торакопода I, а антенны II не участву-

ют в локомоции (Fryer, 1968, 1974; Smirnov, 1999a). У таких видов шипы на антеннах II также очень малы.

Эфиппиум. Эфиппиум устроен у двух основных групп планктонных Anomopoda совершенно различно, у Daphniidae он легкий, приспособленный для плавания, поскольку снабжен воздушными камерами, и распространения, чему, например, способствуют шипики, цепляющиеся за оперение водоплавающих птиц. В то время у Bosminidae он тяжелый, погружается дно и не выносит высушивания и промораживания (Макрушин, 1989), что затрудняет расселение рачков. То есть выход в планктон не привел Bosminidae к облегчению собственного тела и эфиппиума. Они сохранили соотношение "тяжелая самка – тяжелый эфиппиум", характерное для хидоридоподобных Anomopoda, хотя оно и представляется невыгодным для планктонного животного.

6. 4. Адаптации к жизни в нейстоне

Жизнь на нижней стороне поверхностной пленки характерна для *Scapholeberis* и *Megafenestra* (Daphniidae) (Цветная вкладка 1-Г-Д), а также *Dadaya* (Chydoridae). Адаптация к такому образу жизни включает специализацию брюшного края створки, который спрямлен на значительном своем протяжении и несет специализированные щетинки (Fryer, 1968, 1991b). При этом брюшная сторона рачка уплощена, так что на вентральной стороне тела имеется специальная, относительно обширная, площадка, вооруженная специализированными щетинками (*Scapholeberis, Dadaya*) и плотно соприкасающаяся с поверхностной пленкой воды.

Другой важной адаптацией к жизни на нижней стороне поверхностной пленки является дифференцированная окраска животного: его брюшная часть гораздо темнее, чем спинная часть (Fryer, 1968, 1991b). Такая оттеняющая окраска маскирует рачка, прикрепившегося к поверхностной пленке, поскольку последний "сливается" с относительно светлым небом при взгляде снизу и с относительно темным дном водоема при взгляде сверху (Цветная вкладка 1-Г-Д). Оттеняющая окраска характерна для большинства видов рыб, однако, если у рыб, плавающих брюшной стороной вниз, именно эта сторона окрашена светлее, то у Cladocera, располагающихся брюшной стороной вверх – темнее. Помимо маскировочной функции, окраска защищает рачков и от неблагоприятного действия ультрафиолетового излучения.

При этом все вышеупомянутые нейстонные Anomopoda способны к плаванию в толще воды.

6.5. Адаптации к бентосному образу жизни

Общие замечания. Во второй половине XX века объектом интенсивных функционально-морфологических исследований стали литоральные Cladocera (Fryer, 1968, 1974; Сергеев, 1972), но сравнительному анализу адаптаций у представителей разных семейств со времен серии работ Смирнова (1969, 1971a, Smirnov, 1999a-b) не уделялось достаточного внимания.

В пробе, отобранной со дна водоема средней полосы России, часто присутствуют десятки видов ветвистоусых ракообразных. Однако для боль-

шинства из них дно не является типичным биотопом. Плавая над ним, или только временами ползая по его поверхности, эти виды бóльшую часть времени обитают в зарослях или входят в состав прибрежного планктона. Так, *Daphnia magna* — планктонный вид, но в случае недостатка пищи взмучивает донные отложения и отфильтровывает пищу со дна водоема. Поэтому выделение группы бентосных Cladocera оказывается несколько условным (Котов, 2006а), учитывая, к тому же, неизученность биологии многих видов.

Особая экологическая группа ветвистоусых ракообразных — это истинные бентосные формы, под которыми я подразумеваю животных, закапывающихся в ил, а также живущих на поверхности донных отложений и хотя бы в ограниченной степени способных к передвижению в наилке. Они встречаются среди представителей двух наиболее богатых видами отрядов ветвистоусых ракообразных — Ctenopoda и Anomopoda. Среди Ctenopoda обитателями дна являются представители родов *Latona*, *Latonopsis*, *Sarsilatona*, для первых характерно более глубокое погружение в ил (Коровчинский, 2004).

Среди Anomopoda лишь немногие роды и виды являются истинно бентосными, особенно характерен такой образ жизни для ряда представителей подсемейства Aloninae семейства Chydoridae: *Monospilus*, *Leydigia*, *Leydigiopsis*, *Spinalona*, *Parvalona*, *Pseudomonospilus*, *Australospilus*, *Kozhowia*, *Parakozhowia*, а также ряда видов обширного рода *Alona*: *A. quadrangularis*, *A. affinis*, и некоторых других (Fryer, 1968; Васильева, Смирнов, 1969; Смирнов, 1971а; Sars, 1993; Griggs, 2001). Из голарктических представителей подсемейства Chydorinae на дне обычно встречаются *Pleuroxus uncinatus*, *P. trigonellus*, *Paralona pigra*, различные виды родов *Disparalona*, *Chydorus* и *Alonella*. Однако Chydorinae обычно ползают по поверхности ила и в него не закапываются (Fryer, 1968; Смирнов, 1975).

Среди Macrothricidae способность глубоко (до 4 см, т.е. на 6-7 длин тела взрослого рачка) зарываться в донные отложения показана для *Macrothrix laticornis* (Чиркова, 1984). Виды рода *Macrothrix* многочисленны и различаются по образу жизни. Возможно, что в пределах рода есть и другие закапывающиеся виды. Сарс (Sars, 1888) отметил, что тропический *M. spinosa* бóльшую часть времени проводит на дне, однако, не зарывается. Среди прочих Macrothricidae жизнь среди детрита на поверхности дна характерна для *Streblocerus serricaudatus*, *S. pygmaeus*, *Drepanothrix dentata*, *Lathonura rectirostris*, *Grimaldina brazzai*, *Neothrix* sp. (Fryer, 1974). *Ophryoxus* и *Parophyoxus* (Ophryoxidae) — литоральные рачки, обитающие как на незаросшем дне, так и в зоне зарослей.

Наиболее специализированный истинно бентосный род Anomopoda — *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae). Некоторые виды рода способны зарываться в ил на глубину до 15 см (Чиркова, 1984), т.е. более чем на 100 длин тела. Большая часть Ilyocryptidae полностью утратила способность к плаванию во взрослом состоянии и никогда не покидает дна. Среди них есть относительно подвижные виды, сохраняющие в течение всей жизни способность к плаванию (*I. agilis* и *I. spinifer*), но и они периодически зарываются в наилок (Чиркова, 1984; мои наблюдения).

До последнего времени морфология многих донных Anomopoda, особенно *Ilyocryptus* и *Leydigia*, была исследована недостаточно. Усилия по изучению последних (Kotov, 1999a, 2001; Kotov, Dumont, 2000; Kotov et al.,

2001, 2002b-c, 2003a-b, 2005c; Kotov, Štifter, 2006), а также некоторых других родов Aloninae (Kotov, 2000a; Kotov, Elías-Gutiérrez, 2002) привели к выводу о конвергентном сходстве ряда морфологических структур у донных рачков, филогенетически удаленных друг от друга.

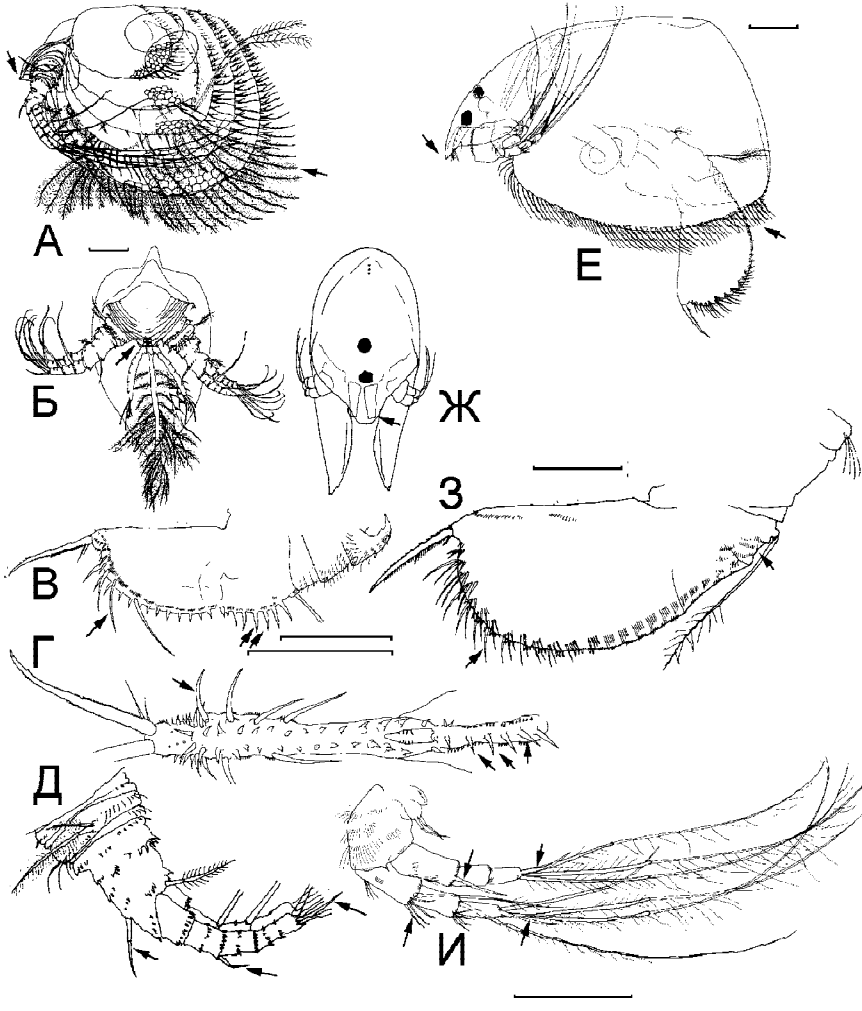


Рис. 297. Сравнение двух филогенетически отдаленных представителей отряда Anomopoda, являющихся типичными бентосными животными, *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae) и *Leydigia* (Chydoridae):
А-Д — *Ilyocryptus spinifer*, общий вид сбоку и спереди, постабдомен сбоку и со спинной стороны и антенна II; Е-И — *Leydigia leydigi*, общий вид сбоку и спереди, постабдомен сбоку и антенна II. Масштаб: 0.1 мм. (А-Д по: Kotov, Dumont, 2000; Е-И по: Kotov, 2003).

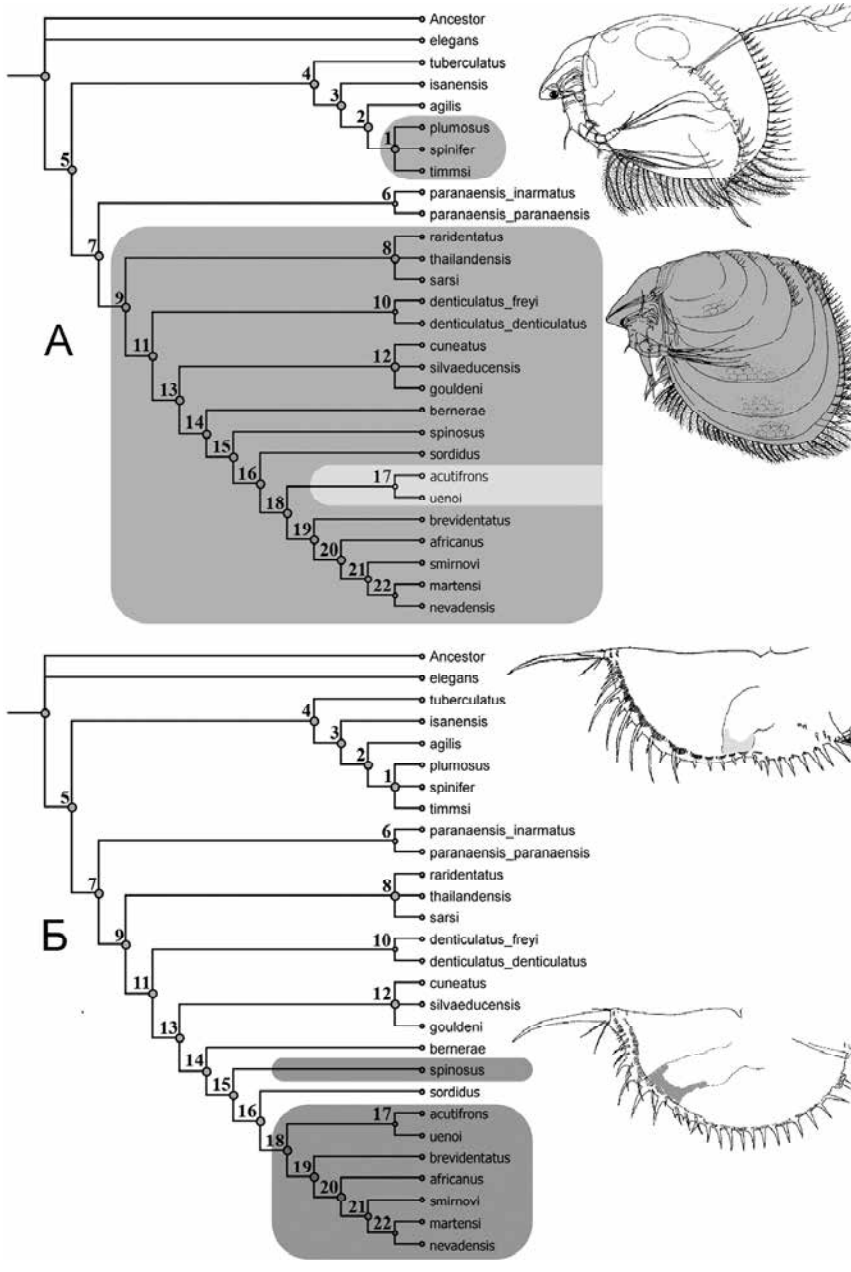


Рис. 298. Неоднократное появление некоторых продвинутых признаков в эволюции рода *Ilyocryptus* (Ilyocryptidae), закартированное на филогенетическом дереве рода (серый цвет) по: Kotov, Elías-Gutiérrez, 2009: А — неполная линька, виды со вторично утраченной неполной линькой помечены светло-серым цветом; Б — субдистальный анус.

Неполная линька. Все Anomopoda как с облигатной, так и факультативной неполной линькой (Рис. 7; Рис. 22-B; Рис. 24; Рис. 297-A) - истинно бентосные животные. Несомненно, что сохранение старых створок на новых покровах — это способ упрочнения последних. Обитание в донных отложениях связано с постоянным давлением на створки, которое животное должно преодолевать. Возможно также повреждение створок или головы крупными минеральными и прочими частицами. Филогенетический анализ рода показал, что неполная линька у *Ilyocryptus* — производное состояние, и что она возникла независимо в различных группах видов этого рода (Рис. 298), а впоследствии у небольшой группы видов вторично утрачена (Kotov, Dumont, 2000; Kotov, Elías-Gutiérrez, 2009).

Слизистая пленка, покрывающая тело. У немногочисленных бентосных Anomopoda (*Acroperus*, *Ophryoxus*, *Parophryoxus*, *Ilyocryptus*) и Ctenopoda (*Latona*) поверхность тела покрыта защитной слизью, выделяемой специальными железами (Fryer, 1974; Montvilo et al., 1987; Коровчинский, 2004). Возможно, что она есть и у представителей некоторых других родов. Железы, формирующие такую слизистую оболочку, не изучены.

Слизь присутствует также на теле некоторых не-бентосных Cladocera, выполняя защитную функцию. Так, слизистая пленка покрывает тело *Anchistropus emarginatus* (Chydoridae), питающегося гидрами (Fryer, 1968), предохраняя рачка от их стрекательных клеток. Мощная студенистая оболочка покрывает также тело планктонного рачка *Holopedium* (Ctenopoda) (Sars, 1993 (1861); Коровчинский, 2004).

Защита головы от фронтальных повреждений. У нескольких видов бентосных Chydoridae имеется длинный рострум, иногда загнутый назад, и реже направленный вперед. Он особенно длинный у *Rhynchotalona* и *Leydigiopsis* (Aloninae), способных к закапыванию в субстрат (Sars, 1901, 1993), а также *Rhynchochydorus australiensis* (Chydorinae) с неизученной биологией (Smirnov, 1999b). В пределах рода *Disparalona* размер рострума сильно варьирует у разных видов. Несомненно, что рострум прикрывает голову фронтально (а в случае рострума загнутого назад — и снизу) от соприкосновения прикрываемых частей тела с грунтом. Жизненно важные и нежные части брюшной стороны головы (антенны I и эстетаски на них, задняя поверхность лабрума и пр.) при этом защищены от повреждения. Представители родов *Pleuroxus*, *Chydorus*, *Pseudochydorus*, не закапывающиеся в донные отложения, также могут иметь хорошо развитый рострум, который, однако, меньше, чем у вышеперечисленных родов. Помимо рострума, у округлых животных в защите головы и торакальных конечностей спереди принимают участие и передние края створок, у некоторых Chydorinae они снабжены специальными фланцами (Смирнов, 1971a).

У *Streblocerus*, *Drepanothrix*, *Neothrix* и ряда видов *Macrothrix* (Macrothricidae) вытянутая вперед, сжатая с боков голова с длинным рострумом работает по принципу клина, раздвигая препятствия при перемещении рачка по субстрату, а возможно и внутри него. У *Streblocerus*, к тому же, голова снабжена продольным медиальным килем (Fryer, 1968). При этом, поскольку антенны I у всех Macrothricidae мощные, вероятность их повреждения меньше, чем у Chydoridae, у которых антенны I развиты слабее.

Голова *Ilyocryptus* сжата не с боков, а дорсовентрально. При этом у видов с неполной линькой она защищена сверху головными щитами пре-

дыдущих возрастов, а край каждого головного щита дополнительно утолщен и хитинизирован. Передняя кромка головы у Ilyocryptidae (Рис. 297-А-Б: помечено стрелкой) при продвижении рачка через субстрат работает аналогично роструму Chydoridae (Рис. 297-Е-Ж: помечено стрелкой).

Дополнительная скульптура на голове и створках. Покровы литоральных Anomopoda более толсты и прочны, чем у планктонных видов (Dahm, 1977), и скульптурированы различными способами, что особенно хорошо показано для Chydoridae (Смирнов, 1971a). Путь упрочнения покровов бентосных Anomopoda путем усиления ретикуляции (Рис. 27-35) аналогичен, например, таковому у пыльцы, листьев высших растений, покоящихся яиц крупных Branchiopoda или створок Ostracoda.

По аналогии с широко известными защитными образованиями планктонных *Daphnia* и *Bosmina*, Фрай (Frey, 1982b, f) предположил, что "соты" на теле предохраняют *Chydorus* от хищников, однако, никаких попыток проверки этой гипотезы сделано не было. У планктонных Anomopoda с относительно тонкими покровами, прочные хитинизированные выросты, действительно, значительно увеличивают их защищенность от атак мелких хищников (Dumont, Negrea, 2002). Напротив, у *Chydorus* толщина ячеистых выростов явно меньше толщины самих покровов тела, и их защитная функция представляется незначительной. Однако эти поверхностные структуры могут быть полезны для защиты от высокоспециализированных водяных клещей, обладающих колюще-сосущим ротовым аппаратом (Монаков, 1998, Рис. 299). Благодаря выростам на створках рачков, клещи могут не достать до покровов тела жертвы своей гнатемой, а также не имеют возможности присосаться к покровам, как это делают, например, представители рода *Eylais* (семейство Eylaidae). Дюмон с коллегами (Dumont et al., 2002) предположили, что выросты на поверхности покоящихся яиц крупных Branchiopoda также защищают их от хищников.

В некоторых случаях возможно следующее объяснение формирования ячеистых выростов на створках рачков, а также перистых выростов по линии ретикуляции. Одной из характерных особенностей ряда бентосных Cladocera является их маскировка на дне при помощи удержания на створ-

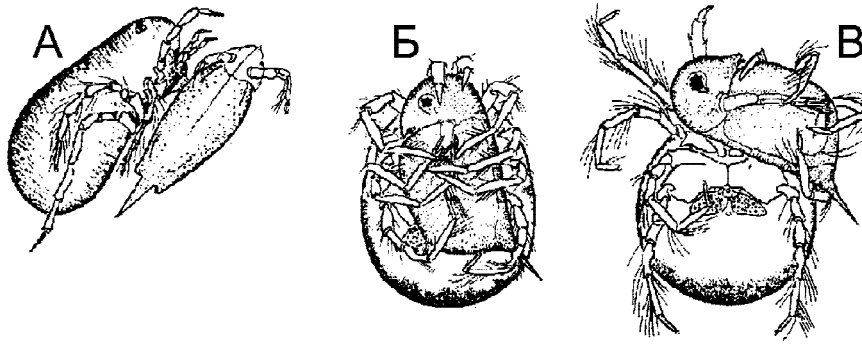


Рисунок 299. Водяные клещи Hydracarina, атакующие ветвистоусых ракообразных (*Daphnia*):
А — *Eylais* sp.; Б-В — *Piona longipalpis.* Не в масштабе. (По: Жаворонкова, 2009).

ках частичек детрита (Fryer, 1968). Детрит приклеивается к слизи (см. выше), кроме того, различные выросты также способствуют его удержанию на створках. У всех видов рода *Ilyocryptus* с неполной линькой на старых створках сохраняются краевые щетинки, которые также способствуют удержанию частичек детрита на поверхности тела (Чиркова, 1984), сохраняются они и на старых створках *Monospilus*. Интересно, что грунт и детрит на створках *Ilyocryptus* и *Macrothrix* является местообитанием многочисленных бактерий, а также растительных и животных организмов, формирующих особое сообщество (Рис. 300). Особенно многочисленны на створках диатомовые водоросли, среди которых помимо обитателей детрита есть и настоящие эпибионты, прочно прикрепленные непосредственно к створкам рачков. В то же время, у придонных *Chydorus gibbus* и *Oxyurella tenuicaudis* (Chydorinae) детрит также присутствует на створках (Frey, 1982b), хотя никакой особой скульптуры у них не выявлено).

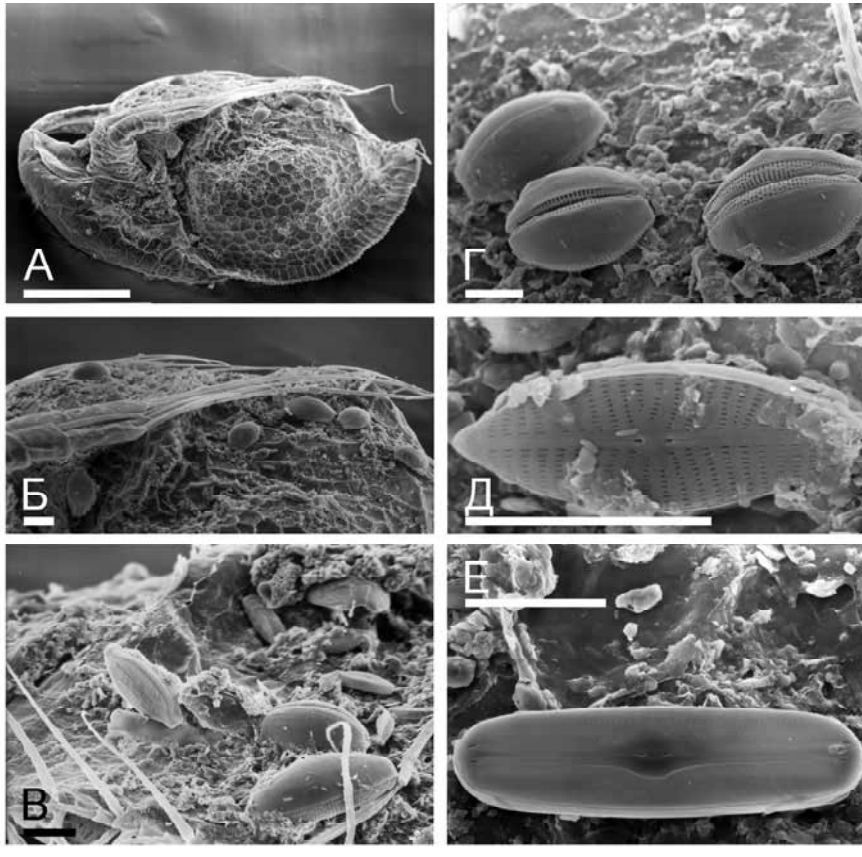


Рисунок 300. Сообщество диатомовых водорослей на створке *Macrothrix laticornis* (Macrothricidae) из небольшого водоема у станции Энгельс, Саратовская область. Масштаб: А — 0.1 мм; Б-Е — 0.01 мм.

У *Neothrix* голова и створки густо покрыты многочисленными волосками, по мнению Фрайера (Fryer, 1974), их функция прямо противоположна удерживанию частиц, описанному выше. Напротив, эти волоски необходимы для обеспечения минимизации соприкосновения тела с детритом. Поэтому особи *Neothrix* в пробах всегда "чистые", на их поверхности отсутствуют посторонние частицы, в отличие от "грязных" особей *Macrothrix* и *Ilyocryptus*. Вполне возможно, что *Macrothrix hystrix* и *M. pennigera*, с аналогичными щетинками на голове и створках, также являются донными животными с аналогичной системой защиты тела, но в настоящее время их образ жизни не изучен. У ряда видов *Moina* также имеются волоски, особо хорошо выраженные на голове (Goulden, 1968; Смирнов, 1976), которые, видимо, также обеспечивают чистоту тела в небольших и мутных водоемах, в которых они обитают.

Крупные боковые выросты на створках. Функция рогов на створках бентосных Anomopoda разных семейств неизвестна. По мнению Фрая (Frey, 1982f), они служат для защиты "рогатых" видов *Chydorus* от хищников. Пагги (Paggi, 1989) предположил, что у *Ilyocryptus paranaensis* это якорные структуры, препятствующие движению тела рачка назад при гребке антенн II вперед, что выглядит достаточно достоверно.

Некоторой аналогией боковым выростам на створках являются острые, иногда крючковидные форниксы на голове ряда *Ceriodaphnia* (Jiang, 1977) или *Daphnia lumholtzi* (Benzie, 2005). Однако в целом для планктонных видов как открытой литорали, так и прибрежья более характерны медиальные выросты на переднем и заднем концах тела, медиальные кили, а также шипы на задне-спинном углу створок, в то время как покровы головы и створок тонки и лишены выростов (Frey, 1991b).

Специализация краевых щетинок створки. Различная специализация щетинок брюшного края отмечена у Anomopoda, проводящих бóльшую часть времени на таких субстратах как стебли и листья прибрежных макрофитов, нитчатые водоросли (Fryer, 1968, 1974), или нижняя сторона поверхностной пленки воды (Dumont, Negrea, 2002). У обитателей поверхности донных отложений эти щетинки часто сильно увеличены в числе, несут длинные сетулы и формируют единую сеть. Иногда щетинки преобразованы в ланцетовидные пластинки, как у *Lathonura rectirostris* (Macrothricidae).

Для закапывающихся *Parvalona*, *Leydigia*, *Leydigiopsis* характерны длинные перистые щетинки, защищающие фильтрационную камеру от попадания крупных частиц (Рис. 297-Е, помечено стрелкой). У *Ilyocryptus* длинными щетинками покрыт не только брюшной, но и задний край створки, причем эти щетинки несут мощные шипы (Рис. 297-А, помечено стрелкой). В то же время, у планктонных Anomopoda (*Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Bosmina*) щетинки на крае створки частично или полностью редуцированы.

Латеральное вооружение постабдомена. У *Leydigia* и *Ilyocryptus*, зарывающихся в субстрат, на постабдомене имеется мощное латеральное вооружение (Рис. 297-В-Г, З, помечено стрелками). У обоих рачков постабдомен принимает важное участие в передвижении внутри детрита и илах разнообразной консистенции (Fryer, 1968, 1974). Торчащие назад и в стороны латеральные щетинки, с одной стороны, заметно увеличивают поверхность, которой рачок отталкивается от субстрата (что особенно полезно при движении в толще мелкодисперсного ила), с другой — принимают участие в очищении щетинок брюшного и заднего края створки. Отметим, что и у ряда других

Aloninae, ближайших (*Parvalona*; см: Van Damme et al., 2005) и дальних (*Leydigiopsis*, *Rhynchotalona*, *Spinalona*, *Pseudomonospilus*) родственников *Leydigia*, латеральные щетинки на постабдомене также относительно сильно развиты (Рис. 301-Б, Е). Кроме того, у *Leydigiopsis* и *Rhynchotalona*, а также *Alona affinis*, *A. quadrangularis* и некоторых других алонин сильно развиты постанальные зубцы постабдомена, позволяющие эффективно отталкиваться от крупных частиц при жизни на поверхности и в толще грубых осадков (Fryer, 1968). По-видимому, сочетание мощных латеральных щетинок и мощных постанальных зубцов свидетельствует о приспособленности животных к жизни в более разнообразных субстратах.

Зубцы и выросты на преанальном крае постабдомена. У нескольких видов донных Macrothricidae (*Streblocerus*, *Drepanothrix*, некоторые *Macrothrix*) на преанальном крае постабдомена развиты мощные зубцы (Смирнов, 1976; Alonso, 1996), подобно таковым у Ilyocryptidae (Рис. 68-Д; Рис. 73-Д, З; Рис. 297-В-Г, помечено стрелкой)). По наблюдениям Фрайера (Fryer, 1968), постабдомен *S. serricaudatus* и *M. laticornis* не принимает участия в движении, а его зубцы используются для очистки щетинок задне-брюшной части створки. В то же время, у Ilyocryptidae постабдомен (помимо очистки щетинок, как у *Streblocerus*) принимает непосредственное участие в движении, и зубцы обеспечивают надежное сцепление с субстратом. У Chydoridae почти неизвестны случаи особого вооружения преанального края, за исключением *Leydigia*, имеющих бугорки (Рис. 297-З, помечено стрелкой), а также *Chydorus pizarri* с небольшими шипиками (Alonso, 1996).

Специализация щетинок и шипов антенны II. У типично бентосных форм *Ilyocryptus* и *Leydigia* торакальные конечности не принимают участия в перемещении, главными локомоторными органами, наравне с постадбоменом, являются антенны II (Fryer, 1968), несущие длинные и мощные шипы (Рис. 297-Д, И: помечено стрелками), отсутствующие у планктонных форм. Ранее специализация антенн II у литоральных Anomopoda обсуждалась Смирновым (Smirnov, 1999a, 2001a), поэтому я не останавливаюсь на них подробно.

Особо крупные экзоподиты торакоподов IV-V. Фрайер (Fryer, 1968) отметил этот признак для *Leydigia* и связал мощное развитие экзоподитов задних торакальных конечностей, отвечающих у большинства Chydoridae за создание тока воды в фильтрационной камере, с необходимостью усиления вентиляции эпиподитов в условиях дефицита кислорода. Как говорилось ранее, эпиподиты, скорее всего, никакого участия в дыхании не принимают, однако, наиболее интенсивный газообмен происходит на внутренней поверхности раковинки, в выводковой сумке, которую и вентилируют большие экзоподиты. В то же время, у бентосных форм, обитающих на открытой литорали, где дефицит кислорода более редок, например *Monospilus* и *Rhynchotalona*, экзоподиты задних торакальных конечностей малы. Также, возможно, бентосным животным нужна особо мощная помпа для прокачивания воды через фильтрующую камеру.

У всех Ilyocryptidae экзоподиты торакоподов IV-V также очень велики (Kotov, Štifter, 2006; Рис. 124). Несомненно, что это представляет собой пример конвергентной эволюции у филогенетически отдаленных групп, а не сохранения плезиоморфного признака, поскольку столь большие экзоподиты торакальных конечностей для большинства современных Anomopoda разных семейств и их предков (Fryer, 1995) нехарактерны.

Видоизменения глаза и глазка. Бóльшая часть данного раздела посвящена морфологическим адаптациям Anomopoda, анатомические же адаптации по большей части остались без внимания.

Зрение для обитателей дна не является главным источником информации. У некоторых бентосных Chydoridae глаз очень маленький (*Leydigia*, *Leydigiopsis*) или полностью отсутствует (*Monospilus*, *Australospilus*, *Spinalona*) (Рис. 301). В то же время, для многих донных Anomopoda характерен большой глазок, как у некоторых видов *Ilyocryptus* (Kotov, Štifter, 2006). У ряда видов Chydoridae он может в несколько раз превосходить глаз по диаметру (*Leydigia australis, Pseudomonospilus biocellatus*) (Смирнов, 1971а, Smirnov, 1994). У представителей Chydoridae с полностью редуцированным глазом (*Monospilus*, *Australospilus*, *Pseudomonospilus*) глазок обычно велик. Эта соотношение размеров глаза и глазка обратно таковому у планктонных Daphniidae и Bosminidae (Смирнов, 1971а), у которых глаз велик, и принимает важное участие в жизни животного, а глазок очень мелок, у многих видов полностью исчезает.

Крайним случаем являются представители Anomopoda, полностью лишенные как глазка, так и глазного пигмента, например, *Spinalona* (Рис. 301-А, см. более подробно: Kotov, Elías-Gutiérrez, 2002). Исчезновение и глазка и глазка также характерно для специализированных пещерных Chydoridae, обитающих в полной темноте (Рис. 301-И, см.: Brancelj, 1997; Dumont, Negrea, 2002).

Анализ бентосных адаптаций. Следует отметить, что многие виды рода *Alona*, не имеющие большинства вышеупомянутых приспособлений, тем не менее, являются крайне успешными обитателями бентоса. Они, в отличие от зарывающихся Anomopoda, встречаются на дне водоемов с разными типами донных отложений, проникают в зону зарослей, в интерстициаль и даже живут в грунтовых водах (Dumont, Negrea, 2002).

Нами выявлены некоторые общие адаптации бентосных Anomopoda, в первую очередь, защитные и связанные с движением и питанием, не встречающиеся у крупных Branchiopoda. Рассмотренные признаки, следовательно, не являются плезиоморфиями, доставшимися Anomopoda от предков. По большей части эволюция вышеописанных структур прошла независимо в разных группах отряда Anomopoda. Наибольшее число сходных признаков выявлено у *Leydigia* и *Ilyocryptus*, родов крайне отдаленных филогенетически.

Примечательны глубокие аналогии в строении покровов у Anomopoda и Ostracoda, рачков, сходных с Cladocera по размеру и древности происхождения (Бронштейн, 1947; Martens, 1998). Разные исследователи различно объясняют значение скульптуры на створках Ostracoda, что понятно из-за ее обычной полифункциональности (Шорников, 1981). На их створках часто присутствуют мощные боковые выросты, которые характерны для видов, обитающих на поверхности ила и, по-видимому, препятствуют погружению в него. Однако версия о защитной функции этих выростов также рассматривается, хотя и здесь, как и в случае с Cladocera, прямо продемонстрировать такую их роль не удалось. Предполагалось, что мелкие шипы на поверхности раковин Ostracoda служат для удержания частиц с целью маскировки (Triebel, 1941). Такой способ маскировки неоднократно наблюдался для некоторых крабов (Бирштейн, Заренков, 1988).

Для зарывающихся в ил Ostracoda семейства Cyprididae, помимо выраженной скульптуры на створках, характерно присутствие мощных когте-

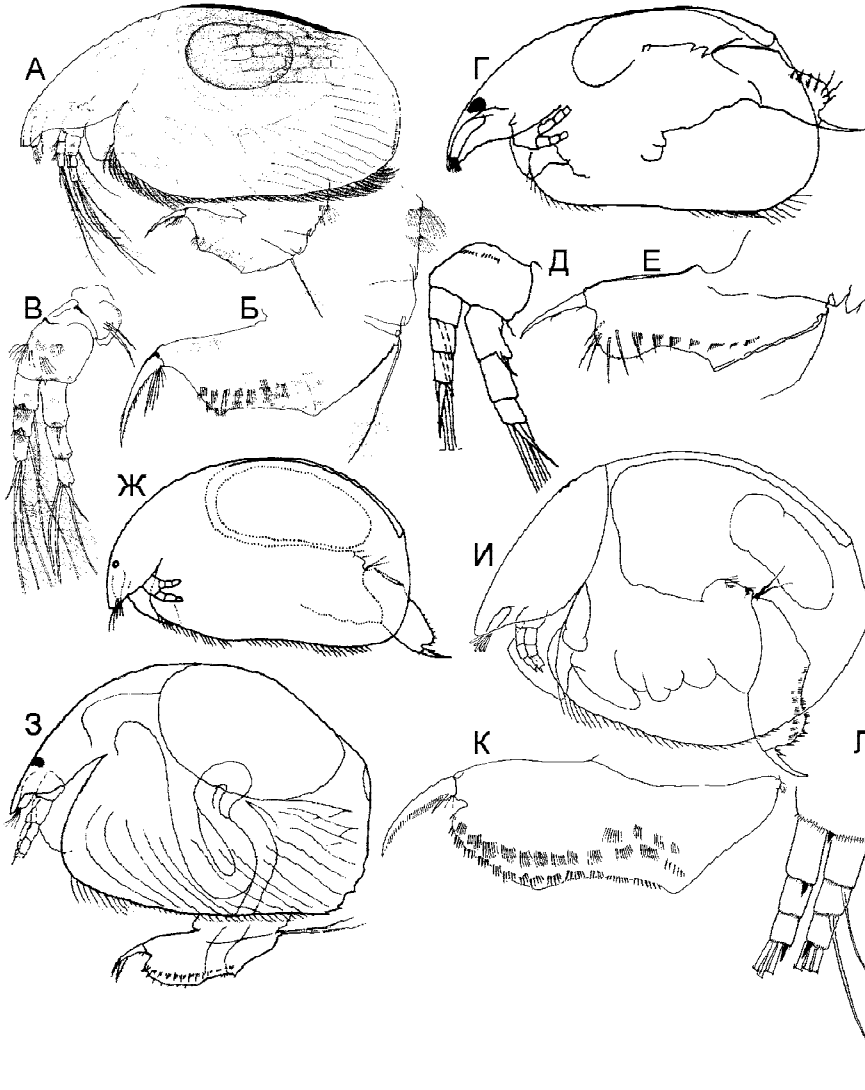


Рисунок 301. Chydoridae с редуцированным глазом и глазком:
А-В — *Spinalona anophtalma*, общий вид эфиппиальной самки, постабдомен и антенна II; Г-Е — *Australospilus elongatus*, общий вид партеногенетической самки, постабдомен и антенна II; Ж — *Phreatalona smirnovi*; З — *Karualona alsafadii*; И-Л — пещерная *Brancelia sketi* (Chydoridae), общий вид партеногенетической самки, постабдомен и антенна II. Не в масштабе. (А-В по: Kotov, Elías-Gutiérrez, 2002; Г-Е по: Smirnov, Timms, 1983; Ж-З по: Dumont, Negrea, 2002; И-Л по: Van Damme, Sinev, 2011).

видных щетинок на фурке (Бронштейн, 1947). Cyprididae движутся среди частиц ила, отталкиваясь от субстрата фуркой, которая работает подобно постабдомену некоторых Anomopoda. Их когтевидные щетинки аналогичны латеральными щетинками на постабдоменах *Leydigia* и *Ilyocryptus* и также используются для увеличения площади отталкивания фурки при движении рачка среди частиц ила. Cyprididae внешне весьма схожи с ветвистоусыми ракообразными (Cohen et al., 2010; см. Рис. 302).

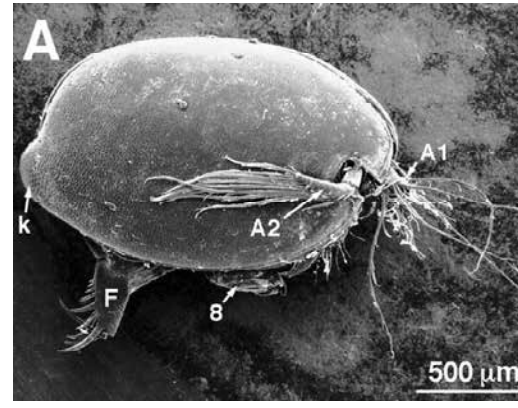


Рисунок 302. Морфотип бентосной Ostracoda (*Enewton harleyi*), схожий с бентосными кладоцерами. (По: Cohen, Morin, 2010).

Таким образом, адаптации к бентосному образу жизни, аналогичные таковым у Anomopoda, отмечены у ракообразных филогенетически удаленных групп.

6.6. Адаптации к обитанию в интерстициали

Ряд мелких Chydoridae обитает в интерстециальных водах в прибрежье озер, ручьев, а также в гипорейной зоне рек. Хорошо изучены представители двух недавно установленных родов, *Nicsmirnovius* (Рис. 303) и *Phreatalona* (Рис. 301-Ж) (см: Sinev, Kotov, 2000; Van Damme et al., 2003; Kotov, Sanoamuang, 2004; Van Damme et al., 2009). Общие черты этих двух родов таковы (по: Van Damme et al., 2009):

(1) Удлиненное тело с максимальной высотой в передней части и сужающееся сзади (Рис. 303-А);

(2) Рострум, направленный вниз-назад, так что наиболее переднее положение имеет не конец рострума, а середина передне-спинного края головы, при этом задний край головного щита образует практически прямой угол со спинным краем, лабрум удлиненно-клиновидный;

(3) Частичная редукция глаза, но не глазка;

(4) Отсутствие сильно выраженной ретикуляции на створках и спинного киля на раковинке и голове;

(5) Видоизмененный постабдомен, всегда с отчетливым дорсо-дистальным углом и мощными коготками (Рис. 303-Б);

(6) Два удлиненных эстетаска на антенне I (Рис. 303-В);

(7) Щетинки антенны II укорочены (Рис. 303-А);

(8) Сетулы на щетинках антенн II удлинены (Рис. 304-Г) и предположительно несут сенсорную функцию;

(9) Удлиненные щетинки переднего ряда на торакоподе I (Рис. 303-Д: 1-3);

(10) Щетинки переднего ряда на эндитах торакопода II с зубчиками, преобразованными в тонкие сетулы (Рис. 303-Ж: 1-8);

(11) Гнатобаза торакопода II с углом, оттянутым вентрально;

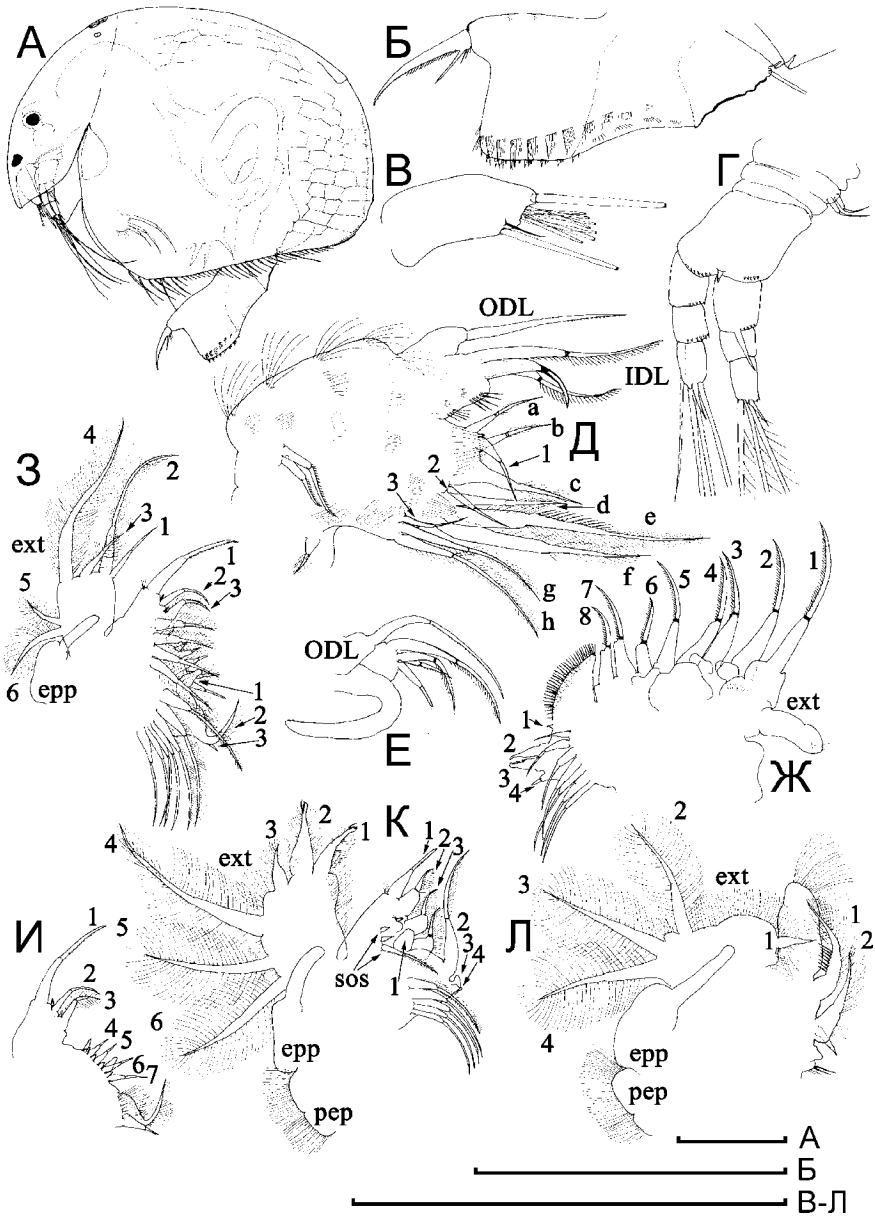


Рисунок 303. *Nicsmirnovius eximius* (Chydoridae), представитель интерстициальной фауны:
А — общий вид; Б — постабдомен; В — антенна I; Г — антенна II; Д-Е — торакопод I самки и дистальная асть торакопода самца; Ж — торакопод II; З-И — торакопод III и его внутренняя часть; К — торакопод IV; Л — торакопод V. Масштаб: 0.1 мм. (По: Kotov, Sanoamuang, 2004a).

(12) Очень короткая щетинка 3 на экзоподите торакопода III (Рис. 303-З: 3);

(13) Видоизмененные дистальные щетинки (1-2) экзоподита торакопода IV, с тупыми концами (Рис. 303-К).

(14) "Суммарная площадь экзоподитов" (то есть, самих экзоподитов, щетинок и системы сетул на них) торакоподов III-V сокращена (Рис. 303-З, К).

(15) Редукция фильтруюшего веера гнатобазы V (Рис. 303-Л);

(16) Непигментированный или слабопигментированный эфиппиум.

В целом все эти преобразования имеют целью переход к обитанию в темноте (16), протискиванию между песчинкам (1, 2, 4) укрепление головы (2), отказ от зрения как основного способа получения информации в пользу механорецепции и обоняния (3, 6, 8), отказ от плавания (7) и переход к питанию очень мелкими частичками (10, 14, 15). Функциональное значение некоторой части преобразований у рачков из обсуждаемых таксонов так и остается загадкой. Часть этих преобразований аналогична таковым для истинно бентосных животных, а часть пошла в прямо противоположном направлении (1, 4, 14).

Также отметим, что для всех этих рачков характерно однообразие строения торакальных конечностей при сильном разнообразии внешней формы тела, формы постабдомена, рострума, и. т.д. Несомненно, это пример ситуации, когда скорость эволюции формы тела значительно опережает таковую торакальных конечностей. Неравномерность темпов преобразования органов широко обсуждается для других групп животных (Воронцов, 1963) и растений (Тахтаджян, 1966).

6.7. Адаптации к пещерному образу жизни

Только один род Cladocera, *Brancelia* (*Aloninae*) (Рис. 301-И-Л), известен как облигатный обитатель пещер (Van Damme, Sinev, 2011) и, скорее всего, ведет свое происхождение от интерстициальных кладоцер. В связи с этим, представители рода *Brancelia* повторяют многие черты интерстициальных Aloninae в несколько более гипертрофированном виде: имеют еще более редуцированный рострум, лишены глаза, для них характерны удлиненные передние щетинки торакопода II, также несущие тонкие сетулы вместо обычных зубчиков, в то время как некоторые черты интерстициальных Aloninae, наоборот, вторично утрачены, см. подробнее у Ван Дамме и Синева (Van Damme, Sinev, 2011).

6.8. "Полуназемные" (semi-terrestrial) Cladocera

Несколько узкоспециализированных видов Chydoridae (Рис. 304) обитают в тонкой пленке виды на поверхности мхов во влажных лесах: виды рода *Bryospilus*, *Nicsmirnovius camerounensis*, *Alona sphagnophyla* (Frey, 1980b; Chiambeng, Dumont, 1999; Van Damme, Eggermont, 2011). Однако связь основных морфологических структур с таким необычным для Cladocera образом жизни совершенно неочевидна, за исключением редукции глаза, полной потери способности плавать, мощного развития шипов антенн II и зубцов на постабдомене, используемых при ползании, лишенного пигментации эфиппиума. Биология данных видов должна быть специально изучена для каких-либо заключений об их экологических адаптациях.

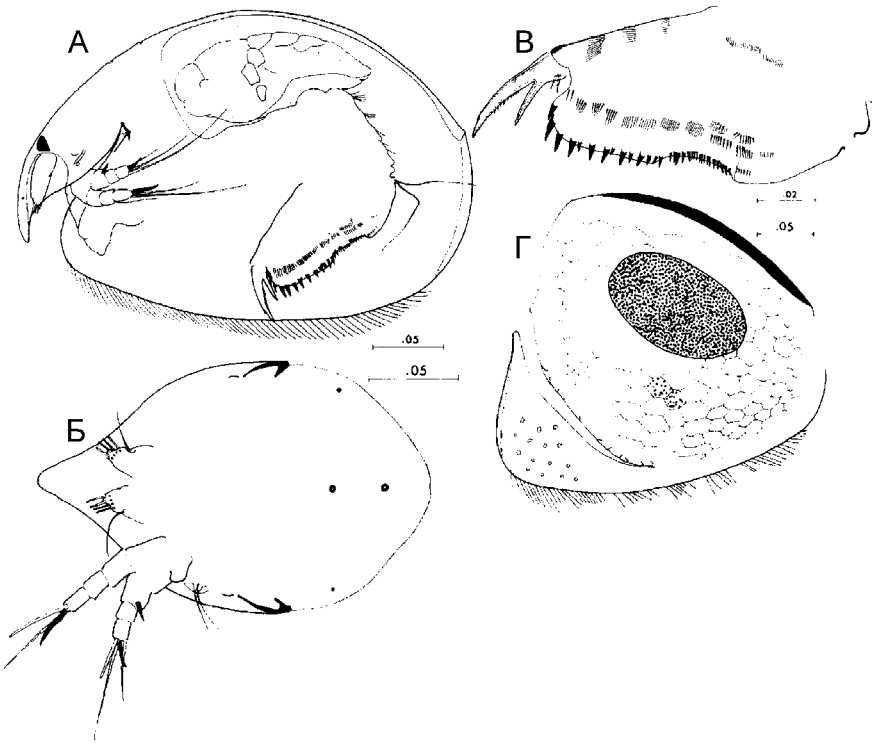


Рисунок 304. "Полуназемный" *Bryospilus repens* (Chydoridae):
А – общий вид; Б – головной щит; В – постабдомен; Г – эффиппиум. (По: Frey, 1980b).

6.9. Адаптации к макрофагии

Среди Anomopoda имеется лишь два представителя подсемейства Chydorinae семейства Chydoridae, являющихся макрофагами, *Pseudochydorus* и *Anchistropus (*Рис. 305). Интересно то, первый достоверно группируется на молекулярно-филогенетическом дереве с родом *Chydorus*, представленным типичными бентосно-фитофильными Anomopoda.

Pseudochydorus – падальщик, питающийся трупами других ветвистоусых ракообразных и прочих микроскопических животных. *Anchistropus* до последнего времени рассматривался как эктопаразит *Hydra* (Смирнов, 1971a; Smirnov, 1996), но на самом деле это животное ведет себя как хищник, вырывая клоки плоти из тела жертвы, так что в итоге "заедает ее до смерти" (Van Damme, Dumont, 2007).

Особенности строения представителей этих двух родов проанализированы Фрайером (Fryer, 1968) и впоследствии получили дальнейшее уточнение (Hollwedel et al., 2003; Van Damme, Dumont, 2007). Ниже приведены общие особенности макрофагов Chydorinae, выявленные предыдущими исследователями и дополненные мной:

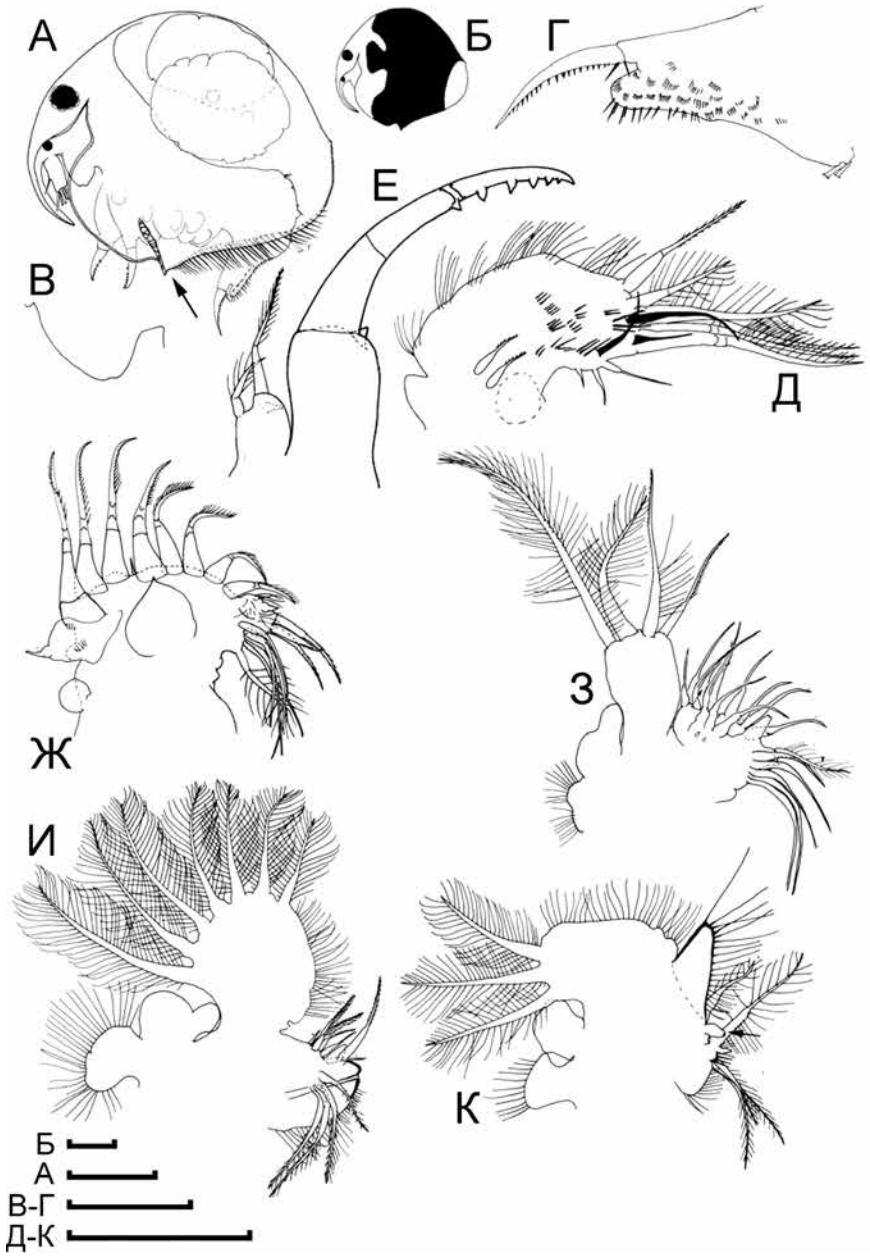


Рисунок 305. Морфология хищного ветвистоусого ракообразного *Anchistropus emarginatus* (Chydoridae):
А-Б — общий вид; В — лабрум; Г — постабдомен; Д-Е — торакопод I и его дистальная часть; Ж — торакопод II; З — торакопод III; И — торакопод IV; К — торакопод V. Масштаб: 0.1 мм. (По: Van Damme, Dumont, 2007).

1) Особо толстые и прочные покровы, даже по сравнению с другими литоральными Anomopoda, иногда даже более крупного размера, что проявляется в наличии желтовато-буроватовой ("янтарной" по: Fryer, 1968) окраски из-за непрозрачных покровов с крупными пятнами пигмента (Рис. 305-А-Б);

2) Мощная слизистая пленка на теле (*Anchistropus*);

3) Видоизменение нижнего края головного щита, прилегающего к створке: по его краю имеется специальный желобок, куда входит створка (Fryer, 1963, Fig. 96);

4) Специализация брюшного края створки, дополнительно усиленной у *Pseudochydorus* и несущей специальный шиповидный вырост с выемкой спереди от нее у *Anchistropus*, на конце шипа открывается специальная железа неизвестной функции (Рис. 305-А: помечено стрелкой);

5) Частичная (*Anchistropus*) или почти полная (*Pseudochydorus*) редукция лабрального киля (Рис. 305-В);

6) Относительные крупные постабдоминальные коготки с относительно крупными и редкими зубчиками на их спинной стороне (Рис. 305-Г);

7) Относительно крупные постанальные зубцы постабдомена (за исключением южноамериканского вида, требующего описания, см. Hollwedel et al., 2003);

8) Более широкий зазор между жевательными поверхностями правой и левой мандибул и малая степень асимметрии мандибулярных мускулов;

9) Наличие крупного крюка на внутренне-дистальной части торакопода I, который образован из щетинки внешней дистальной доли (экзоподита) у *Anchistropus* (Рис. 305-Д-Е) и щетинки внутренней дистальной доли у *Pseudochydorus*;

10) Специализация двух дистальных щетинок эндоподита на торакоподе II *Pseudochydorus*, которые значительно удлинены и снабжены особо крупными зубчиками;

11) Торакоподы II-V без каких-либо фильтрующих щетинок (Рис. 305-Ж-К), все щетинки обоих рядов шиповидные, у *Pseudochydorus* они таковые даже на максиллах I;

12) Напротив, все (*Anchistropus,* Рис. 306-Ж) или несколько (*Pseudochydorus*) "скребущих" щетинок переднего ряда на торакоподе II преобразованы в щетки с тонкими сетулами;

13) Редукция трех латеральных щетинок на экзоподите III *Anchistropus* (Рис. 306-З).

14) Сокращение числа щетинок заднего ряда гнатобаз.

Мы не воспроизводим здесь описания работы конечностей представителей Chydoridae-макрофагов (см. Fryer, 1963). Однако, как нам представляется, связь практически всех преобразований тела и, особенно, системы конечностей с переходом к макрофагии в данном случае достаточно очевидна. Отметим, что если, по мнению Фрайера (Fryer, 1968), *Pseudochydorus* и *Anchistropus* являются ближайшими родственниками, то, по мнению Ван Дамма и Дюмона (Van Damme, Dumont, 2008), их сходство конвергентно. Поэтому на настоящий момент не представляется возможным проанализировать, какие из черт двух макрофагов конвергентны, а какие — их возможные синапоморфии.

Несомненны аналогии в строении конечностей Anomopoda-макрофагов с хищниками из других групп Branchiopoda: Anostraca (Fryer, 1966; Rogers

et al., 2006), Haplopoda и Onychopoda (Alonso, 1996; Korovchinsky, Boikova, 2008), а также всеядных Laevicaudata с хищническими тенденциями в питании (Fryer, Boxshall, 2009). Чаще всего, макрофагия проявляется в строении щетинок как переднего так и заднего рядов, дифференцированных по размеру и преобразованных в шипы или крюки, и сильно видоизмененных мандибул (см. далее главу 7).

Глава 7. Эволюционная морфология Anomopoda и Cladocera в целом

7.1. Тагмозис и сегментация

Проблемы разграничения тагм. В области обсуждения общих проблем зоологии между традицией отечественной науки и подходами современной западной науки не всегда имеется взаимопонимание. Следует отметить, что многие выводы, полученные западными учеными в результате исследования обнаруженных в самое последнее время докембрийских и кембрийских ископаемых, или в результате применения сложных современных методов исследования эмбриогенеза (например, покраски продуктов экспрессии гомеобоксных генов), представляются иногда лишь повторением таковых в старых отечественных и германоязычных работах. Например, без какой-либо ссылки на теорию первичной гетерономии, на Западе практически неизвестной, Валоссек и др. (Walossek et al., 2007) установили, что в эволюции артропод был этап, когда их голова была представлена лишь двумя сегментами: глазным и антеннальным, что вполне соответствует теории первичной гетерономии.

В данной работе я специально уклоняюсь от обсуждения каких-либо проблем, связанных с принятием существования монофилетической группы Ecdysozoa, теорией первичной гетерономии членистоногих, проморфологией ракообразных, исходного числа сегментов в их голове, наличия в голове первичной несегментированной лопасти (акрона), наличия преантеннального сегмента, соответствия стебельчатых глаз парным конечностям, гомологии антенн I и последующих конечностей, и т. д., поскольку все они лежат вне обсуждаемой темы. Этому вопросу посвящено множество публикаций (см. Patel et al., 1989; Telford, Thomas, 1998; Abzhanov, Kaufman, 1999; Scholtz, 2001; Budd, 2002; Scholtz, Edgecombe, 2005; Waloszek, Maas, 2005; Waloszek et al., 2005; Ferrari, 2012a; Minelli et al., 2013). Также в данной книге, посвященной небольшой и весьма продвинутой группе ракообразных, представляется бессмысленным обсуждать общие проблемы сегментации, древней апоморфии всех Articulata (Scholtz, 2002) и "артроподизации" в разных пониманиях этого термина (Shubin et al., 1997; Пономаренко, 2004).

Редукция числа сегментов тела и их практически полное слияние традиционно рассматривается как наиболее характерная черта Cladocera, отличающая их от прочих Branchiopoda. У последних выделяется три основные тагмы: голова, грудь и абдомен (Calman, 1909; Заренков, 1982, 1983; Schram, 1986; Thiéry, 1987, 1996; Dumont, Negrea, 2002) (см. про постабдомен ниже). Посчитанный в битах "коэффициент тагмотизации" у Cladocera — один из самых высоких среди ракообразных (Cisnie, 1974). У взрослых Cladocera внешней сегментации тагм не заметно, за исключением абдомена, явственно членистого у Haplopoda. Следы сегментации груди у Cladocera найти можно, используя СЭМ (Рис. 120-Г), однако, подсчет числа сегментов затруднителен. На абдомене Anomopoda имеются складки, однако, их соответствие сегментам неочевидно. При этом гомологизация тагм Cladocera с таковыми у прочих Branchiopoda не была ясна, что касалось границы

головы и груди (Fryer, 1963), разграничения груди и абдомена (Dumont, Negrea, 2002), подсчета числа сегментов абдомена (Глаголев, 1986), и т. д.

Мои исследования строения взрослых Cladocera и формирования основных морфологических структур в эмбриогенезе Cladocera позволили прояснить сегментарный состав тагм и разрешить некоторые другие важные проблемы морфологии Anomopoda. Результаты этих исследований освещены в данной главе, а также использованы для построения матриц признаков в главах 8-9 (Табл. 11-14, см. далее, но ссылки на таблицы приводятся в этой главе ниже).

Сегментарный состав головы и граница головы и груди. Никаких внешних следов сегментации головы у взрослых Anomopoda нет, что является следствием прошедшей еще у предков цефализации (Boxshall, 2004) — объединения головных сегментов в единое функциональное целое. Головной отдел Branchiopoda в дефинитивном состоянии несет пять пар придатков: антенны I, антенны II, мандибулы, максиллы I и II (Смирнов, 1975). До последнего времени считалось, что максиллы II у Anomopoda отсутствуют (Fryer, 1963, 1968; Смирнов, 1975).

Помимо отсутствия максиллы II, для Anomopoda характерно особое устройство торакопода I пары, непохожего на другие придатки грудных сегментов. Действительно, если части торакоподов II-V большинства Anomopoda относительно хорошо гомологизировались с таковыми крупных Branchiopoda (Lund, 1870; Behning, 1912; Cannon, 1933; Смирнов, 1971а), то гомологии между частями торакопода I Anomopoda и других Branchiopoda уловить было труднее. Попытки гомологизировать части и вооружение второй, третьей, и т.д. пар торакальных конечностей разных Anomopoda (даже принадлежащих к разным семействам!) оказывались более успешными, чем попытки найти соответствие в строении торакопода I и прочих торакальных конечностей одной особи (Fryer, 1963; Смирнов, 1969б 1971а, Глаголев, 1983а).

При основании торакопода I у Chydoridae, Macrothricidae и Bosminidae имеется особая доля, напоминающая максиллу I, которую Лилльеборг (Lilljeborg, 1901) предложил назвать "Maxillarprocess" (аналогичен термин "Maxillarforsatz" [Franke, 1925]) и тем самым противопоставил ее гнатобазам прочих торакальных конечностей. Кэннон и Лик (Cannon, Leak, 1933) заметили, что этот придаток напоминает максиллу II некоторых других Branchiopoda. Поэтому у них возникло мнение, что эта часть торакопода I соответствует упрощенной и приросшей к нему максилле II. Данная часть торакопода была названа "максиллярным придатком" Сергеевым (Сергеев, 1971; Sergeev, 1970)

Фрайер (Fryer, 1963) высказал мнение, что торакопод I современных Anomopoda может быть гомологизирован с разросшейся максиллой II прочих Branchiopoda. Это означало, что сегмент, входящий у большинства Branchiopoda в состав головы, у Anomopoda включен в состав торакса. В разных группах ракообразных число сегментов в разных тагмах несколько различно. Но чаще наблюдается картина, обратная таковой, предполагаемой Фрайером для Anomopoda, когда в состав "головы" входит различное число сегментов, входивших у предков в состав груди. Таким образом образовалась головогрудь Copepoda (синцефалон) и Malacostraca (синцефалон Isopoda, цефалоторакс Eucarida) (Заренков, 1982, 1983; Schram, 1986).

Рядом исследователей (Коровчинский, 1992; Walossek, 1993) высказывались серьезные возражения против теорий соответствия первой тора-

кальной конечности Anomopoda максилле II прочих ракообразных. Фрайер (Fryer, 1974) нашел крайне упрощенные максиллы II у наиболее примитивных макротрицидоподобных Anomopoda, и, в хорошо развитом состоянии, у эмбриона *Acantholeberis* (Fryer, 1995), чем сильно поколебал как собственные построения, так и построения Кэннона, поскольку максиллярный придаток торакопода I у Acantholeberidae также хорошо развит.

Однако двусмысленность в отношении максилл II и торакоподов I оставалась, что, например, выражалось в употреблении термина "максиллярный придаток" (Сергеев, 1971; Sergeev, 1970) по отношению к проксимальному внутреннему выросту торакопода I. Употребляя данный термин, авторы тем самым явно или неявно противопоставляли торакопод I прочим, и сомневались в гомологичности ее внутренней базальной доли гнатобазам последующих конечностей. Смирнов (1971a) назвал этот вырост торакопода I "внутренней лопастью".

Именно сомнения в том, что первая нога есть придаток грудного сегмента, привели Фрайера (Fryer, 1963, 1968, 1991b), а вслед за ним и других исследователей (Frey, 1973, 1975, 1982b, 1988a-b; Dumont, Pensaert, 1983; Sergeev, 1990a-b) к отказу от термина "thoracic limb" (грудная нога) и замене его на нейтральный (с точки зрения указания на принадлежность к конкретной тагме) и несколько расплывчатый "trunk limb" (туловищная нога). Подобную двусмысленность могли устранить лишь прямые наблюдения за развитием придатков у форм, не обладающих максиллами II во взрослом состоянии.

Следует отметить, что в англоязычной литературе термин "limb" — означает придаток любой тагмы, например, максилла или антенна — это "head limb" (Walossek, 1993). В значении русского слова "нога" уже подразумевается, что это придаток груди или абдомена, а не головы. Словосочетание "головная нога" к артроподам не применяется (хотя в литературе по другим животным это не редкость: головоногие моллюски — наиболее известный пример), а употребляются термины "головной придаток", "конечность головного сегмента". Поэтому в отечественных работах термин "грудная нога" продолжал применяться и теми авторами, которые были хорошо знакомы с точкой зрения Фрайера, и не отвергали вероятность правильности его построений (Смирнов, 1971a, 1976).

Теперь максиллы II отмечены либо у взрослых особей, либо только в эмбриогенезе у представителей всех крупных семейств Anomopoda (Kotov, 1996a). Также найдено, что на ранних фазах своего развития торакоподы I не отличаются от последующих конечностей, а эти отличия у взрослого животного являются результатом вторичного видоизменения I пары торакоподов и редукции максилл II. Следует заключить, что термины "максиллярный придаток" и гнатобаза I являются синонимами, как и термины "thoracic limb" и "trunk limb" (Fryer, 1963). Сомнения в том, что сегментарный состав головы Anomopoda является нетипичным для Branchiopoda, должны быть отвергнуты.

Происхождение карапакса. Традиционные представления о карапаксе Branchiopoda как спинном выросте задней части головы (Calman, 1909) недавно были подвергнуты сомнению. Так, Дал (Dahl, 1991) заключил, что карапакс Branchiopoda происходит от первого грудного сегмента. Валоссек (Walossek, 1993) проанализировал развитие кембрийской *Rechbachiella* и предположил, что карапакс всех Diplostraca (Cladocera + "Conchostraca") — это

продукт разрастания головного щита науплиуса про-Branchiopoda, т.е. карапакс происходит из материала науплиальных сегментов. Подобные суждения высказывались в последнее время и в отношении других групп ракообразных (Dahl, 1991; Casanova, 1991, 1993). Валоссеком (Walossek, 1993) предложен специальный термин "вторичный щит" вместо "карапакс", по его мнению неудачного. Впоследствии теория Валоссека подверглась справедливой критике со стороны Фрайера (Fryer, 1996b), который использовал, в том числе, и данные по развитию Anomopoda (Kotov, 1996a), однако применение термина "вторичный щит" продолжилось (Olesen, 1998, 2000, 2002).

Исследования эмбриогенеза у ряда видов Anomopoda (Kotov, 1996a; Kotov, Boikova, 2001) продемонстрировали правоту традиционной точки зрения о карапаксе как продукте разрастания сегмента максилл II (Calman, 1909; Fryer, 1996b), а возможно, — также и сегмента максилл I. Наблюдения за закладкой карапакса у *Sida* и *Diaphanosoma* (Ctenopoda) и *Daphnia* (Anomopoda) (Kotov, Boikova, 1998) не выявили каких-либо различий между двумя отрядами. Поэтому не остается сомнений, что происхождение карапакса из материала сегмента максилл II характерно не только для Anomopoda, но и всех Cladocera.

Некоторые возражения против рассмотрения карапакса как выроста максиллярного сегмента вызывал анализ его строения у *Leptodora* (Haplopoda), у которых он отходит от задней части груди (Fryer, 1996b). Однако наблюдения за эмбриогенезом *Leptodora* показали, что он закладывается у этих рачков также как вырост заднего края головы, однако, впоследствии его передняя часть прирастает к груди, а задняя часть остается свободной и образует выводковую сумку (Olesen et al., 2003; Boikova, 2008; Korovchinsky, Boikova, 2008).

Мы не рассматриваем *Rechbachiella* как ближайшего родственника Branchiopoda. Мнение Валоссека (Walossek, 1993) о происхождении карапакса у этих артропод от науплиального головного щита (см. выше), видимо, вполне правомочно для них. Из этого, однако, не следует, что у современных Branchiopoda, несущих карапакс (Phyllopoda), он происходит тем же способом, что и было продемонстрировано наблюдениями за эмбриональным развитием Cladocera.

Торакальные сегменты. Примитивным для всех ракообразных является анаморфоз, тип развития, при котором у вышедшей из яйца личинки имеется зона роста, за счет которой число сегментов продолжает увеличиваться (Иванова-Казас, 1979, 1995; Minelli et al., 2013). Так проходит развитие большинства крупных Branchiopoda, у которых в ходе ларвального и постларвального развития происходит постепенное увеличение числа торакальных сегментов. При этом дефинитивные сегменты сходны по размеру (в первую очередь по длине), как и конечности на них. Взглянув на ювенильную особь Branchiopoda, мы увидим, что у нее имеются полностью сформированные сегменты в передней части тела и постепенно уменьшающиеся в размере недоразвитые сегменты в задней его части (Claus, 1873, 1886; Fryer, 1983; Olesen, Grygier, 2003, 2004). При этом сегменты, заложившиеся позже в ходе онтогенеза, со временем сравниваются по размерам с передними. Такой вариант формирования сегментов явно специализирован, является следствием анаморфности их развития, и характерен для подавляющего большинства Branchiopoda с описанным эмбриональным и личиночным развитием. Эпиморфоз, при котором количество сегментов у

новорожденного животного соответствует окончательному, возникает независимо в разных группах ракообразных (Иванова-Казас, 1995; Minelli et al., 2013), в том числе и у Cladocera.

Ближайшие родственники Cladocera, Cyclestherida, демонстрируют промежуточное состояние при переходе от анаморфозу к эпиморфозу. Хотя в ходе их развития после выхода из выводковой сумки (постларвальная стадия по Ульсену [Olesen, 1999]) происходит увеличение числа сегментов тела, у взрослого рачка оно стабильно (16 торакальных сегментов у самки и 15 у самца, см.: Olesen et al., 1996) и мало́ по сравнению с другими крупными Branchiopoda. При этом, у *Cyclestheria* ширина сегментов у животного на некой стадии его развития от переднего к заднему концу лишь очень слабо уменьшается.

Для Cladocera характерен истинный эпиморфоз (Признак 1 в Табл. 13-14). У разных Cladocera в состав торакса входит всего от четырех до шести сегментов. Каждый последующий торакальный сегмент у них закладывается быстро, лишь с небольшим отставанием от предыдущего. При этом разница в размере заложившегося и предыдущего сегмента часто незначительна, или отсутствует, что, например, хорошо заметно при наблюдении за развитием эмбрионов *Sida* и *Diaphanosoma* (Ctenopoda) (Kotov, Boikova, 1998). У *Leptodora* (Haplopoda) первый сегмент и торакопод I изначально особо велики, а шестой сегмент и торакопод VI — малы (Olesen et al., 2003), но подобная картина хорошо вписывается в схему некоторого уменьшения размеров сегментов в заднем направлении. У большинства Anomopoda (см. главу 4, а также иллюстрации Ульсена [Olesen, 1998]) схема закладки сегментов не отличается от таковой у прочих Cladocera.

Напротив, схема закладки торакальных сегментов у представителей Daphniidae—Moinidae, когда размер сегментов III-IV изначально превосходит размер предшествующих сегментов (I-II) (Признак 1 в Табл. 11-12), уникальна для Cladocera и всех Branchiopoda. Разница в размерах сегментов при их закладке явно скоррелирована с разницей в размере их придатков у взрослого животного. Действительно торакоподы III-IV-й пар у *Daphnia* крайне велики, в то время как таковые V-й пар — малы (отметим, что у *Eurycercus* торакальные конечности во взрослом состоянии также различаются по размеру, но с размером сегментов это никак не связано). Вышеописанный способ закладки торакальных сегментов — синапоморфия Daphniidae и Moinidae.

Важной особенностью торакса является наличие на его брюшной части пищевого желобка, имеющегося у всех "Conchostraca" и Cladocera, за исключением хищных Haplopoda и Onychopoda, у которых он редуцирован (Признак 2 в Табл. 13-14).

Граница торакса и абдомена. Под абдоменом традиционно (см. обзор Walossek, Müller, 1998) понимается часть тела, расположенная сзади торакса, сегменты которой лишены конечностей. Сегментарный состава абдомена у разных Branchiopoda при таком его понимании различен (хотя бы, вследствие наличия разного числа конечностей на тораксе). Абдомен имеется у Anostraca и Notostraca, но отсутствует у "Conchostraca". При этом мнение (Richter et al., 2006; Olesen, 2009) об отсутствии абдомена у ряда Cladocera мне представляется неправомочным, он есть у всех Cladocera, и различия между ними по этому "признаку" представляются мнимыми.

Представляется, что в составе тела Anomopoda имеется сегмент, который у животных с пятью парами торакоподов является первым абдоминальным, а у таковых с шестью парами — последним торакальным (Рис. 306-А-Б). Из этого следует, что у рачков с пятью торакоподами абдоминальных сегментов четыре, а с шестью — три, однако, эта гипотеза может быть проверена только после подробного изучения анатомии (в первую

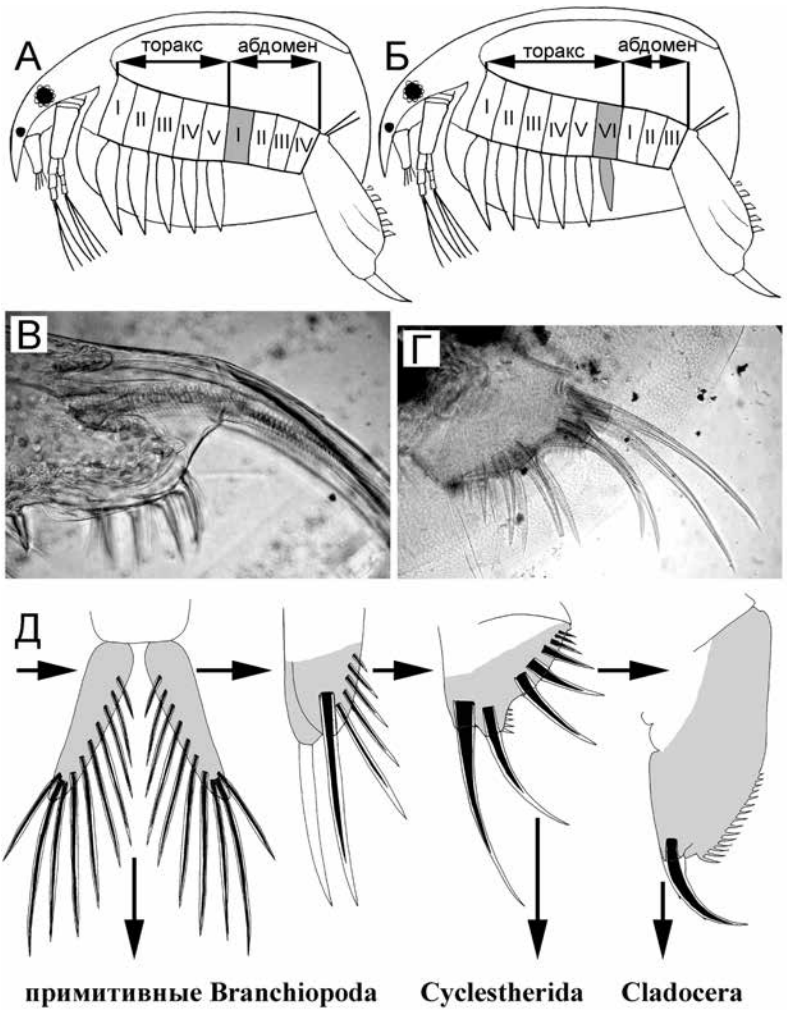


Рисунок 306. Торакс, абдомен и постабдомен Cladoceromorpha:
А-Б — Схематическое изображение Anomopoda с пятью и шестью торакальными конечностями (серым цветом закрашен сегмент, в одном случае входящий в состав абдомена, а в другом — торакса); В-Г — постабдомен незадолго до линьки у *Daphnia magna* (отряд Anomopoda) и *Cyclestheria hislopi* (отряд Cyclestherida); Д — схема эволюции каудального отдела тела у Cladoceromorpha (черным цветом выделены заложенные во ввернутом состоянии щетинки, серым — ветви каудальной фурки).

очередь, мускулатуры) Anomopoda разных семейств и с разным числом торакоподов. При этом ганглиев в абдомене не найдено (Samassa, 1891; Смирнов, 1975), что может затруднить выяснение его сегментарного состава. Изучение закладки ганглиев у эмбрионов также, скорее всего, не приведет к прояснению ситуации, поскольку нервная система в онтогенезе Branchiopoda формируется без каких-либо дополнительных закладок ганглиев, имеющихся у постэмбриональных стадий (Fritsch, Richter, 2012).

Интенсивно дискутировалась значимость положения гонопоров для выявления гомологий между основными тагмами, в первую очередь, для выявления границы торакса и абдомена (Walossek, Müller, 1997; Schram, Koeneman, 2004). Если у "Conchostraca", в том числе и Cyclestherida, гонопоры самки открываются при основании торакальных конечностей, то у всех Cladocera — на спинной стороне тела, без связи с каким-либо торакоподом, и это важная синапоморфия Cladocera (Dumont, Negrea, 2002) (Признак 3 в Табл. 13-14). Яйца из гонопоров попадают в выводковую сумку, образованную створками карапакса.

Ульсен (Olesen, 2009) пытался использовать признак положения гонопоров самца в кладистическом анализе Branchiopoda, но для Cladocera этот признак "работает" плохо вследствие очень большого разнообразия их расположения: у Ctenopoda они находятся за последней (шестой) парой торакоподов (на первом брюшном сегменте), и окружены кутикулярным валиком или открываются на вершинах парных копулятивных органов (Коровчинский, 2004), у Onychopoda — за 4-ой парой торакоподов, у Haplopoda — на третьем абдоминальном сегменте (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). У Anomopoda имеется явная тенденция к перемещению гонопоров в сторону заднего конца тела, но, похоже, этот процесс происходил независимо в разных макротаксонах.

Пример Anomopoda свидетельствует о том, что значение признака положения гонопора самца явно переоценено. В пределах этого отряда имеются представители с гонопорами как при основании постабдомена (*Ilyocryptus*), так и на его конце (большинство Anomopoda) (Рис. 307). Хотя положение постабдомена в системе тагмозиса и его сегментарный состав не ясны, не вызывает сомнения, что гонопоры у первых и вторых открываются на разных сегментах, а в эволюционной истории отряда произошло существенное перемещение гонопоров назад. Следы этого перемещения можно наблюдать в онтогенезе самцов, у которых от возраста к возрасту гонопоры смещаются дистальнее (Смирнов, 1971а; Kotov et al., 2009).

Происхождеие постабдомена и постабдоминальных коготков. По принятым в отечественной литературе представлениям о тагмозисе ветвистоусых ракообразных, их тело разделено на голову, торакс, абдомен и постабдомен (Бенинг, 1941; Беклемишев, 1964а-б; Коровчинский, 2004; Korovchinsky, Boikova, 2008). Отметим, что отечественные карцинологи, работающие с высшими ракообразными, часто выделяют у них особую каудальную тагму (Заренков, 1982, 1983) или уросому (Макаров, 1978).

В зарубежной литературе по Cladocera постабдомен обычно не выделяется в отдельную тагму, таким образом, используется то же подразделение тела, что и для крупных Branchiopoda. При этом постабдомен, или кауда по терминологии Эрикссона (Eriksson, 1934), рассматривается как подраздел абдомена, соответствующий тельсону (Klotzsche, 1913; Fryer, 1987a; Dumont, Negrea, 2002). Мне выделение постабдомена Cladocera в специальную (ка-

удальную) тагму представляется обоснованным. Данная тагма появилась у Cladocera, "Conchostraca" и Notostraca, в то время как предковые Anostraca-подобные Branchiopoda имели ее лишь в самом зачаточном состоянии.

Гомологизация сегментов задней части тела ракообразных — это более сложная проблема, чем гомологизация передней части, практически сводящаяся к простой нумерации сегментов (Ferrari, 2012b). Представления об особом статусе задней части тела ныне получили серьезную поддержку вследствии интенсивных исследований экспрессии так называемых гомеобоксных генов (см. обзор: Holland, 2013), контролирующих сегментацию на ранних этапах онтогенеза. Одна из основных групп гомеобоксных генов *Bithorax* (*BX-C*) явно ассоциирована с самой задней частью эмбриона, которая, вследствии этого, может быть рассмотрена как особая зона. По Шраму и Кёнеману (Schram, Koeneman, 2004b) весь абдомен Crustacea — это каудальная зона, однако, помимо такового, авторы выделили еще и плеон — зону, расположенную за тораксом и за гонопорами, и снабженную конечностями, функционально отличными от таковых на тораксе. То есть, абдомен по данным авторов значительно короче, чем это обычно принимается для высших ракообразных.

Специальные каудальные гены (*caudal/Cdx*) также принимают активное участие в регуляции сегментации и удлинения тела членистоногих животных, относящихся к ракообразным и насекомым — эволюционным линиям, разошедшимся не менее 500 млн. лет назад (Copf et al., 2004). Наличие специальных каудальных генов — это анцестральный признак для всех членистоногих, мало того, гены *Cdx* гомологичны у членистоногих и хордовых. То есть, наличие специальной каудальной зоны с особыми генами можно рассмотреть как анцестральное состояние для весьма широкого круга, или даже большинства, животных (Copf et al., 2004; Erwin, 2006).

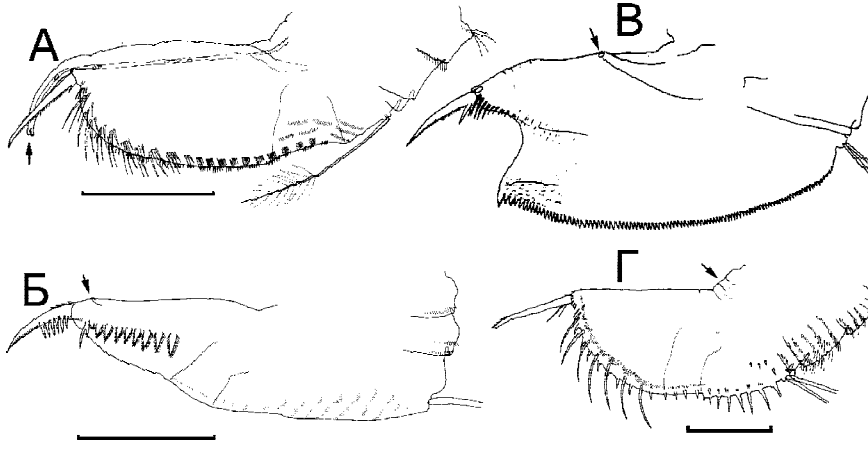


Рис. 307. Положение гонопора у разных Anomopoda (помечено стрелкой):
А — *Leydigia leydigi* (Chydoridae); Б — *Moina dumonti* (Moinidae); В — *Eurycercus lamellatus* (Eurycercidae); Г — *Ilyocryptus agilis* (Ilyocryptidae). Масштаб: 0.1 мм. (А: по Kotov, 2003; Б по: Kotov et al., 2005a; В по: Kotov, 1999b; Г по: Kotov, 1999a).

Традиционно постабдоминальные коготки Diplostraca рассматривались как гомологи ветвей хвостовой фурки крупных Branchiopoda (Бенинг, 1941), например, Anostraca, где они представляют собой придатки тельсона — нерасчлененного заднего отдела тела. Однако Боуман (Bowman, 1971) усомнился в гомологии коготков "Conchostraca" фурке, предложив рассматривать их как уроподы, то есть конечности последнего брюшного сегмента, сочтя, что тельсон у представителей этой группы редуцирован.

Исследования эмбрионального развития Anomopoda и Ctenopoda поставили под сомнение утверждение о гомологии постабдоминальных коготков Cladocera ветвям фурки. У эмбрионов Anomopoda и Ctenopoda постабдоминальные коготки закладываются одновременно со щетинками конечностей и во ввернутом состоянии, что также характерно для щетинок. Аналогично закладываются и коготки у постэмбриональных стадий (Рис. 306-В, см также Глаголев, 1986; Котов, 2006б). Между тем, ветви фурки у Anostraca формируются иначе, а во ввернутом состоянии закладывается каждая из многочисленных щетинок фурки, что было хорошо проиллюстрировано еще Клаусом (Claus, 1873, 1886).

Таким образом, постабдоминальные коготки гомологичны не ветвям фурки крупных Branchiopoda, а щетинкам на них. Также аргументом против гомологизации ветвей фурки и постабдоминальных коготков является присутствие специальной управляющей мускулатуры у первых (Benesch, 1969), и ее полное отсутствие у последних (Binder, 1931; Green, 1956b).

Особенно наглядно гомология постабдоминальных коготков Cladoceromorpha простым щетинкам на фурке Anostraca может быть продемонстрирована на примере ближайшего родственника Cladocera — Cyclestherida. У *Cyclestheria* на постабдомене помимо терминальных коготков имеется еще ряд мощных зубцов (Рис. 176-А-Г). У эмбрионов как коготки, так и зубцы закладываются сходным образом (Sars, 1887). При линьке взрослого животного коготки и зубцы закладываются абсолютно идентично, во ввернутом состоянии (Рис. 306-Г), подобно простым щетинкам на фурке Anostraca. То есть, терминальный коготок и каждый из зубцов на постабдомене Cyclestherida — это видоизмененная щетинка, гомологичная простой щетинке на фурке примитивных Branchiopoda. При этом соответствие коготков простым щетинкам у Spinicaudata должно быть специально проверено в будущем.

Сам постабдомен Cladocera и Cyclestherida, по-видимому, хотя бы частично образован сросшимися ветвями фурки. Помимо них в его состав входит и тельсон (задняя нерасчлененная лопасть, придатками которой являются ветви фурки). Однако есть вероятность того, что в состав постабдомена входит еще как минимум один бывший абдоминальный сегмент, несущий постабдоминальные щетинки. На Рис. 306-Д представлена обобщающая схема эволюции каудального отдела Cladoceromorpha.

Постабдоминальные щетинки ("telsonal seta", "telson filaments") известны у Notostraca (Møller et al., 2003; Olesen, 2007, 2009), "Conchostraca", Cyclestherida и Cladocera (Dumont, Negrea, 2002; Korovchinsky, Boikova, 2008), и их наличие является синапоморфией группы Diplostraca (Martin, Cash-Clark, 1995; Olesen, 2009). У Cladocera они не имеют прямого отношения к плаванию, а являются органами поддержания равновесия и, возможно, принимают участие в торможении животного (Буторина, 1995а).

Аналоги постабдоминальных щетинок найдены у ископаемых Kazacharthra (Olesen, 2009). Происхождение этих щетинок было не совсем ясно,

особенно, если принять во внимание, что у личинок Notostraca в местах их формирования гистохимическими методами выявляется экспрессия гена wingless/*Tlwnt-1*, которая характерна для зачатков торакальных конечностей (Nulsen, Nady, 1999).

Фрайер (Fryer, 1987a) усомнился в том, что они гомологичны у Spinicaudata и Laevicaudata, поскольку у первых каждая из них иннервируется ганглием около конца брюшной нервной цепочки, лежащим далеко позади седьмого брюшного сегмента, а у вторых — ганглием последнего. Однако, как мне представляется, первый тип строения может быть выведен из второго. При этом иннервация постабдоминальных щетинок от ганглиев брюшной нервной цепочки (в том числе и у представителя Ctenopoda, *Sida*, см.: Samassa, 1891) может свидетельствовать об их принадлежности к последнему сегменту абдомена.

То есть одним из вариантов гомологизации постабдоминальных щетинок Cladocera является их соответствие щетинкам на спинной стороне последнего брюшного сегмента Spinicaudata. Так что, возможно, у про-Diplostraca как минимум один из брюшных сегментов вошел в состав постабдомена, что подтверждает правомочность выделения последнего в особую тагму и ставит под сомнение его именование "тельсоном". Подобное вхождение в состав постабдомена еще одного или нескольких сегментов может быть названо постабдоминализацией (по аналогии с цефализацией и абдоминализацией (см: Boxshall, 2004).

7.2. Эволюция основных морфологических структур

Размер тела. По моему мнению, предки Anomopoda были относительно крупны по меркам Cladocera, однако, уже мелки по меркам Branchiopoda. Вряд ли длина их тела превышала 3-6 мм. Именно таковы размеры современных примитивных представителей отряда (*Eurycercus*, *Acantholeberis*) (Fryer, 1974; Смирнов, 1976; Smirnov, 1999b). Уменьшение размеров тела рассматривается как одно из главных направлений эволюции Cladocera (и Branchiopoda в целом) (Коровчинский, 2004). Я в целом согласен с подобной точкой зрения, однако в деталях мои взгляды на эволюцию размеров ветвистоусых ракообразных несколько отличаются от таковых у предыдущих авторов. Тенденция к уменьшению размеров у ветвистоусых ракообразных обычно связывается с приспособлением к сильному прессу позвоночных хищников, в первую очередь рыб, целенаправленно выбирающих наиболее крупных и заметных особей (Dodson, 1974, 1989; Kerfoot, 1980a-b).

При этом разные отряды используют разную стратегию защиты от хищников. Так Sididae (Ctenopoda), Haplopoda, Onychopoda адаптированы к быстрому плаванию, то есть используют более или менее активную стратегию защиты. Филогенетические данные (см. главу 9) свидетельствует о том, что размер гигантской (по меркам Cladocera!) *Leptodora*, до 1.8 см, вторично увеличен. Даже по меркам Gymnomera, это животное обладает очень высокой подвижностью, делающей ее практически недоступной мишенью для атак со стороны мелких планктоноядных рыб, что позволило ему значительно увеличить свой размер по сравнению с предками

Gymnomera. В настоящее время *Leptodora* участвует в размерной селекции зоопланктона в качестве хищника, а не жертвы.

Anomopoda в целом менее подвижны и предпочитают пассивную защиту (Коровчинский, 2004), которая, в том числе, предполагает уменьшение размеров тела и различные стратегии избегания выедания. При этом у ряда видов имеется способность формировать защитные структуры (прозрачные спинной киль и шлем на голове, тонкую хвостовую иглу), увеличивающие так называемый "эффективный размер" для защиты от мелких беспозвоночных хищников. Заметность для крупных хищников при этом не повышается. В настоящее время более крупные Anomopoda чаще всего обитают в местах, недоступных для рыб.

Однако некоторые предыдущие рассуждения об эволюции размеров тела при становлении Cladocera (Kerfoot. Lynch, 1987) представляются весьма умозрительными. Есть мнение, что "размеры определенно, хотя и не строго, связаны с высотой организации: малые размеры ограничивают возможность усложнения" (Жерихин и др., 2008) животного. Но подход по принципу "Как нам жалко бедных ветвистоусых ракообразных, страдающих от своего малого размера!", по моему мнению, является проявлением маммалоцентризма (по аналогии с антропоцентризмом), и не выдерживает критики. Попытки найти факторы, которые "сдерживают увеличение размеров" и найти "преимущества крупного животного" (см. например, Blanckenhorn, 2000) для той или иной группы — это также типичное проявление маммалоцентризма.

Фантастический успех насекомых полностью опровергает тезис об ущербности более мелких животных, вынужденных сокращать свой размер под действием неблагоприятных факторов. Многие физические ограничения размера Arthropoda (например, недостаточная прочность экзоскелета у большого животного, большие риски при линьке, невозможность использовать достаточную — не покрытую хитином — поверхность для газообмена, см. Understanding Evolution, 2013) не могут быть использованы для объяснения малого размера ветвистоусых ракообразных, хотя бы потому, что большинство насекомых крупнее последних, и им удается преодолеть подобные ограничения. Аналогичных размеров (гораздо более крупных, чем сейчас) могли бы достичь и Cladocera, если бы их размер контролировался только вышеупомянутыми физическими ограничениями.

Все известные к настоящему времени мезозойские виды Cladocera имели размер около 2-3 мм, то есть, были относительно крупными по сравнению с современными формами, большая часть которых имеет размер до 1 мм, но также невелики по сравнению с Branchiopoda помимо Cladocera. Ископаемые и современные Cyclestherida также невелики (до 3 мм по: Yashima et al., 2011; до 3.1 мм по: Martin et al., 2001, то есть, меньше многих крупных представителей Anomopoda; не более 7 мм по: Rogers, 2009, что выглядит завышенной оценкой, но все равно сопоставимо с размерами *Eurycercus glacialis*). Их размер явно сопоставим с таковым Cladocera. Длина тела общего предка Cladoceromorpha изначально была сокращена по сравнению с таковой у прочих Branchiopoda.

По моему мнению, предки Cladoceromorpha и Cladocera изначально заняли экологические ниши малоразмерных животных, и произошло это уже в среднем палеозое, до появления на границе палеозоя/мезозоя и, в основном, мезозое (десятки и сотни миллионов лет спустя после появле-

ния Cladocera), планктоноядных костистых рыб современного типа. Влияние последних на эволюцию размера Cladocera имело и имеет место с позднего мезозоя по настоящее время, но к происхождению и становлению ветвистоусых ракообразных оно не имеет какого-либо отношения. Скорее, происхождение Cladocera как изначально (!) мелкоразмерных животных в палеозое связано со становлением в древних континентальных водоемах новой трофической группы — первичных консументов, потребляющих эукариотические водоросли современного типа. Для такой трофической группы размеры в диапазоне 0.5-5 мм подходят гораздо более, чем 1-20 см, которые характерны для наиболее успешной группы Arthropoda — насекомых, с совершенно другими типами питания.

После становления Cladocera эволюция размеров тела проходила независимо в разных их семействах, по большей части, в сторону дальнейшего уменьшения, но иногда и увеличения. Например, у меня не вызывает сомнения, что уменьшение размера было важным направлением эволюции пелагических *Daphnia*. Однако Глаголев (1986) счел, что для предков *Daphnia* не был характерен столь большой размер, как у *D. magna*, и укрупнение некоторых видов — это вторичное преобразование. Независимой эволюцией размеров в разных семействах объясняется очень большой их разброс у представителей одного семейства, особенно он характерен для двух наиболее успешных и разнообразных семейств, Daphniidae и Chydoridae.

В целом считается, что мелкие животные эволюционируют быстрее крупных (Жерихин и др., 2008). Этот вывод кажется мне вполне обоснованным по отношению к семейству Chydoridae, включающему около половины современных Anomopoda (Forró et al., 2008) и отличающемуся небольшими размерами. Именно для этой группы одним из основных направлений эволюционных изменений следует назвать миниатюризацию, широко обсуждаемую для других групп животных (Hanken, Wake, 1993; Polilov, Beutel, 2009).

Гиллуй и Додсон (Gillooly, Dodson, 2000) заключили, что средний размер Cladocera (под которыми они в основном имели в виду планктонных *Daphnia* и *Bosmina*, составляющих ничтожную часть общего разнообразия группы) закономерно изменяется в широтном направлении: он достигает максимума около 50-60° северной и южной широты и падает по направлению к полюсам и экватору. По их мнению, низкие температуры благоприятны для развития крупных представителей рода *Daphnia*. Подобные работы представляются весьма однобокими: авторы выхватили из общей массы родов только два, из общей массы факторов — только один абиотический, а все остальные таксоны и факторы (в первую очередь, биотические, гораздо более важные для подобных заключений по мнению большинства исследователей) вообще не были рассмотрены. Вряд ли такой подход приемлем даже в рамках редукционной экологии.

Покровы. Литература по строению покровов десятиногих раков и некоторых других групп Crustacea (Dennel, 1960; Ельфимов и др., 1995; Giraud-Guille, 1996) несравненно более обширна, чем таковая по Branchiopoda (см. обзоры: Martin, 1992; Criel, Macrae, 2002; Abatzopoulos et al., 2002). В целом строение кутикулы Branchiopoda типично для ракообразных (Dennell, 1960; Passano, 1960; Смирнов, 1975; Neville, 1975; Заренков, 1982; Martin, 1992). Кутикула подразделена на внешний слой — эпикутикулу и внутренний — прокутикулу. Последний подразделяется, в свою очередь, на более верх-

нюю экзокутикулу, то есть формирующуюся прелиночную эпикутикулу следующего возраста, и эндокутикулу, то есть постлиночную прокутикулу (Martin, 1992). Отметим, что иногда используется несколько отличная терминология, когда все слои под эпикутикулой называются эндокутикулой (Dennel, 1960). Важно отметить, что клетки подстилающего эпидермиса изначально дифференцированы. Так, помимо основного типа эпидермальных клеток Фримэн (Freeman, 1993) выделяет еще пять типов, организованных и функционирующих несколько отличным образом. К сожалению, у Cladocera различия в строении клеток эпидермиса никто не изучал, показана лишь специфическая ультраструктура клеток дорсального органа (Halcrow, 1982) и эпиподитов торакоподов (Kikushi, 1982a-b, 1983, 1984).

Покровы Anomopoda стали объектом исследования их ультраструктуры, развития в ходе межлиночного цикла, эволюции в пределах отряда (Werner, 1923, 1924, 1927; Anderson, Brown, 1930; Anderson, 1933; Fryer, 1968, 1974; Porcella et al., 1969; Dahm, 1977; Halcrow, 1976, 1978). Показано, что интегумент створки *Daphnia* устроен относительно просто: он представлен наружным (более толстым) и внутренним (тонким) листками кутикулы с небольшим пространством между ними (гемоцелем), малые поровые каналы и железы (характерные для многих крупных Branchiopoda) в интегументе отсутствуют у большинства родов (Dahm, 1976, 1977; Halcrow, 1976), хотя при этом отмечены у *Ceriodaphnia* (Berner, 1987). Между двумя листками кутикулы створки имеются опорные колонки, проходящие сквозь гемоцель (Anderson, 1933; Martin, 1992).

Все отряды Cladocera помимо Anomopoda включают в себя животных с, по большей частью, тонкими покровами (Dumont, Negrea, 2002), что подтверждается редкостью присутствия или полным отсутствием в озерных отложениях фрагментов головных частей и карапаксов Ctenopoda, Haplopoda и Onychopoda (Признак 4 в Табл. 13-14). Ctenopoda представлены в голоценовых отложениях чаще всего дистальной частью постабдомена с коготками, частями антенн II, мандибулами, а иногда и торакальными конечностями (Frey, 1962b, 1964; Смирнов, 1984; Коровчинский, 2004). От Haplopoda сохраняются только терминальные коготки и мандибулы, от Onychopoda — мандибулы и терминальные выросты тела (Смирнов, 1984).

По мнению Фрайера (Fryer, 1995, P. 58), у предков Anomopoda "внутренняя стенка карапакса была очень тонкой, наружная — более крепкой и толстой, но слабо склеротизированной". По моему мнению, для про-Anomopoda были характерны относительно толстые и прочные, покровы, подобно таковым у одной из групп "Conchostraca", Laevicaudata.

При этом у Chydoridae — Eurycercidae — Bosminidae покровы еще более укрепились (Признак 2 в Табл. 11-12), так что их относительная толщина стала явно больше, чем таковая у "Conchostraca". Особая прочность покровов первых подтверждается необычно хорошей сохранностью их головных щитов и створок в донных отложениях. В то же время, у Daphniidae, а также, независимо от них, Ctenopoda, Haplopoda и Onychopoda покровы истончались в связи с переходом к более подвижному образу жизни, дальнейшая эволюция которого в итоге привела к полному отрыву от субстрата (часть Ctenopoda, все Gymnomera).

Разница между толщиной покровов у Chydoridae и Daphniidae правомочно связывается с различиями в их образе жизни (Смирнов, 1975; Fryer, 1991b). Однако Bosminidae, сходные с Daphniidae по образу жизни, имеют покровы

по типу Chydoridae. Как мне представляется, прочные (и, вследствие этого, тяжелые!) покровы у *Bosmina* — типичных и весьма успешных обитателей открытой воды — один из аргументов в пользу версии о происхождении Bosminidae от литоральных хидоридоподобных предков, к которой я не раз еще вернусь. Утолщение покровов является синапоморфией клады Chydoridae — Eurycercidae — Bosminidae (по кладистической терминологии).

Неполная линька. Неполная линька мало распространена среди ракообразных, не относящихся к Branchiopoda, хотя известна у некоторых ископаемых Ostracoda (Olempska, 2012). Покровы у Spinicaudata и Cyclestherida очень толсты вследствие их многослойности, достигаемой за счет неполной линьки (Рис. 308-309). Но это производное состояние, поэтому современные Spinicaudata и Cyclestherida не могут дать информацию об исходной толщине покровов предков Cladocera. Для некоторых Anomopoda также характерна неполная линька, но очевидно, что она возникла вторично. Как сообщалось ранее, она произошла независимо в разных группах рода *Ilyocryptus* (Рис. 298-А). У других Cladocera с нежными покровами (Рис. 310-314) неполной линьки не встречается.

Скульптура покровов. Я счел полезным (см. главу 3) для описания скульптуры тела Anomopoda применить знания по ее типологии и генезису, полученные для других групп, в частности Ostracoda, для которых этот вопрос более разработан (Müller, 1894; Hartmann, Puri, 1974; Шорников, 1981; Keyser, 1995). Для последних принято различать три класса скульптуры: макроскульптуру (изменяющую очертания раковинки), мезоскульптуру (связанную в своем происхождении с контурами клеток подстилающей гиподермы) и микроскульптуру (Шорников, 1981) субклеточного уровня (при которой по нескольку элементов скульптуры приходится на одну клетку покровов).

Мезоскульптура (ретикуляция) не найдена у Anostraca, однако, она зачастую хорошо развита и у некоторых "Conchostraca", причем иногда заметно вздута. У некоторых Ctenopoda на створках имеется крайне тонкая и малозаметная ячея (Sars, 1888; Коровчинский, 2004), а у *Holopedium groenlandicum* центральная их часть покрыта низкими бугорками (Korovchinsky, 2005). Под СЭМ видно, что у *Latona setifera* из сибирских популяций на голове имеется хорошо развитая ретикуляция (Рис. 310-Б), но для Ctenopoda подобные случаи, скорее, уникальны (Рис. 310-А, В-Г). Микроскульптура также нехарактерна для прочих отрядов Cladocera (Smirnov, Kotov, 2009) (Рис. 312), хотя среди них есть и исключения. Так, аналогом волосков на створках Anomopoda являются крошечные шипики на створках *Latona tiwari* (Ctenopoda) Biswas, 1964; Коровчинский, 2004), или на каудальном отделе Onychopoda (Martin, Cash-Clark, 1995).

Для общего предка Anomopoda были, несомненно, характерны покровы со слабо выраженной ретикуляцией и отсутствие каких-либо выростов на теле (Fryer, 1995; Smirnov, Kotov, 2009). Ранее скульптура покровов Anomopoda была проанализирована только у Chydoridae (Смирнов, 1971а). Это связано с тем, что именно у рачков этого семейства с толстыми и прочными покровами, скульптура наиболее развита. Мной выделено два основных направления усложнения мезоскульптуры:

1) Равномерное усиление валика на каждой линии ретикуляции в ячейке без дифференцировки скульптуры в передне-заднем направлении;

2) Передне-задняя дифференцировка скульптуры каждой ячейки, или только части ячеек.

В пределах разных семейств имеются виды, демонстрирующие самые разные варианты скульптуры, эволюционировавшие как по первому, так и по второму пути. Наличие каких-либо выростов — свидетельство дополнительного утолщения и упрочнения покровов головы и карапакса, также прошедшее независимо в разных семействах и даже родах (наиболее характерный пример — *Chydorus*, см. главу 3). Поэтому использование признаков скульптуры в качестве признаков для филогенетических реконструкций в пределах отряда Anomopoda представляется мне невозможным,

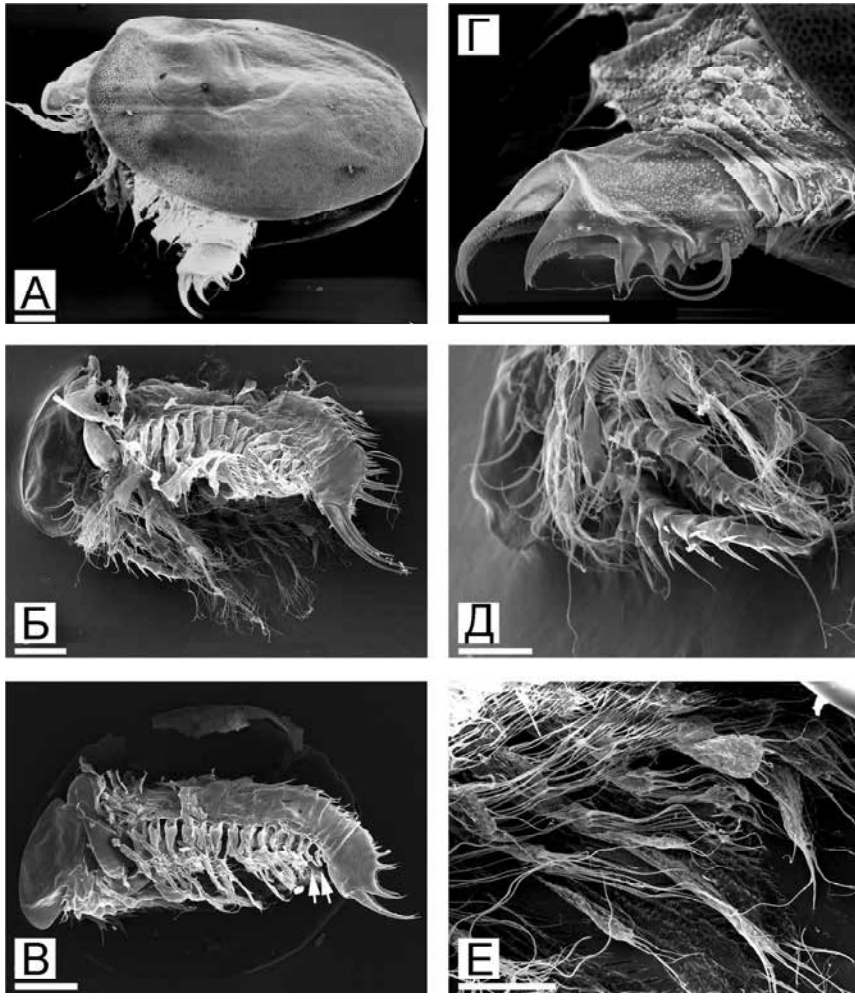


Рисунок 308. *Cyclestheria hislopi* (Cyclestherida):
А — взрослая самка, вид сбоку; Б — самка с удаленной створкой карапакса; В — ювенильная особь с зачаточными торакальными конечностями 15-16 пары (13 и 14 пара помечены стрелками); Г-Е — постабдомен, антенна II и торакальные конечности взрослой особи. Масштаб: 0.1 мм.

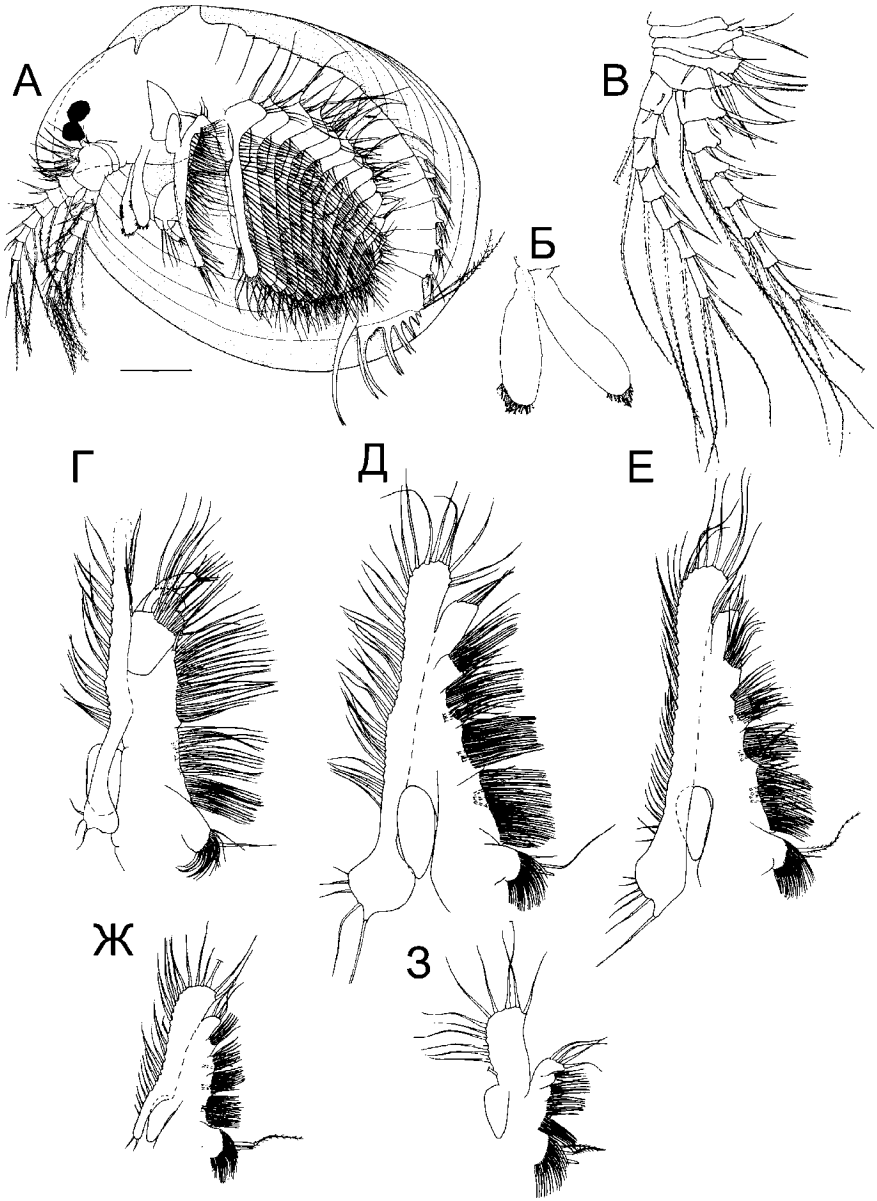


Рисунок 309. Строение самца *Cyclestheria hislopi* (Cyclestherida):
А — Общий вид; Б — Антенна I; В — Антенна II; Г-З — торакоподы 1, 5, 10, 12 и 13.
По: Olesen et al., 1996.

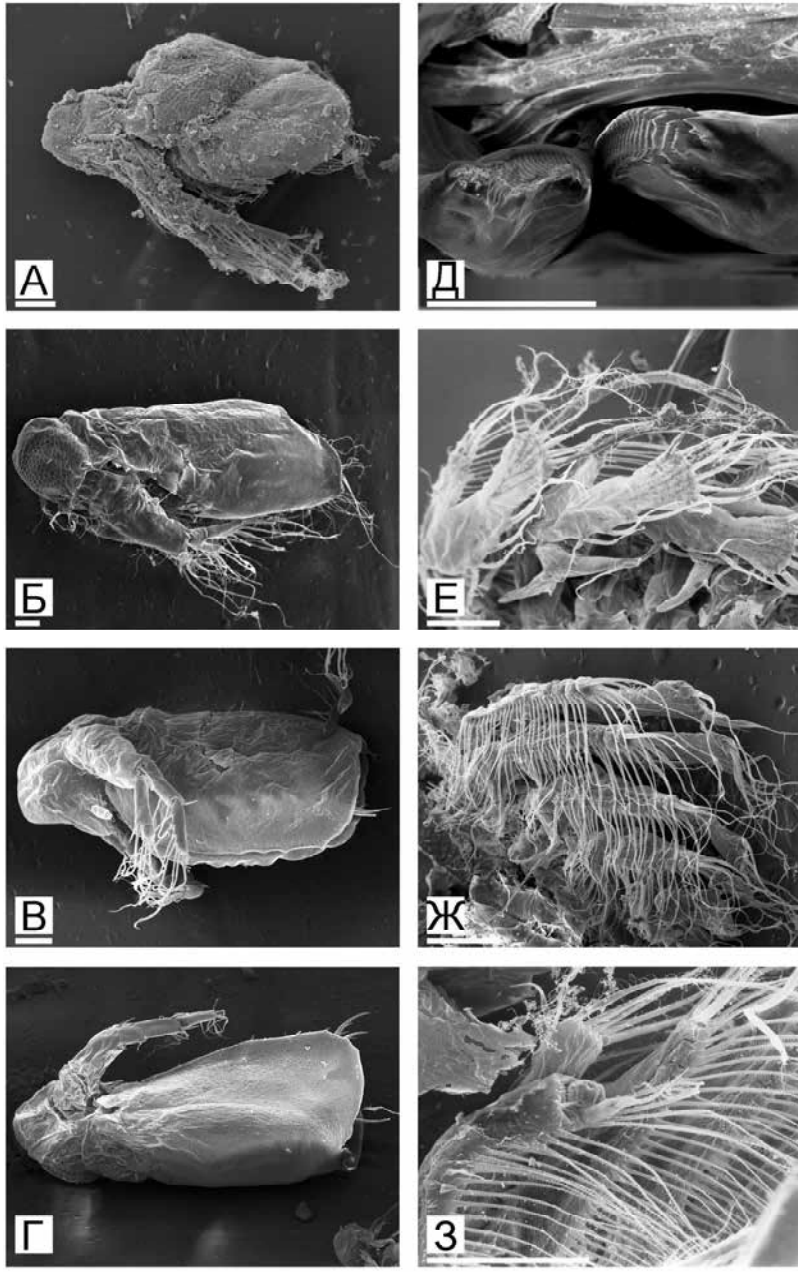


Рисунок 310. Представители отряда Ctenopoda:
А — *Latonopsis* cf. *australis*; Б — *Latona setifera*; В-З — *Sida crystallina,* общий вид; мандибулы; торакальные конечности самки снаружи и изнутри; торакопод I самца. Масштаб: 0.1 мм.

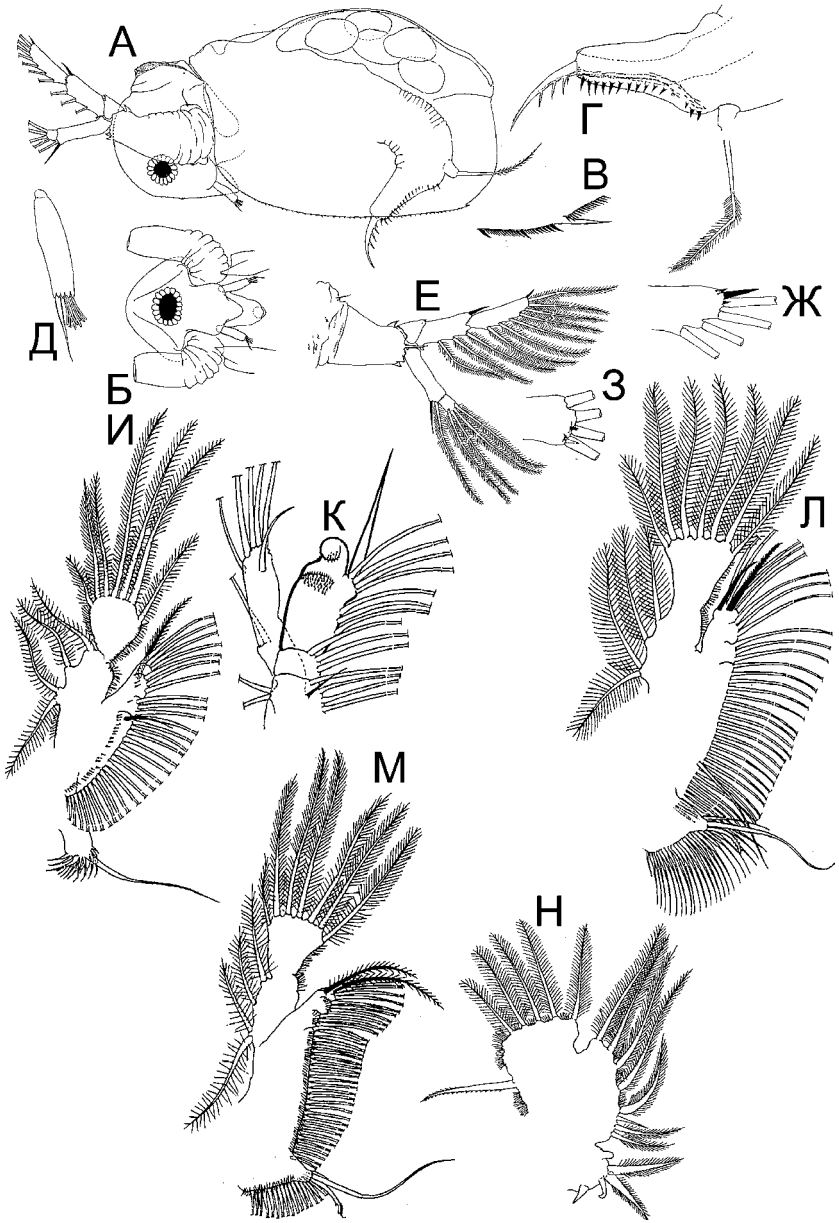


Рисунок 311. Строение *Sida crystallina* (отряд Ctenopoda):
А — самка, вид сбоку; Б — голова, вид снизу; В — задне-брюшной угол створки; Г — постабдомен; Д — антенна I; Е-Ж — антенна II, дистальные членики ее экзоподита и эндоподита; И — торакопод I самки; К — дистальная часть торакопода I самца; Л — Торакопод II; М — торакопод III; Н — Торакопод VI. Не в масштабе. (По: Alonso, 1996).

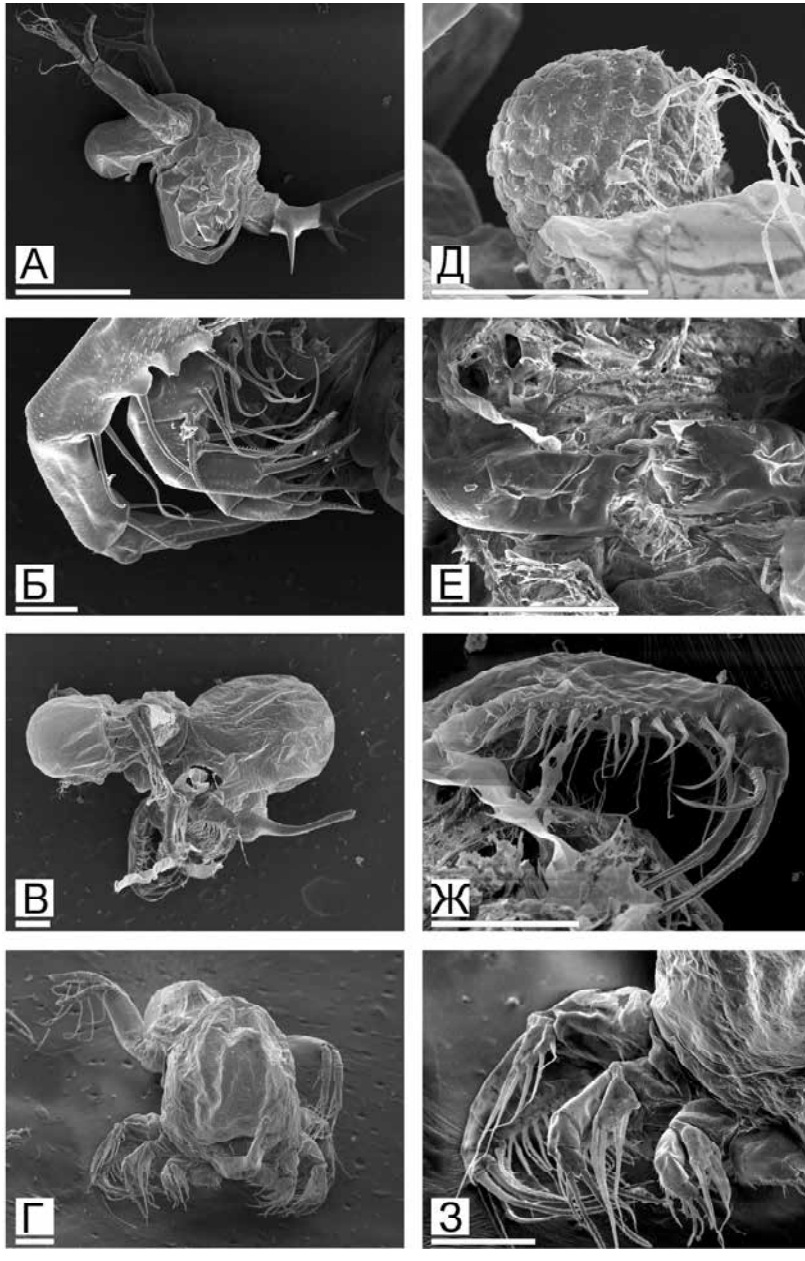


Рисунок 312. Представители отряда Onychopoda (Hymnomera):
А-Б — *Bythotrephes longimanus*, общий вид и торакальные конечности, вид изнутри; В-З — *Polyphemus pediculus*, вид сбоку и сзади; сложный глаз, извлеченный из головы; мандибулы; торакальные конечности, вид изнутри и снаружи. Масштаб: А — 1 мм; Б-З — 0.1 мм.

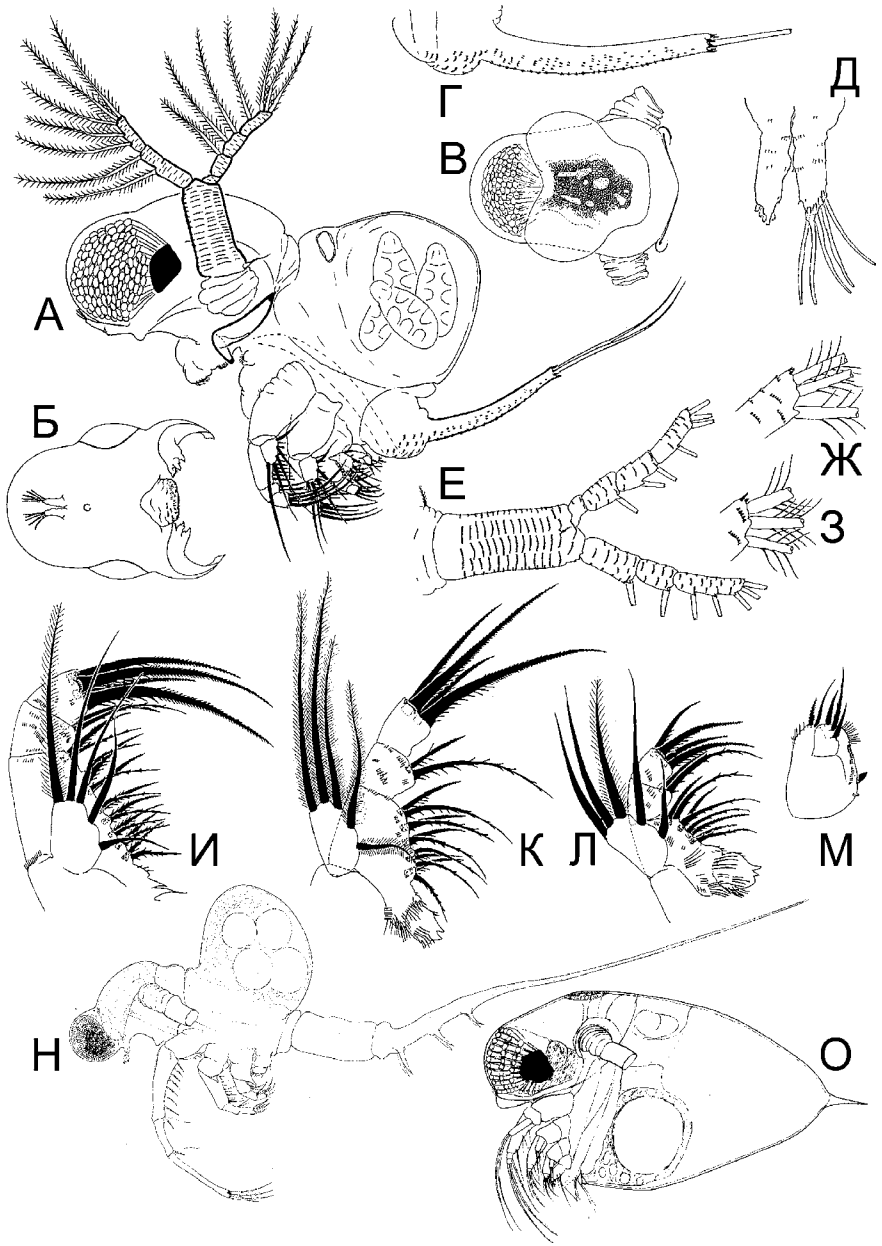


Рисунок 313. Представители отряда Onychopoda (Hymnomera):
А — *Polyphemus pediculus*, вид сбоку; Б-В — голова, вид снизу и сверху; Г — постабдомен; Д — антенны I; Е-З — антенна II, дистальные членики ее экзоподита и эндоподита; И-М — Торакоподы I-IV; Н — *Bythotrephes longimanus*; О — *Evadne spinifera*. Не в масштабе. (А-М по: Alonso, 1996; Н-О по: Lilleborg, 1901).

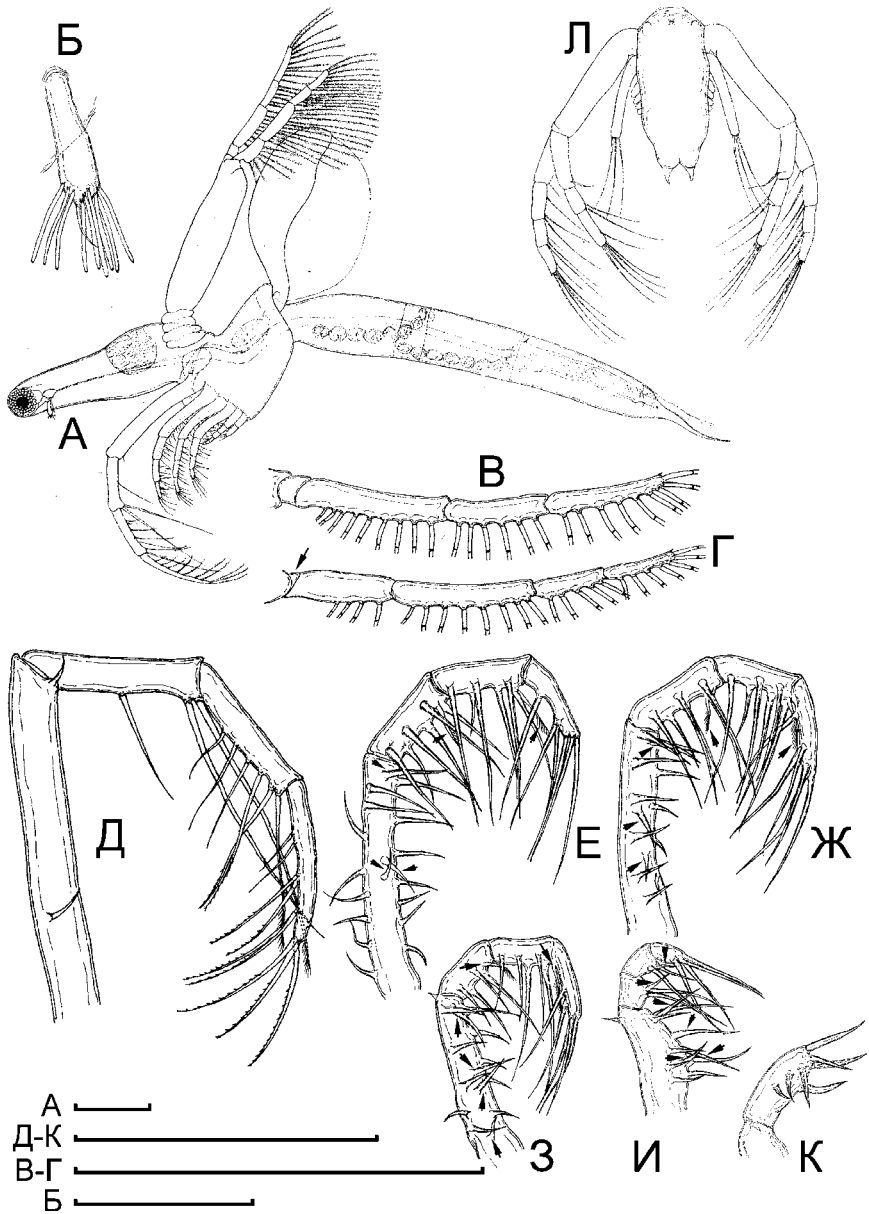


Рисунок. 314. Представитель отряда Haplopoda, *Leptodora kindtii*:
А — общий вид; Б — антенна I; В-Г — экзоподит и эндоподит антенны II; Д-К — торакоподы I-VI; Л — личинка-метанауплиус. Масштаб: А, В-К — 1 мм; Б — 0.1 мм. (А, Л по: Lilljeborg, 1901; Б-К по: Korovchinsky, Boikova, 2008).

хотя оно весьма эффективно при различении таксонов видового ранга, по крайней мере, в пределах семейств Chydoridae и Macrothricidae.

Настоящие щетинки и щетинкоподобные структуры. У ракообразных, и, в частности, у удаленного родственника Cladocera — *Artemia* (Anostraca), клетки эпидермиса, формирующие щетинки и их кутикулу, специализованны и несколько отличаются от прочих клеток (Freeman, 1993). При этом известно, что щетинка у декапод формируется всего тремя клетками. Центральная полиплоидная клетка конической формы, с базальным положением ядра формирует сам вырост — "ствол", щетинки. Две другие клетки формируют покровы щетинки, ввернутые телескопически в пред-линочном состоянии. У Anostraca щетинка формируется шестью клетками (Williams, 2007).

Гистологическое строение щетинок у Cladocera изучено плохо. Однако закладка щетинок во ввернутом состоянии описывалась неоднократно (Agar, 1950; Глаголев, 1986; Орлова-Беньковская, 1996) и наблюдалась много раз у различных Anomopoda и других Cladocera (Котов, 2006). Подобным образом они закладываются и у крупных Branchiopoda (Nowikoff, 1905b; Williams, 2007). Именно такой способ формирования — главный признак настоящей щетинки, и только они могут быть объектом гомологизации в различных группах Anomopoda и других Cladocera. В случае прочих щетинкоподобных структур (сетул, зубцов и т.д.), закладывающихся иным способом (обычно в подвернутом состоянии), нет уверенности, что они не являются новообразованиями, не имеющими гомологов в других группах.

Следствием формирования во ввернутом состоянии является изначальное подразделение щетинки на два отдела — дистальный (который не был ввернутым) и базальный (который изначально закладывался во ввернутом виде). Такой тип щетинки правомочно признан Глаголевым (1986) исходным для Anomopoda. Щетинки на их торакальных конечностях часто бывают весьма видоизмененными, например, преобразованными в мощные шипы. Однако это лишь вторичный вариант строения. Классификация щетинок Anomopoda, подобно тому, как это сделано для других ракообразных (Jacques, 1989; Walossek, 1993) пока не выработана. Многие типы строения щетинок Chydoridae описаны и изображены Смирновым (1971a), однако, создание их универсальной классификации — это задача будущих исследований.

В настоящее время для полноценного описания Anomopoda требуется не только подробно описать строение торакальных конечностей, но и вооружение отдельных щетинок на них, поскольку оно бывает видоспецифично. В некоторых случаях признаки вооружения отдельных щетинок даже используются в диагнозах родов (Van Damme et al., 2003). Вместе с тем, в некоторых публикациях (например, Dumont et al., 2002), авторы уделяют чрезмерное внимание использованию вооружения отдельных щетинок для различения близких видов. Следует помнить, что вооружение щетинок различно ориентировано в пространстве, и для избегания артефактов оно может быть адекватно изучено только в случае прижатия сверху покровным стеклом.

Форма тела. Для "Conchostraca" (в т.ч. Cylestherida) характерно округлое, высокое, умеренно сжатое с боков, чечевицеобразное тело (Рис. 308). Смирнов (Smirnov, 1999b) предположил, что тело про-Cladocera было удлиненно-овальным или чечевицеобразным. Фрайер (Fryer, 1995) изобразил

про-Anomopoda как животное с относительно вытянутым, почти цилиндрическим телом (напоминающим современных макротрицидоподобных *Acantholeberis* или *Ophryoxus*, или представителей Ctenopoda, Рис. 310-311). Однако, по моему мнению, для про-Anomopoda было характерно относительно высокое, умеренно сжатое с боков тело, которое встречается ныне у некоторых представителей Anomopoda разных семейств, рассматриваемых как "примитивные", например *Saycia, Plurispina, Archepleuroxus* (Chydoridae) или *Simocephalus* (*Daphniidae*). Скорее про-Anomopoda напоминали по пропорциям тела современного *Eurycercus*, но имели голову другого типа (см. ниже).

Именно большинство Anomopoda сохранили анцестральную форму тела: их тело гораздо более сходно по форме с таковым "Conchostraca", чем у других Cladocera с более вытянутым телом: Ctenopoda, Haplopoda, Onychopoda (Рис. 310-314) (не принимая во внимание Cercopagidae, раковинка которых явно вторично модифицирована) (Признак 5 в Табл. 13-14).

При этом разнообразие производных форм тела Anomopoda весьма велико, а его формальное описание затруднено. Не случайно, к настоящему времени не выработано единой системы промеров представителей разных семейств, хотя и был совершен ряд попыток предложить таковую (Рис. 315). По моему мнению, универсальная система промеров тела всех Anomopoda в принципе невозможна, поскольку разнообразие формы слишком велико, а субъективности в восприятии формы и установлении гомологий между точками-узлами промеров полностью избежать не удастся. Пожалуйста, взгляните на принципиально иной взгляд на форму Cladocera на Цветной вкладке 1-В.

Известными исследователями XX века (Scourfield, 1930; Fryer, 1991) были проведены попытки описать форму тела *Daphnia* в рамках подхода (Thompson, 1917), рассматривающего все разнообразие форм живых объектов как продуктов трансформаций неких исходных форм (Рис. 315А-Б). В настоящее время Томпсоновский подход формализован в рамках специального направления науки — геометрической морфометрии, применение которой к Cladocera находится на зачаточной стадии и касается почти исключительно наиболее подверженных внутривидовой и внутрипопуляционной изменчивости формы тела представителей — *Daphnia* и *Bosmina* (Faustova et al., 2010; Zuykova et al., 2012). Отменим, что координатная сетка для анализа формы тела Anomopoda, предложенная Раммнером (Rammner, 1926) (Рис. 316-В), коренным образом отличается от таковой, использованной Скоурфиелдом и Фрайером в рамках подхода Томпсона.

Эволюция формы тела явно проходила независимо в разных группах Anomopoda, что зачастую привело к конвергентному сходству между некоторыми родами разных семейств (Smirnov, Kotov, 2009). Ниже я специально остановлюсь на происхождении двух крайних случаев.

Округлые (иногда почти шарообразные) формы характерны преимущественно для семейств Chydoridae и Bosminidae, причем, большая часть таких форм — относительно мелкие животные. В свое время внешнее сходство между *Chydorus,* представителем литоральной фауны, часто выходящим в пелагиаль крупных водоемов, позволило увидеть в нем черты вероятного предка Bosminidae (Woltereck, 1920). Однако, это представляется неубедительным, принимая во внимание принадлежность первого к эволюционно продвинутым Chydoridae.

По мнению Фрайера (Fryer, 1968), шарообразность тела *Chydorus* препятствует его поеданию мелкими хищниками, преимущественно Cyclopoida. Округлое животное, полностью лишенное выростов, мелким хищникам трудно захватить конечностями и легко потерять после поимки, при манипуляциях с пойманным животным.

Однако есть еще одна причина неоднократного возникновения округлой формы в эволюции Anomopoda, особенно если отметить тот факт, что округлое тело встречается только у мелких представителей отряда. При этом среди Chydoridae и Bosminidae встречаются формы как с коротким телом анцестрального типа, так и с относительно вытянутым телом, что обычно характерно для крупных представителей этих семейств. Так, относительно крупный *Bosminopsis negrensis* своей формой напоминает *Daphnia*: его тело вытянуто, сжато с боков и несет длинную каудальную иглу (Brandorff, 1976).

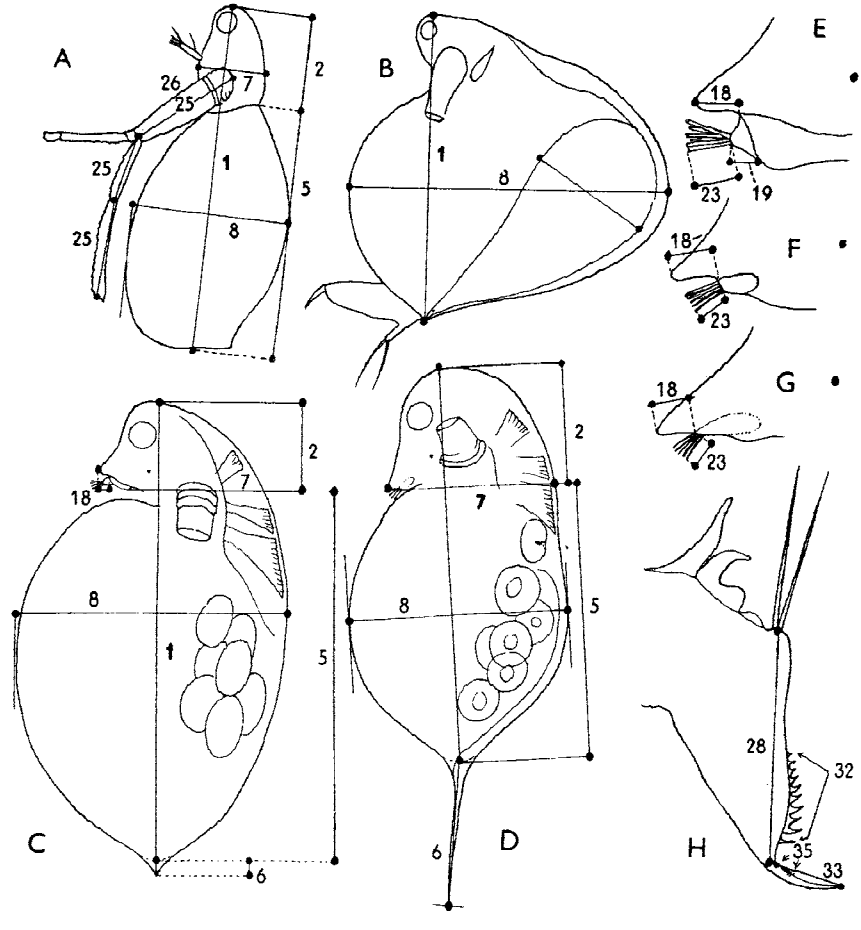


Рисунок 315. Схема промеров представителей различных ветвистоусых ракообразных по Шрамеку-Гушеку с коллегами (Šrámek-Hušek et al., 1962).

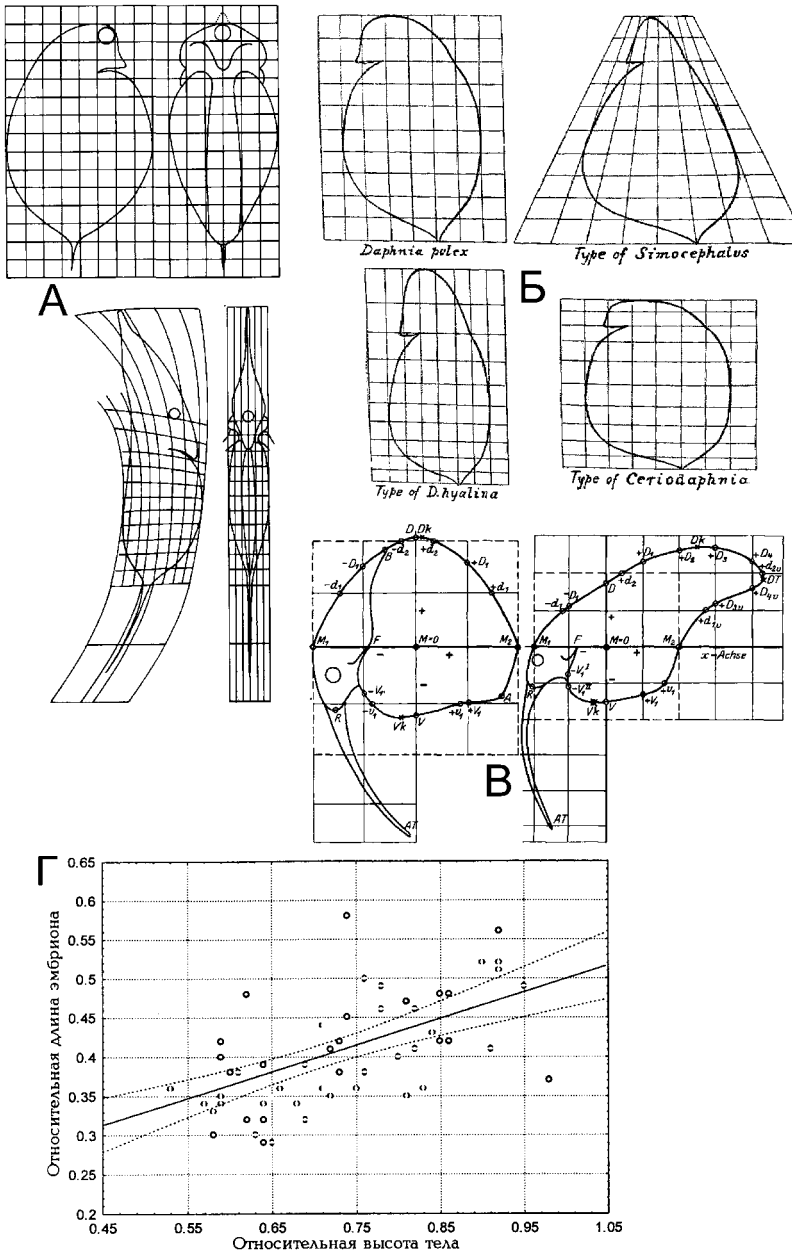


Рисунок 316. Форма тела Anomopoda.
А — *Daphnia pulex* и *D. cucullata* (по: Fryer, 1991); Б — *Daphnia pulex*, *D. hyalina*, *Simocephalus* sp. и *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) sp. (по: Scourfield, 1930); В — *Bosmina* sp. (По: Rammner, 1926). Не в масштабе. Г — связь размера эмбриона с относительной высотой тела у Chydorinae и Aloninae (Chydoridae) (при P = 95%).

Зависимость объема тела животного от его линейного размера — кубическая ($V = ax^3$, где x — длина тела, a — эмпирически вычисляемый видоспецифичный коэффициент). Уменьшение длины сопровождается резким уменьшением объема тела. Поскольку шарообразное тело обладает максимальным объемом среди тел сходного линейного размера, то округление тела — частичная компенсация сильного сокращения объема, занимаемого внутренними органами, при уменьшении его размера.

Сильное уменьшение размеров тела не должно сопровождаться сильным уменьшением размеров фильтрационной камеры. В целом, размер пищевых частиц, потребляемых крупными и мелкими планктерами-фильтраторами, различается не столь сильно, как размеры самих планктеров (Geller, Müller, 1981; Гиляров, 1990). Ширина ячеи фильтрующего аппарата Anomopoda связана с размером этих частиц, и, в первую очередь, она определяется способом питания, а не размерами тела. Так, крупные и мелкие *Daphnia* имеют сходное расстояние между сетулами (у крупной *D. magna* — 0.3-0.8 мкм, у мелкой *D. cucullata* — 0.3-0.6 мкм (Geller, Müller, 1981)). Уменьшение размеров тела не может сопровождаться пропорциональным уменьшением размера конечностей (иначе они будут плохо манипулировать пищей, размер которой не меняется). Олигомеризация системы щетинок на конечностях частично компенсирует диспропорцию между размером тела и размером конечностей. Однако неизменность размера пищевых частиц накладывает на уменьшение размера (в первую очередь, ширины) фильтрационной камеры чисто физические ограничения. Поэтому приобретение округлого и широкого тела представляется частичным выходом из данной ситуации.

Как представляется, некоторые особенности морфологии *Bosminopsis* могут быть объяснены с позиций невозможности пропорционального уменьшения размеров разных частей тела (Kotov, 1997c). У этих рачков, по сравнению с другими Anomopoda, непропорционально велики лабрум и мандибулы. Изменение размеров частей тела, принимающих участие в захвате и измельчении пищи скорее должно произойти вследствие изменения способа питания, перехода на новую пищу. По моему мнению, дробление тех же планктонных водорослей вряд ли будет возможно, если мандибулы сильно уменьшатся, как это произошло с размером тела самого животного в ходе его эволюционных преобразований. Именно поэтому мандибулярный сустав у *Bosminopsis* оказался вынесенным на специальное возвышение, и благодаря этому относительно крупные мандибулы удобно размещаются на относительно небольшом теле животного.

Другая причина того, что тело мелких Anomopoda часто бывает округлым — необходимость сохранения на спине вместительной выводковой сумки. Сильное уменьшение размеров тела животного не может сопровождаться пропорциональным уменьшением размеров яиц и эмбрионов. Причины измельчания яиц в ходе эволюции какой-либо группы совсем другие, чем таковые для уменьшения размера взрослых животных, обычно это следствие уменьшения объема желтка в яйце (Иванова-Казас, 1979, 1995). У Anomopoda (за исключением Moinidae) зародыш обладает большим запасом желтка, он не получает питания от матери и должен весь запас питательных веществ иметь "при себе" в течение всего срока развития, поэтому, сильное сокращение объема желтка маловероятно — оно приведет к уменьшению выживаемости эмбрионов. Как партеногенетические, так и гамогенетические самки

подавляющего большинства специализированных Chydoridae несут одно-два очень крупных яйца. Данные, отраженные на Рис. 316-Г, свидетельствуют о том, что относительно более крупные зародыши вынашивают Chydorinae и Aloninae с более округлым телом.

При этом у *Bosmina*, выводковая сумка которых оттянута в виде мощного горба, его размер не зависит от числа яиц в кладке, степень развития горба зависит от других причин, поскольку его основная функция — защита от нападения беспозвоночных хищников (Lagergren et al., 2002).

Наличие тела, сжатого с боков, неоднократно обсуждалось, как адаптация донных Chydoridae (Fryer, 1968; Смирнов, 1971а), но оно имеется и у животных с другим образом жизни. Действительно, при сжатии тела с боков площадь его фронтального сечения уменьшается, а, значит, уменьшается и сопротивление со стороны среды, что может быть полезной особенностью при преодолении рачком плотного субстрата. Для ряда бентосных Chydoridae (*Leydigia*, *Leydigiopsis*, *Parvalona*, *Oxyurella*) и некоторых Macrothricidae (таких как *Macrothrix laticornis*) действительно характерно тело, сжатое с боков. Однако у некоторых *Ilyocryptus*, типично бентосных животных, тело, напротив, массивно, к тому же, два вида несут на створках мощные роговидные выросты, совершенно не способствующие уменьшению сопротивления. Наиболее узкое тело имеют как раз виды этого рода, сохраняющие во взрослом состоянии способность к плаванию и проводящие в донных отложениях меньшую часть времени (Kotov, Dumont, 2000). Как мне представляется, Ilyocryptidae перемещаются в донных отложениях с очень малой скоростью, поэтому вопрос о сопротивлении среды не стоит перед ними так остро.

Среди литоральных Anomopoda, максимально сжато с боков тело *Acroperus* и, особенно, *Camptocercus* (Chydoridae) и *Bunops* (Macrothricidae), преимущественно обитающих в гуще зарослей (Dejdar, 1927; Fryer, 1968), что "позволяет проникать в узкие пространства между растениями, но может иметь более общее адаптивное значение для локомоции, которого мы пока не осознаем" (Fryer, 1968, P. 249).

Однако, сильно сжатое с боков тело характерно и для планктонных рачков, *Daphnia* и *Bosminopsis negrensis*. Хотя среда их обитания менее плотна, чем детрит, рачки движутся в ней с несоизмеримо большей скоростью и поэтому также нуждаются в минимизации лобового сопротивления, которое достигается сжатием тела. Даже у *Bosmina*, тело которой лишь немного сжато с боков, это незначительное сжатие важно для ослабления лобового сопротивления и стабилизации положения тела при плавании (Zaret, Kerfoot, 1980). Также, сжатое с боков тело уменьшает заметность планктонных Cladocera для рыб (Zaret, 1981).

Таким образом, сильно сжатое с боков тело появляется в различных ситуациях, когда необходимо уменьшение лобового сопротивления, как у истинно бентосных, так и зарослевых и планктонных форм.

Отметим *Graptoleberis*, уникального представителя Chydorinae, эволюция тела которого совместила две, казалось бы, противоположные и несовместимые тенденции, уплощение в дорсовентральном направлении (голова) и с боков (створки).

Эволюция типа головы. Важнейшим отличием головы Cladocera от таковой Spinicaudata является то, что первая не скрыта под створками. У Cyclestherida голова, хотя и в значительной мере прикрыта створками с

боков, уже выступает вперед в щель между ними. У Cladocera она окончательно "освободилась" от створок. Данное преобразование стало важнейшей преадаптацией к более эффективному использованию головных придатков, антенн I (в качестве органов осязания, как инструмента самца для удержания самки при копуляции, и др.) и II (для различных типов локомоции).

Для других отрядов Cladocera характерна относительно более крупная голова (Признак 6 в Табл. 13-14), что частично связано с размещением тут более крупного глаза. У Onychopoda—Haplopoda глаз с многочисленными омматидиями, до 500 у *Leptodora* (см. Wolken, Gallik, 1965; Korovchinsky, Boikova, 2008; Smirnov, 2013) (Признак 7 в Табл. 13-14), занимает всю переднюю часть головы (Признак 8 в Табл. 13-14). У взрослых Cladocera и Cyslestherida глаз полностью слит, в то время как у Spinicaudata и Laevicaudata можно видеть его в той или иной степени выраженную парность или следы таковой (Признак 9 в Табл. 13-14), см. ниже.

В главе 3 мной было выделено три типа головы Anomopoda (Признак 3 в Табл. 11-12). Первый тип, при котором антенна I расположена на брюшной стороне головы в задней ее части, рассматривается мной в качестве исходного для Anomopoda, в пользу чего имеется ряд свидетельств:

1) Этот тип характерен для всех "Conchostraca", включая Cyclestherida (Рис. 308-309), и всех Cladocera других отрядов (Рис. 310-314), в то время как типы 2 и 3 уникальны для Anomopoda;

2) Антенна I закладывается у эмбрионов всех Anomopoda, в том числе и с типами головы 2 и 3, на брюшной стороне тела, а лишь потом смещается в ее дефинитивное положение.

Как мне представляется, третий ("хидоридный") тип головы выводится из второго, а не из первого. Среди Macrothricidae имеются роды с прообразом "хидоридного" рострума, который у них представлен в виде складки, слегка прикрывающей основание антенны I (Рис. 317-A). Таким образом, хотя рострум и появлялся неоднократно в ходе эволюционного развития Anomopoda (см. далее), в целом эволюция их головы проходила по пути: тип 1 > тип 2 > тип 3. Данная упорядоченная трансформационная серия (по кладистической терминологии) является потенциальным признаком для реконструкции филогении отряда.

Рострум. Он появлялся независимо у разных Anomopoda. Мало того, даже у разных Daphniidae рострум произошел независимо, что подтверждается, например, существованием видов с выраженным рострумом в пределах рода *Ceriodaphnia*, для которого он в целом не характерен. Мне представляется, что именно его независимым появлением в пределах подсемейства Scapholeberinae (Daphniidae) объясняется различие в положении фронтальной головной поры на рострume у родов *Scapholeberis* и *Megafenestra* (см. далее). Глаголев (1986) предположил, что даже в пределах рода *Daphnia* рострум возникал неоднократно. В главе 3 было показано, что в пределах Macrothricidae фронтальная пора также располагается на спинной или брюшной стороне рострума, что также может свидетельствовать о неоднократном появлении рострума в их эволюции, см. ниже.

Покровы головы и головная капсула. Как мне представляется, предки Anomopoda имели голову типа "Conchostraca", относительно массивную и с относительно толстыми покровами. То есть, голова была заключена в хорошо развитую головную капсулу по терминологии Дюмона и Негря

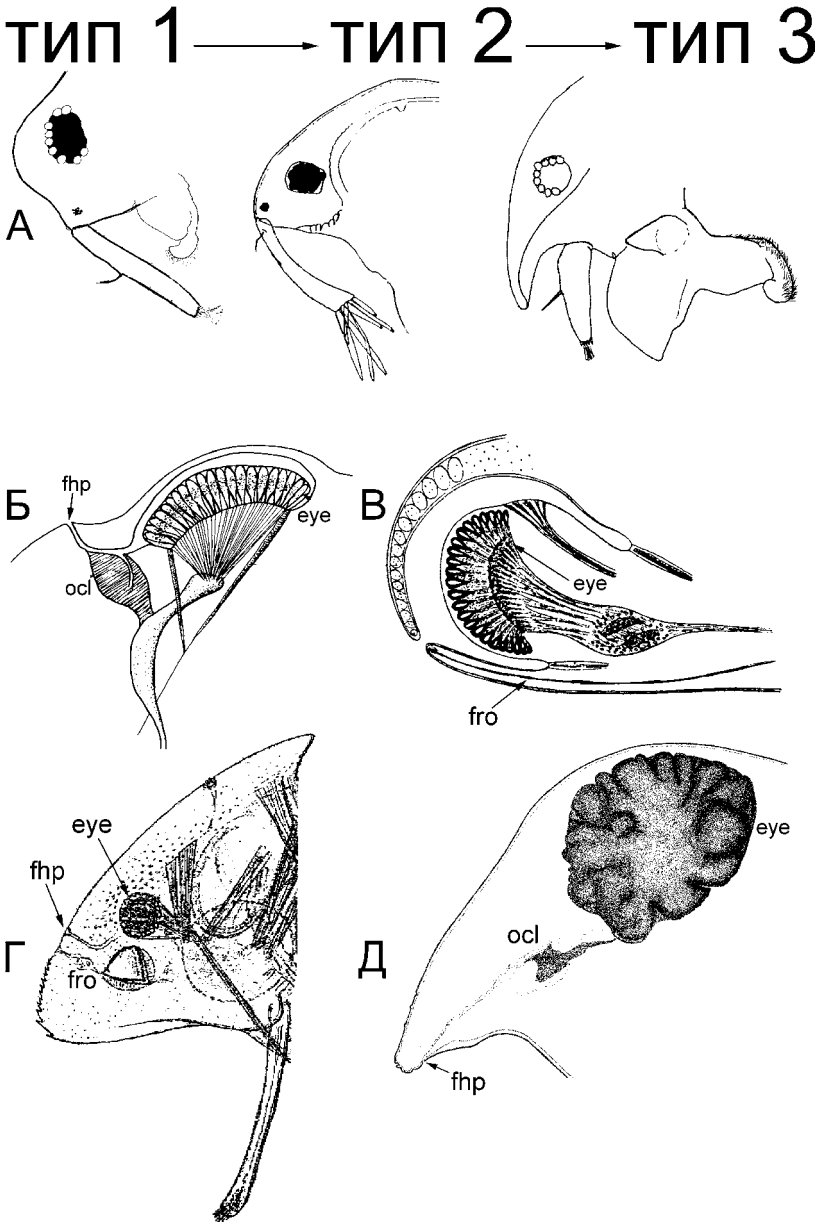


Рисунок 317. Голова Branchiopoda:
А — схема эволюции типа головы Anomopoda; Б-Д — поперечный срез головы у Branchiopoda: Б — *Triops* sp., Notostraca) (по: Calman, 1909); В — *Limnadia lenticularis*, Spinicaudata (по: Nowikoff, 1905a); Г — *Cyclestheria hislopi*, Cyclestherida (по: Sars, 1887); Д — *Megafenestra aurita,* Anomopoda (по: Dumont, Pensaert, 1983). Не в масштабе.

(Dumont, Negrea, 2002). Массивная голова с прочными покровами характерна для большей части современных Anomopoda. В то же время, покровы головы у *Moina* и части Macrothricidae следует рассматривать как вторично утонченные.

По-видимому, про-Cladocera (также, как и про-Anomopoda) имели массивную головную капсулу. Доказательством этого является, в частности, тот факт, что наиболее древние Branchiopoda, которые могут быть с уверенностью отнесены к Cladocera (Cryptopoda) имели относительно массивную голову с толстыми покровами. Редукция головной капсулы вследствие истончения покровов головы произошла у малой части Anomopoda и трех других отрядов ветвистоусых ракообразных — Ctenopoda, Haplopoda и Onychopoda Признак 10 в Табл. 13-14).

Головной щит. К сожалению, не до конца определено само понятие "головной щит". Именно поэтому Смирнов (1976) счел, что он выражен у Macrothricidae, в то время как Фрайер (Fryer, 1995) заключил, что он у них отсутствует. Отметим, что применение этого термина специалистами по Anomopoda не соответствует таковому для других групп членистоногих. В частности, по мнению исследователей гомологии частей тела артропод (Scholtz, Edgecombe, 2005), "головной щит" или "головная капсула" характерны для всех Mandibulata (Crustacea—Hexapoda—Myriapoda). По Валоссеку (Walossek, 1993) головным щитом обладает науплиус *Rechbachiella*, а "вторичный головной щит" — это структура, которую большинство предыдущих авторов рассматривало как карапакс.

Хотя исследователи Spinicaudata не употребляют термина "головной щит", следует отметить, что у некоторых из представителей этого отряда, особенно с хорошо развитыми форниксами, голова (см.: Martin, 1989) устроена по типу, весьма напоминающему тип современных Daphniidae, для которого этот термин используется. По мнению Фрайера (Fryer, 1987a), у Laevicaudata головной щит имеется. Однако если под головным щитом подразумеваются покровы верхней части головы, отбрасываемые при линьке отдельно от других частей тела (как это сделано в главе 3), то следует заключить, что у про-Anomopoda его не было.

У "Conchostraca" мандибула причленяется к специальному выросту на поверхности головы, скорее всего, такой тип артикуляции был характерен и для предков Cladocera. Два описанных в главе 3 типа головного щита, "хидоридный" и "дафнидный", появились независимо в ходе эволюции соответствующих групп Anomopoda (Признак 4 в Табл. 11-12). Перемещение мандибулярного сустава со створки на головной щит или обратно невозможно, и две эти схемы организации головного щита не выводятся одна из другой. При этом "хидоридный" головной щит с причлененными к нему мандибулами рассматривается мной как синапоморфия Eurycercidae—Chydoridae—Bosminidae.

Фронтальная головная пора. Помимо многочисленных Anomopoda, описанных в главе 3, фронтальная головная пора отмечена и у *Penilia* (Ctenopoda) (Meurice, 1981a). Эта пора найдена у взрослых особей *Leptodora* (Akeret, 1995), но была ошибочно идентифицирована как ротовое отверстие. Впоследствии она была специально описана у *Leptodora* (Korovchinsky, Boikova, 2008), хотя мнение о ее двураздельности не выглядит обоснованным, это мог быть и артефакт фиксации или подготовки особи к исследованию под СЭМ. Ульсен с соавторами (Olesen et al., 2003) нашли ее у

эмбрионов этого рачка. Буторина (1996a) упомянула о некоем отверстии на нижней стороне головы *Polyphemus pediculus* (Onychopoda). Алонсо (1996) изобразил фронтальную головную пору у этого рачка, мной ее присутствие подтверждено при помощи СЭМ (Kotov, 2013b) (Рис. 318-А-Б).

Таким образом, эта пора имеется у представителей всех четырех современных отрядов Cladocera, и ее неоднократное появление в разных группах отряда выглядит маловероятным. Гораздо предпочтительней кажется версия о том, что эта пора присутствовала у предков Cladocera (то есть, является синплезиоморфией группы) и впоследствии исчезла у части представителей разных отрядов.

У Anostraca непосредственно перед антеннами I пор нет. Однако у Notostraca и Spinicaudata (Nowikoff, 1905a-b; Wagler, 1927; Martin, 1992) имеется канал, соединяющий глазную полость с окружающей средой. У Cyclestherida имеется пора в передней дорсальной части головы, причем Сарс (Sars, 1887, Pl. III, Fig. 5, см. Рис. 317-Г; Рис. 318-В-Г) изобразил канал, идущий от нее к сложному глазу. Рейманн и Рихтер (Reimann, Richter, 2007) нашли, что этот канал "соединяет камеру сложного глаза с поверхностью головы через глазную пору". Ранее было отмечено, что у некоторых Anomopoda от фронтальной поры вглубь тела, к мозговому ганглию или его окрестностям, идет специальный канал (Kořínek, 1971; Dumont, Pensaert, 1983), и имеется гиалиновая секреторная ткань (Havel, 1978), но никаких дальнейших данных по этому поводу приведено не было. Я предлагаю свое объяснение происхождения этой структуры.

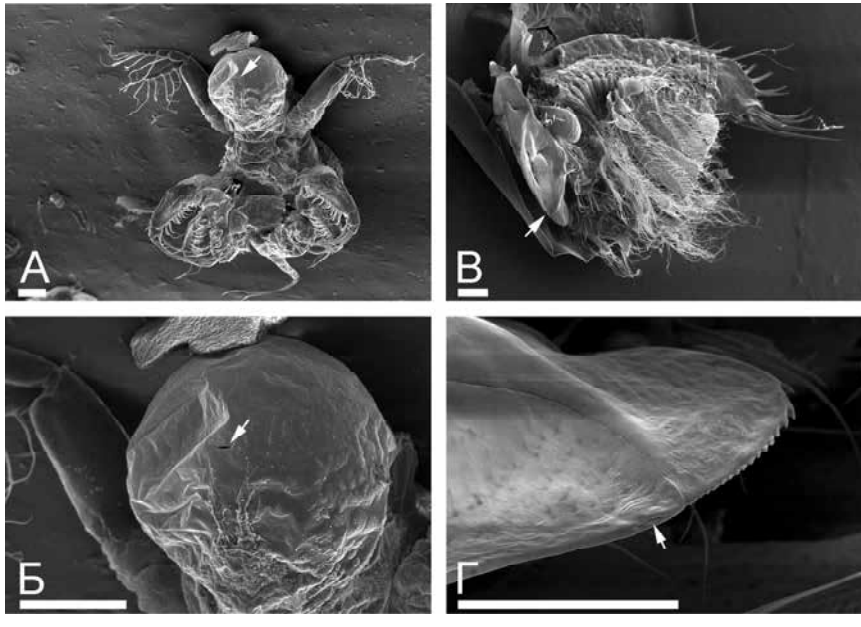


Рисунок 318. Фронтальная головная пора у Onychopoda и Cyclestherida:
А-Б — *Polyphemus pediculus* (Onychopoda); В-Г — *Cyclestheria hislopi* (Cyclestherida).
Масштаб: Б, Г — 0.1 мм; В, Д — 0.01 мм

В ходе эволюции Branchiopoda парные стебельчатые глаза сначала лишились стебельков и стали сидячими, а потом погрузились в специальную полость внутри головы (Löpmann, 1937). Погруженный глаз является важной синапоморфией группы Phyllopoda (Notostraca – "Conchostraca" – Cladocera). Специальная пора открывается в полость, в которой помещаются парные глаза Notostraca и Spinicaudata (Martin, Belk, 1988; Martin, 1992) или слитый непарный глаз Cyclestherida (Olesen et al., 1996). Особенно интересен факт, что у крупных Branchiopoda канал, идущий от поры к глазной капсуле иногда практически касается науплиального глаза или фронтального органа (Nowikoff, 1905a; Calman, 1909; Martin, 1992). В то же время, у Cladocera канал от фронтальной головной поры также проходит к глазку (Dumont, Pensaert, 1983), деривату науплиального глаза (Рис. 317). Гомология фронтальной головной поры Cladocera поре, ведущей в глазную капсулу у крупных Branchiopoda, выглядит правдоподобной. А это может означать, что она принадлежит к преантеннальному, глазному сегменту.

Хотя науплиальный глаз и фронтальный орган Branchiopoda интенсивно изучается в настоящее время (Reimann, Richter, 2007; Fritsch, Richter, 2010; Fritsch et al., 2013), их функция до их пор "не очень понятна" (Dumont, Negrea, 2002), особенно принимая во внимание проблемы с гомологизацией этого комплекса у Branchiopoda и прочих Crustacea (Elofsson, 1966, 2006). Функция фронтальной головной поры и протока от нее у Cladocera также неизвестна, но их возможная связь с глазной капсулой и/или фронтальным органом может свидетельствовать об участии в сенсорной функции путем обеспечения связи с внешней средой (Kotov, 2013b).

"Ростральная" пора или аналогичные сенсорные структуры, расположенные сходно с таковыми у Cladocera, отмечены у других ракообразных, например, у Copepoda (Boxshall, 1982; Oldewage, Van As, 1989) в весьма сложной системе пор их цефалона. У Siphonostomatoida (Copepoda) в центре ростральной зоны расположена большая одиночная пора (Ivanenko, Smurov, 1997). Но подобные поры, видимо, имеют совсем другое происхождение.

Буторина (1996a) также описала малые отверстия при основании антенн I, при основании базиподита антенн II и в месте сочленения бази-, экзо- и эндоподита антенны II, ведущие в некие полости, аналоги которых у других Cladocera неизвестны. При этом автором сделано замечание об их сходстве по внешнему виду со слуховыми органами других членистоногих, что, возможно, говорит о функции этих пор. Однако данное предположение нуждается в специальной проверке.

Дорсальный орган и спинные поры. После находки дорсальных головных пор у Anomopoda (P.E. Müller, 1867; Claus, 1876) они были забыты. Лишь после статей Фрая (Frey, 1959, 1962b), продемонстрировавшего их значение для систематики Chydoridae, они стали объектом пристального интереса исследователей. В настоящее время положение, число и форма головных пор используются систематиками в качестве ключевых признаков для выделения таксонов надвидового уровня внутри семейств Chydoridae (Смирнов, 1971a; Smirnov, 1996a), Bosminidae (Goulden, Frey, 1963; Kořínek, 1971; Paggi, 1979) и Daphniidae (Dumont, Pensaert, 1983). Однако в области их изучения остается еще много нерешенных вопросов, в первую очередь, не выяснена функция (функции?) головных пор, по этому поводу были высказаны лишь достаточно умозрительные гипотезы (Frey, 1959; Kořínek,

1971; Dumont, Van de Velde, 1976). Заключение Хавела (Havel, 1978) о связи латеральных и фронтальной пор с секреторными тканями выглядит весьма полезным, но, опять же, не объясняет их функции.

У эмбрионов Cladocera и личинок крупных Branchiopoda на определенной стадии развития закладывается эмбриональный дорсальный орган, указываемый разными авторами под другими названиями: Nackenorgan, Haftorgan, post-occular tubercle, cervical gland, neck gland и др, см. обзоры Фрая (Frey, 1959) и Дюмона и Негри (Dumont, Negrea, 2002). Считается, что наличие дорсального органа в личиночном и взрослом, или только личиночном состоянии — синапоморфия двух больших групп ракообразных, Branchiopoda и Malacostraca (Martin, Laverack, 1992).

У большинства крупных Branchiopoda и Cladocera из группы Gymnonera (Ohychopoda—Haplopoda) дорсальный орган сохраняется во взрослом состоянии (Martin, Laverack, 1992) и служат для осморегуляции (Dejdar, 1930; Хлебович, Аладин, 1976; Аладин, 1996; Dumont, Negrea, 2002), при этом он относительно очень велик (Признак 11 в Табл. 13-14). Среди Ctenopoda во взрослом состоянии он имеется только у *Penilia* (Meurice, Goffinet, 1983; Коровчинский, 2004), мнение о том, что он частично участвует в образовании прикрепительных органов *Sida* (Olesen, 1998), по-видимому, неправомочно.

Ранее было продемонстрировано наличие дорсального органа у эмбрионов всех Anomopoda и его гомологичность таковому прочих взрослых Branchiopoda и (или) их личинок (Gicklhorn, Keller, 1925a, b; Dejdar, 1930; Gicklhorn, 1931). Отметим, что у большинства ракообразных личиночный дорсальный орган несет сенсорную функцию (Lerosey-Aubril, Meyer, 2012). Однако данные по строению дорсального органа новорожденных *Daphnia* свидетельствуют о том, что это орган осморегуляции (Halcrow, 1982; Smirnov, 2013).

Преобразование дорсального органа в систему пор уже у позднего эмбриона Chydoridae и Bosminidae уникально среди Cladocera и Branchiopoda в целом. Однако это преобразование, по-видимому, произошло независимо в двух семействах, поскольку как среди первых (у первого и всех последующих возрастов *Rhynchotalona*, *Tretocephala*), так и вторых (у первого возраста *Bosminopsis*) имеются представители с прямыми дериватами дорсального органа.

Полная гомология системы спинных головных пор Anomopoda с дорсальным органом крупных Branchiopoda, по мнению Фрая (Frey, 1959), до конца не ясна. Предварительный анализ строения пор Chydoridae и Eurycercidae проведен Ульсеном (Olesen, 1996, 1998). По мнению этого автора, система главных головных пор хидоридоподобных животных произошла в результате последовательной специализации дорсального органа крупных Branchiopoda. В качестве доказательства Ульсен отметил наличие вокруг дорсального органа крупных Branchiopoda широкого ободка и четырех небольших пороподобных структур, расположенных квадратом (иногда в центре имеется и пятая "пора") на поверхности первого. Ранее на эту особенность дорсального органа личинок или взрослых особей Spinicaudata и Laevicaudata обращали внимание ряд исследователей (Martin, Belk, 1988; Walossek, 1993). Эти же "поры" имеются на дорсальном органе личинок кембрийских ракообразных *Rechbachiella* и *Bredocaris* (Walossek, 1993), еще более филогенетически удаленного от Branchiopoda. Ульсен (Olesen, 1996)

нашел широкий ободок и "квадрат" на "поре" *Eurycercus* (головные поры типа "A" по Olesen, 1996) и прямо гомологизировал ее с дорсальным органом крупных Branchiopoda. Мне это мнение представляется вполне правомочным.

Вытянутый в длину дериват дорсального органа *Rhynchotalona* и *Tretocephala* с расположенными по бокам латеральными порами (тип "B" по Olesen, 1996) может быть рассмотрен как исходное состояние для появления различных систем головных пор, когда главные поры представлены простыми "отверстиями" (типы "C", "D" и E" по: Olesen, 1996). Однако построенная Ульсеном (Olesen, 1998, воспроизведена здесь на Рис. 319) схема эволюции пор трех последних типов небесспорна.

Сравнительный анализ строения главных головных пор у Anomopoda различных семейств приводит к выводу о существовании трех основных типов их организации:

1. Дериват дорсального органа в виде большого "окна" присутствует во взрослом состоянии.

2. Дорсальный орган имеется лишь у особей первого ювенильного возраста и исчезает после первой (реже — второй) линьки, у взрослых животных пор нет.

3. На месте, соответствующем дорсальному органу, имеется система простых пор, по крайней мере, часть которых явно происходит от дорсального органа.

Тип 1 является исходным для Cladocera, в чем я полностью согласен с Ульсеном (Olesen, 1996). В пользу этого приведем следующие доказательства:

А) Вариант 1 характерен для других Cladocera (Gymnomera) и крупных Branchiopoda.

Б) Варианты 2-3 характерны для высокоспециализированных форм Anomopoda, положение которых при основании филогенетического дерева *a priori* исключено (Chydoridae, *Bosmina*, *Daphnia, Scapholeberis*). Именно среди предположительно архаичных Anomopoda (Macrothricidae, Moinidae) имеются формы с сохраняющимся во взрослом состоянии дорсальным органом.

В) По причинам, не до конца объяснимым, общая редукция системы спинных головных пор (тип 2 и сокращение числа пор в рамках типа 3) характерна для планктонных животных, а поскольку такой образ жизни вторичен (см. Главу 6), то в данном случае морфология планктеров может быть вторично видоизменена.

Г) Для вариантов 2-3 характерна более высокая степень защищенности спины от механического воздействия, то есть, это более продвинутое состояние.

Из анцестрального типа организации с сохранением деривата дорсального органа выводится как тип с полным отсутствием каких-либо структур на спине, так и с различными системами головных пор. Наличие простых пор (в любом виде) представляется более защищенным состоянием строения спинной части карапакса, чем наличие большого дорсального органа. У Chydoridae переход от дорсального органа к простым порам явно связан с общим утолщением и укреплением покровов. При этом для "закованного в броню" животного, рискованно иметь "ахиллесову пяту" (=большое "окно" тонкой кутикулы на спине). Поэтому на месте большого "окна" возникают

маленькие поры, а само оно уменьшается в размере, хитинизируется, и в итоге исчезает.

Уже в пределах разных групп крупных Branchiopoda наблюдается тенденция к хитинизации большого головного дорсального "окна", сопровождающаяся появлением системы четырех малых пор ("квадрата") непосредственно на поверхности дорсального органа (Martin, Laverack, 1992; Walossek,

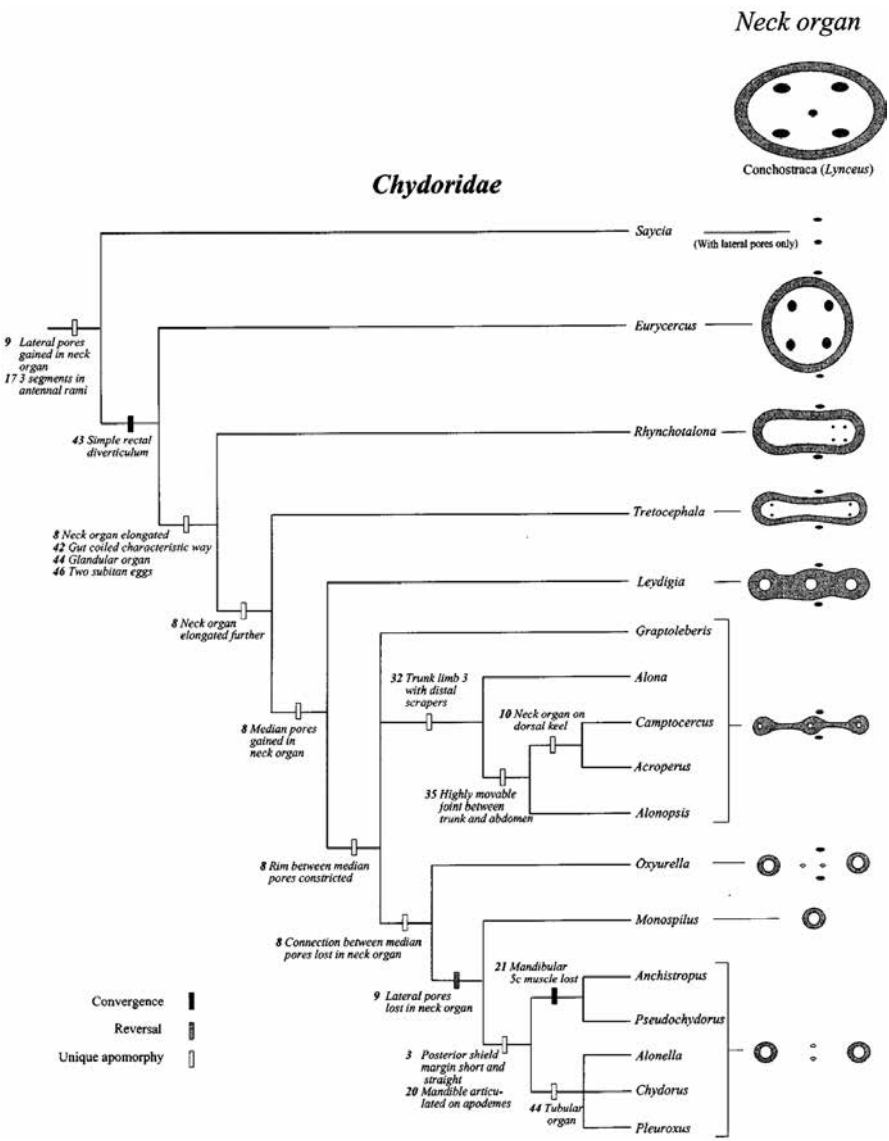


Рисунок 319. Схема эволюции системы спинных головных пор Chydoridae по Ульсену (Olesen, 1998).

1993, 1995; Olesen, 1996). У *Cyclestheria* на середине дорсального органа имеется большое углубление, явный аналог простых пор Anomopoda.

В филогенетически далеких группах Anomopoda происходили во многом аналогичные преобразования дорсального органа. Так, у *Simocephalus* (Daphniidae) имеются три поры, соединенные перемычкой и расположенные в желобке, проходящем поперек длинной оси тела. Такое расположение наводит на мысль о сходстве с порой в виде поперечной щели у *Ophryoxus* и *Ilyocryptus*. Причем щелевидные поры *Ophryoxus* и *Ilyocryptus* — также результат параллельной эволюции, против какого-либо сближения этих родов говорит, например, анализ строения спермия (Wingstrand, 1978), эфиппиума и покоящихся яиц (Макрушин, 1985б). С другой стороны, система пор *Simocephalus* как бы аналогична системе пор Aloninae, повернутой на 90°.

Ряд представителей отряда имеют дорсальный орган в виде "окна" в течение первого ювенильного возраста и теряют его после первой или второй линьки (*Daphnia*). Возможно, это вторично приобретенный, а не предковый признак. У эмбрионов Anomopoda дорсальный орган всегда имеется и несет важную функциональную нагрузку, исключающую его редукцию в филогенезе. В случае укорочения эмбрионального развития (когда выход из выводковой сумки происходит на более ранней стадии индивидуального развития), новорожденная особь приобретает некоторые особенности физиологии и соответствующие им морфологические и анатомические структуры эмбриона, в том числе, дорсальный орган в виде "окна".

Однако это не означает, что на месте вторично приобретенного ювенильным животным дорсального органа впоследствии опять не будет сформирована какая-то новая система головных пор. По причине вероятного неоднократного возникновения дорсальных пор и пороподобных структур в эволюции Anomopoda, использование их признаков в макросистеме Anomopoda затруднено. Однако, как мне представляется, полный отказ от дорсального органа в виде "окна" и переход к порам в виде простых отверстий (причем даже уже у позднего эмбриона) сближает Bosminidae и Chydoridae и противопоставляет их Eurycercidae, имеющих на спине прямой дериват дорсального органа в виде "окна".

Лабрум. Лабрум (верхняя губа) — непарный преоральный вырост головы. У эмбрионов Anomopoda, прочих Cladocera и личинок крупных Branchiopoda он закладывается изначально как непарный вырост. До последнего времени считалось, что лабрум не гомологичен каким-либо парным придаткам на голове, но в настоящее время в этом возникли серьезные сомнения. Дело в том, что факт экспрессии у эмбрионов различных членистоногих в зачатке лабрума генов *distal-less* и *engrailed* может свидетельствовать о его возможном происхождении от неких парных придатков некоего (видимо, преантеннального) сегмента (Scholtz, 1995; Popadić et al., 1998). Причем, это в полной мере касается и Anomopoda, что найдено мной при анализе топографии экспрессии гена *distal-less* у эмбриона *Daphnia* на фотографии Шиги и др. (Shiga et al., 2002, Fig. 1-E), хотя авторы и не обсудили этого факта.

Лабрум "Conchostraca" (Martin, 1989; Dumont, Negrea, 2002) и Cladocera помимо Anomopoda (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Коровчинский, 2004) хорошо развит, однако, лишен каких-либо крупных медиальных или боковых выростов, за исключением *Bythotrephes* с крупным медиальным

выростом. Представляется весьма вероятным, что лабрум про-Anomopoda также не был снабжен какими-либо подобными выростами. Эти выросты специфичны для Anomopoda, и явно появлялись неоднократно в ходе их эволюции, о чем, например, свидетельствует присутствие проксимального выроста у одних видов *Moina* и его отсутствие у других.

Единственный тип выростов лабрума, по-видимому, имеющий значение для филогении Anomopoda — это медиальный киль Chydoridae и Eurycercidae (Признак 5 в Табл. 11-12). Как мне представляется, его наличие является синапоморфией этих двух семейств. При этом у нескольких Chydoridae (*Pseudochydorus*, ряд видов *Disparalona*) лабральный киль вторично редуцирован.

Раковинка. У эмбрионов ветвистоусых ракообразных створки закладываются как парные выросты сегмента максилл II и, возможно, I (см. выше). Впоследствии два зачатка срастаются на спине в единую раковинку, заключающую у Anomopoda и Ctenopoda всю последующую (пост-цефалическую) часть тела. При этом у Cladocera (в отличие, например, от Ostracoda или двустворчатых моллюсков) на спинной стороне в месте соединения двух створок не имеется какого-либо лигамента, покровы тонки и эластичны настолько, чтобы обойтись без специальных структур, обеспечивающих подвижное соединение створок (Dahm, 1976). Для створок Ctenopoda характерно "достаточно четкое разделение на три варьирующие по форме продольные части, особенно выраженные у некоторых Sididae (*Sida, Latona, Latonopsis*): спинную ("спинной щит") и две боковые ("эпимеразы", в значительной мере совпадающие с областью створок), разделённые небольшими складками" (Коровчинский, 2004, С. 47). Ничего подобного у Anomopoda не наблюдается.

У Sididae раковинка более или менее вытянутая и уплощенная сверху (Коровчинский, 2004), у Onychopoda и Haplopoda она сильно уменьшена в размере или трансформирована. У предков Cladocera, как и предков Anomopoda раковинка, вероятно, была высокой, округлой при взгляде сбоку (лишенной углов), умеренно сжатой с боков, полностью покрывающей тело, но уже не покрывающей голову, как это наблюдается у Laevicaudata, Spinicaudata и Cyclestherida (Признак 12 в Табл. 13-14).

В целом у Cladocera створки меньше таковых у Spinicaudata и Cyclestherida, у которых они прикрывают голову сбоку. Уменьшение размеров створок за счет передней их части, в результате чего голова оказалась неприкрытой с боков, явилось преадаптацией к более активному использованию антенн II в качестве органа локомоции и их значительного усиления и удлинения. Наиболее видоизменены створки у Onychopoda, они не покрывают и торакальные конечности, что важно для их хищного питания.

Среди Cladocera именно Anomopoda обладают наиболее примитивными, относительно большими и прочными створками, то есть, они ближе всего к "Conchostraca". Таким образом, можно выстроить последовательный ряд уменьшения размеров створки и уменьшения ее толщины: "Conchostraca">Anomopoda>Ctenopoda>Gymnomera. Отметим, что в этот ряд одновременно вписывается и усиление антенн II, которые будут рассмотрены ниже.

Вооружение створки раковинки. Уже в пределах Spinicaudata имеются как формы с рядом однообразных щетинок по краю створки, так и без

него, причем их наличие и строение иногда связано с половым диморфизмом. Так у *Cyzicus* свободный край створки снабжен щетинками у самок, а самцов — нет, в то время как у *Isaura*, напротив, у самок щетинок нет, а у самцов они присутствуют (Alonso, 1996). У Ctenopoda шипики, щетинки и сетулы на брюшном и заднем крае (и особенно на задне-нижней части створок) весьма разнообразны, см. обзор Коровчинского (2004). Особенно большого разнообразия достигает вооружение задне-нижнего края створок в пределах рода *Diaphanosoma*, особенности которого являются характерными диагностическими признаками видов этого рода. У нескольких родов (*Latona*, *Pseudosida*, *Sarsilatona*, *Latonopsis*) на задне-нижнем или заднем крае створок имеются длинные и крепкие щетинки, функция которых состоит в поддержании правильного, более или менее горизонтального, положения тела при быстром скачкообразном плавании над дном и при опускании на него (Berg, 1929-1930; Eriksson, 1934; Коровчинский, 2004). В то же время, у Onychopoda и Haplopoda краевые щетинки отсутствуют в связи с сильной редукцией раковинки.

Адаптивная радиация брюшного края створок, контактирующего с субстратом, играла существенную роль в эволюции Anomopoda (Fryer, 1968, 1974). Вооружение в виде ряда немногочисленных, маленьких, однообразных щетинок, расположенных вдоль всего их края, является плезиморфным признаком для Anomopoda, в чем я полностью согласен с Фрайером (Fryer, 1995). Добавим, что, как мне представляется, исходным является вариант строения со строго маргинальными или слегка смещенными на внутреннюю поверхность створки щетинками и полное отсутствие каких-либо зубчиков (тип строения, встречающийся у Spinicaudata).

Прочие варианты являются производными. Разнообразные типы вооружения края створки (зубцы, сетулы, щетинки) явно неоднократно возникали и исчезали в пределах Phyllopoda, Cladocera, Anomopoda, а также отдельных семейств и даже родов последних. Поэтому в пределах разных семейств есть виды, у которых некий вырост имеется, или отсутствует, например, хвостовая игла *Daphnia*. Ранее Глаголев (1986) счел эту структуру произошедшей независимо даже в разных группах видов этого рода, но этот тезис не представляется бесспорным.

Иногда в наличии однотипных выростов на створке можно увидеть доказательство родства, как в случае мукро *Scapholeberis* и *Megafenestra*. Но в большинстве случаев их появление в разных группах — результат параллельной эволюции в эволюционно далеких группах (мукро Bosminidae и Scapholeberinae). Крупный задне-брюшной вырост — аналог мукро Anomopoda — имеется на створке *Penilia* (Ctenopoda) (см. Коровчинский, 2004).

Путь возникновения отдельных структур в каждом конкретном случае до конца не ясен, например, маргинальные зубчики у того или иного рачка могли появиться в результате видоизменения щетинок и сетул (см. таковые у *Matralona* (Van Damme, Dumont, 2009), или как новообразования. Переход от первого типа организации ряда щетинок вентрального края створки, к 2-ому и 3-ему типу (см. главу 3) происходил неоднократно и независимо в разных семействах.

Выводковая сумка. У ближайших родственников Cladocera, циклестерид, эмбрионы также расположены в незамкнутой выводковой сумке на спинной стороне тела, но они связаны специальными филаментами с экзо-

подитами на торакоподах матери (Sars, 1887; Olesen, 1999, 2003). Таким способом они, по-видимому, получают от нее питательные вещества, хотя прямо этого никто пока не показал. Положение эмбрионов в выводковой сумке без связи с телом матери — важнейшая синапоморфия Cladocera среди Branchiopoda. В результате ветвистоусые ракообразные стали более лабильными в отношении формы тела, например, стало возможным приобретение сжатого с боков тела.

Незамкнутая выводковая сумка с эмбрионами, лежащими на спинной стороне тела без связи с телом матери — это анцестральное состояние для Cladocera и Anomopoda. Ранее считалось, что в норме выводковая сумка Cladocera стерильна (Гаевская, 1938), хотя и сообщается с внешней сре-

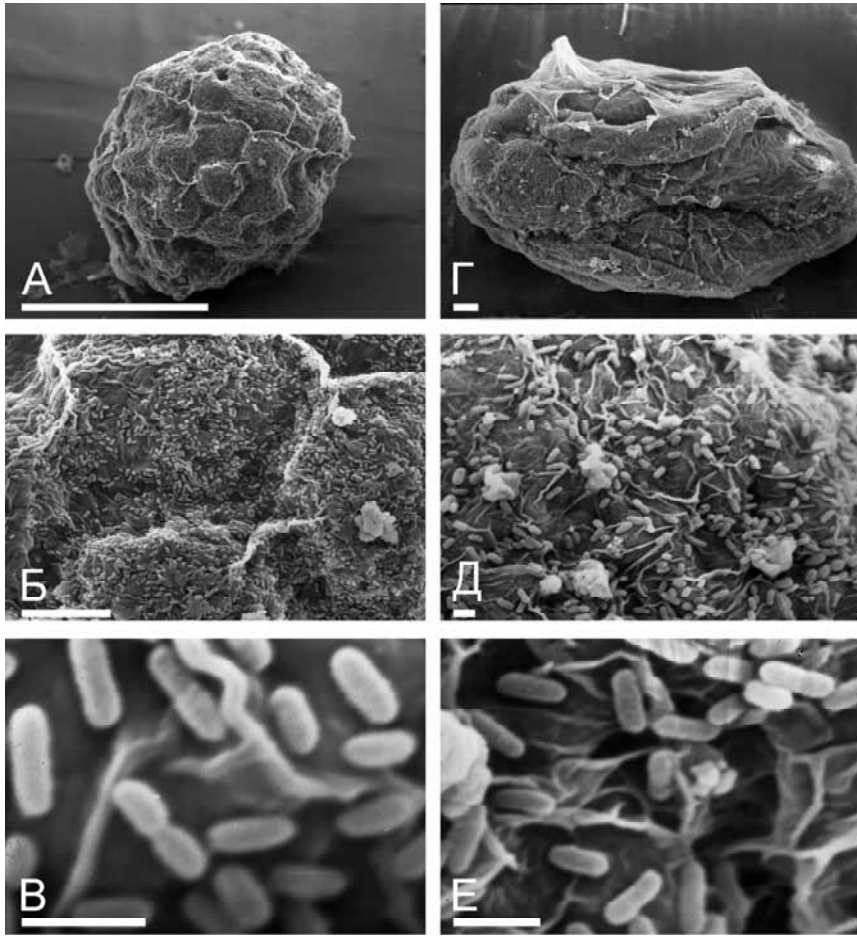


Рисунок 320. Обрастание эпибионтными бактериями эмбрионов *Simocephalus* exspinosus:
А-В и Г-Е - эмбрионы на двух различных стадиях развития. Масштаб: А — 0.1 мм; Б, Г — 0.1 мм; В, Д-Е — 0.1 мм.

дой. Однако у Anomopoda и Ctenopoda эпибионтные (непатогенные) бактерии разных видов, живущие в норме на покровах самки, проникают и в выводковую сумку, обрастая ее изнутри и развиваясь на поверхности яиц и зародышей (Котов, 1997), причем степень обрастания зародышей находится в прямой зависимости от их плотности на покровах самого рачка (Рис. 320). Для эпибионтов внутренняя поверхность выводковой сумки есть лишь продолжение наружных покровов рачка. Интересно, что *Daphnia* (и, видимо, все остальные Anomopoda) создают при помощи экзоподитов в выводковой сумке специальный ток воды, необходимый для снабжения эмбрионов кислородом (Seidl et al., 2002).

У большинства Ctenopoda (Коровчинский, 2004) выводковая сумка устроена аналогично Anomopoda, по анцестральному типу, только *Penilia*, имеет замкнутую выводковую сумку (Аладин, Коровчинский, 1984; Аладин, 1996; Коровчинский, 2004), но она появилась независимо от таковой у прочих Cladocera. У многих хищных Cladocera (Onychopoda и Haplopoda) выводковая сумка небольшая (но есть и исключения, например Podonidae), не покрывает торакальные конечности — этот признак мы, подобно многим другим исследователям (см. главу 8), рассматриваем как их синапоморфию. У Onychopoda сумка замкнутая, это третий (после *Penilia* и *Moina*) случай перехода к развитию с получением эмбрионами питательных веществ от матери. Отметим, что эта замкнутость, видимо, неполная, если даже сброшенные эмбрионами яйцевые мембраны удаляются из нее (Буторина, 1995а).

Выводковая сумка и подобные ей структуры отмечены у многих других современных членистоногих (Заренков, 1982-1983), и даже палеозойских трилобитов (Fortey, Hughies, 1998).

Механизм образования зубчиков на спинном крае карапакса. Маркевич (1980, С. 108-109) изучил линьку у *Bunops serricaudata* (Macrothricidae) и сделал важные наблюдения о механизме формирования зубчиков на спинной стороне их карапакса. У линяющего *Bunops*, подобно другим Cladocera, старые покровы лопаются дорсально и латерально на границе головного и грудного отдела (что может свидетельствовать о наличии у этого рачка головного щита!). Остальная часть экзувия сходит как единое целое (Рис. 321). При этом старые покровы ущемляют растущие створки животного. Лопнувшая часть спинного киля старых покровов позволяет "выскользнуть" небольшому участку новых, еще не затвердевших покровов. Удлинение трещины на киле происходит не плавно, а скачкообразно, последовательно освобождая новую порцию растущих новых покровов. Каждое новое положение старых покровов отмечается образованием зубчика, количество которых соответствует числу этапов освобождения новых створок от старых покровов. Поскольку таковое сильно различается у разных особей, число зубчиков у них сильно варьирует. Животное испытывает серьезные затруднения при освобождении самой задней части спинного края, поскольку новые покровы растут не вверх, а назад. При этом жесткий киль старого экзувия сильно вдавливает растущую мягкую выводковую сумку, чем объясняется появление впадины на задне-спинном крае створки. Степень выраженности впадины зависит от времени, в течение которого животное не могло сбросить старые покровы.

Отметим, что описанный Маркевичем (1980) механизм образования зубчиков не универсален, поскольку в ряде случаев так называемые "зубчики" (например, у *Macrothrix spinosa*) являются на самом деле складками по лини-

ям ретикуляции, то есть, элементами мезоскульптупы. У *Daphnia* зубчики на спинном крае закладываются на новых покровах перед линькой, они не гомологичны таковым на спинном крае раковинки Macrothricidae.

Абдоминальные выросты. Абдоминальные выросты имеются у части Anomopoda. У других Cladocera каких-либо выростов на спинной стороне абдомена нет, за исключением *Limnosida* (Коровчинский, 2004). При этом у "Conchostraca" (в том числе и *Cyclestheria*, Рис. 308-Б-Г) на спинной стороне брюшных и абдоминальных сегментов имеются небольшие выросты, несущие относительно крупные, иногда оперенные щетинки.

Как мне представляется, наличие одинаковых выростов на абдоминальных сегментах у Anomopoda — это анцестральное состояние. При этом появление абдоминальных выростов у "Conchostraca-подобных" предков Anomopoda было преадаптацией к их использованию как структур, предохраняющих яйца от выпадения из выводковой сумки. Эволюция этих выростов у Anomopoda шла по пути их олигомеризации у одних семейств и полной редукции у других семейств.

Постабдомен. Гипотеза Фрайера (Fryer, 1974, 1995) о том, что примитивные Anomopoda обладали постабдоменом в виде простого выроста мне представляется неверной. Видимо, про-Cladocera, а чуть позже и про-Anomopoda получили в наследство от предков уже вполне развитый и достаточно совершенный постабдомен, сжатый с боков. При этом у

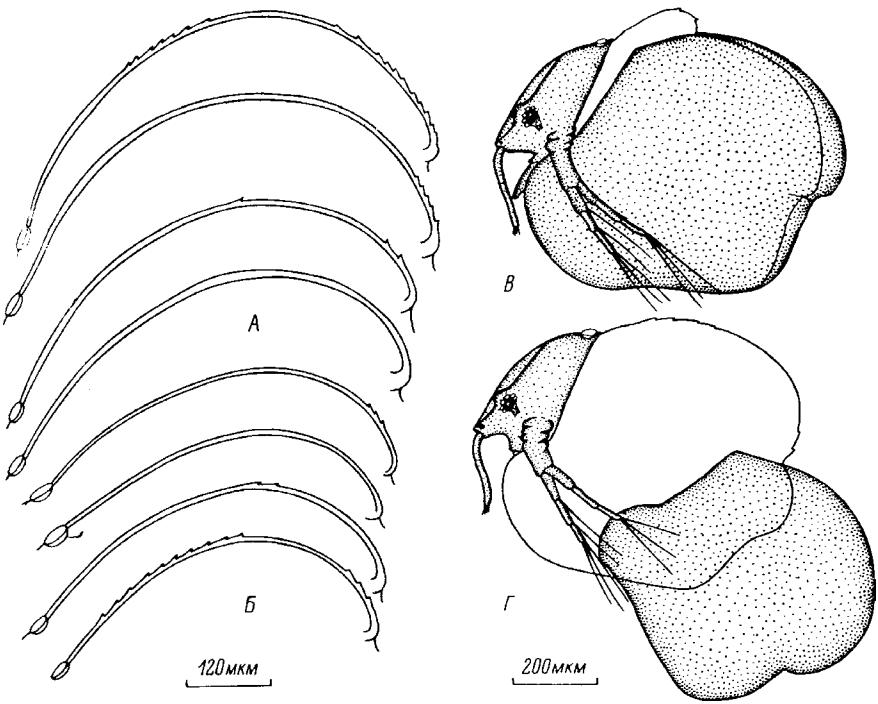


Рис. 321. Механизм образования зубчиков на спинном крае *Bunop*s (Macrothricidae): А-Б — спинной край створок разных самок; В-Г — последовательные стадии сброса экзувия. (По: Маркевич, 1980).

Onychopoda и Haplopoda постабдомен вернулся в исходное для Branchiopoda несжатое с боков состояние, но для группы, объединяющей "Conchostraca" и Cladocera, последнее апоморфно (Признак 13 в Табл. 13-14).

Как мне представляется, постанальные и анальные зубцы Anomopoda и Ctenopoda прямо выводятся из таковых у "Conchostraca", также имеющих ряд зубцов на анальном крае (Rogers et al, 2012), особенно крупны эти зубцы у *Cyclestheria* (Рис. 176-Г). Версия Ульсена (Olesen, 2009) о изначальном расположении зубцов в два ряда как синапоморфии "Conchostraca" и Cladocera и их последующей редукции у Gymnomera кажется реалистичной (Признак 14 в Табл. 13-14).

Принципиальным для понимания эволюции Anomopoda является положение ануса на постабдомене. Видимо, исходным для отряда является субдистальный анус. В то же время, в ряде семейств независимо произошло удлинение постанальной части постабдомена, в результате чего анус занимает на нем медиальное или даже проксимальное положение. Однако использование признака положения ануса в филогенетической реконструкции затруднено, поскольку среди некоторых групп Anomopoda оно сильно варьирует (*Ilyocryptus*) (Рис. 298-Б).

У *Leptodora kindtii* (Haplopoda) постабдоминальные коготки у взрослых особей массивны и прикреплены к постабдомену без каких-либо следов сочленения. Однако у эмбрионов этого животного коготки появляются как тонкие щетинки, сочлененные с телом (Olesen et al., 2003). При линьке взрослого животного коготки закладываются во ввернутом состоянии (Weismann, 1874). Таким образом, коготки *Leptodora* также произошли от щетинок фурки, как и у прочих Cladocera. У Onychopoda они также прикрепляются к постабдомену без следов сочленения, то есть, эта особенность — синапоморфия группы Gymnomera (Признак 15 в Табл. 13-14).

Длина постабдоминальных щетинок. Гомология постабдоминальных щетинок обсуждалась выше. Короткие щетинки встречаются у "Conchostraca". У Onychopoda длина постабдоминальных щетинок различается у разных родов, от крошечных у *Bythotrephes* до относительно длинных у *Polyphemus*. У Ctenopoda постабдоминальные щетинки в целом длинные. При этом относительно более короткие щетинки обычно характерны для непланктонных животных: у планктонных Sididae их длина относительно длины тела — 0.5-0.8 длины тела, то у непланктонных — 0.2-0.4 (Коровчинский, 2004). Однако у ряда Anomopoda (Ilyocryptidae, Acantholeberidae, Dumontiidae, некоторых Macrothricidae, причем, это непланктонные виды!) эти щетинки относительно длинные, как и у планктонных Daphniidae—Moinidae. По-видимому, относительно короткая постабдоминальная щетинка (не длиннее постабдомена), характерная для большей части Anomopoda, — исходное состояние. Их удлинение в разных семействах Anomopoda прошло независимо.

Особенностью Ctenopoda и Onychopoda является то, что у них постабдоминальные щетинки расположены на вершине парного (все Onychopoda, а также *Diaphanosoma*, *Penilia*, *Holopedium*) или непарного (большинство родов Ctenopoda) выроста. Примечательно, что у *Polyphemus* он снабжен пильчатыми пластинками зубчиков, как и антенны II (Буторина, 1995а). Этот вырост, хотя гораздо меньшего относительного размера, имеется у некоторых Macrothricidae (*Neothrix*, *Lathonura*, *Drepanothrix,* части видов рода *Macrothrix*, у которых он назван "пяткой" (Dumont et al., 2002; Kotov, 1999).

7.3. Головные и торакальные конечности

Антенна I. Антенна I членистоногих не может быть гомологизирована с последующими придатками (Беклемишев, 1964а-б; Boxshall, 2004). У крупных Branchiopoda она длинная и тонкая, обычно подразделена на многочисленные мелкие членики. Однако уже среди "Conchostraca" встречаются представители с двух- и даже одночлениковой антенной I (*Cyclestheria*).

По мнению Фрайера (Fryer, 1995), исходной для Anomopoda являлась двухчлениковая, длинная, подвижная антенна I с терминальным пучком эстетасков и более проксимальной сенсорной щетинкой у самки, у самца имелась еще одна дополнительная чувствительная щетинка. Однако, я согласен с Ульсеном (Olesen, 2009), что синамопорфия Cladoceromorpha — это одночлениковая антенна I (Признак 16 в Табл. 13-14).

Среди современных Anomopoda только *Ilyocryptus* обладает двухчленистой антенной I. Однако, это не истинная членистость. Во-первых, "сустав" между проксимальным и дистальным члениками Ilyocryptidae гораздо менее четок, чем суставы у животных с явно членистыми придатками. Во-вторых, они не способны сгибать антенну I, оба ее членика функционируют как единое целое. Каких-либо следов по-членикового расположения не прослеживается и в мускулатуре антенны I, а именно строение мускулатуры — ключевой признак для различения истинной (первичной) и вторичной сегментации Arthropoda (Boxshall, 2004). Анализ морфологии Anomopoda показывает, что разделение антенны I Ilyocryptidae на два "сегмента" вторично. Если эта версия верна, "членистость" их антенны I может быть рассмотрена, в некоторой степени, как Геккелевская рекапитуляция к предковому ("Conchostraca-подобному") состоянию.

Несомненно, что для предков Anomopoda были характерны относительно длинные, палочковидные антенны I, сочлененные подвижно с головой. Укорочение антенн (Daphniidae и Chydoridae) (Признак 6 в Табл. 11-11), а также слияние их оснований с головой (*Daphnia* и *Bosminidae*) прошло независимо в более специализированных группах Anomopoda. Следует отметить, что также прирастают к голове антенны I некоторых личинок "Conchostraca" (Gurney, 1926, Цветная вкладка 2-А).

Неподвижные, приросшие к голове антенны I самки Bosminidae выглядят по-разному у *Bosmina* и *Bosminopsis*. Ришар (Richard, 1895) рассмотрел длинную хоботообразную структуру *Bosminopsis* как рострум и назвал "антеннулами" лишь ее свободные дистальные части. Мейснер (1903), напротив, счел, что рострум отсутствует, весь "клюв" — это производное антеннул. На самом деле в состав "ростроантеннулярного ансамбля" (термин Ришара (Richard, 1895)) самки входит как собственно рострум (вырост переднего края головы), так и сросшиеся основания антенн I. Границу головы и приросшей части антенн I маркирует фронтальная головная пора, расположенная примерно посередине хоботообразной структуры самки. При этом у взрослых самцов антенны I свободные, и структуры на них хорошо гомологизируются с таковыми у самки, особенно если принять во внимание их строение у ювенильного самца (Цветная вкладка 2-Б-З).

У разных видов *Bosmina* положение фронтальной головной поры относительно переднего края головы и фронтальных чувствительных щетинок несколько различается. Согласно мнению Пагги (Paggi, 1979), у *B.* (*Liederobo-*

smina) это важный таксономический признак. По Кожинеку (Kořínek, 1971), у европейских *Bosmina* положение фронтальной головной поры также варьирует, но какого-либо систематического смысла признак не имеет.

У самок *Bosmina* можно наблюдать начальные этапы слияния оснований приросших к голове антеннул (о чем говорит положение фронтальной головной поры: "рострум" кпереди от нее — это уже слитые основания антенн I). Фронтальные щетинки также расположены по разному у разных *Bosmina*: у представителей подрода *Bosmina* (*Bosmina*) они сидят далеко от переднего края головы, а у *B.* (*Eubosmina*) — почти у самого края. Несомненно, что эти щетинки — элемент вооружения антенны I (что становится очевидным после анализа морфологии самца). Они легко гомологизируются с чувствительными щетинками на антеннах I прочих Anomopoda. "Ростроантеннулярный ансамбль" (Richard, 1895) Bosminidae не гомологичен роструму прочих Anomopoda, что подтверждает предположение Глаголева (1986) о независимости происхождения рострума в разных семействах и даже родах Anomopoda.

Эстетаски на антенне I *Bosminopsis* расположены уникальным для Anomopoda образом: в два ряда вдоль дистальной части придатка. Срастание антенн I привело к сдвигу эстетасков и их перераспределению по свободной дистальной части антенны I. У *Bosmina* пучок эстетасков расположен недалеко от границы с головой, видимо, то же самое было характерно и для предков *Bosminopsis*. При этом, по-видимому, у предков Bosminidae эстетаски также были дистальными. Таким образом, у современных *Bosmina* на конце антенны I имеется специальный пост-эстетасковый дистальный вырост, уникальный признак среди Anomopoda.

Ульсен (Olesen, 1998) высказал мнение о том, что отряд Anomopoda может быть сгруппирован с Onychopoda на основании того, что у обеих групп антенны I сближены на вентральной стороне головы. Здесь снова единственный сомнительный признак был выхвачен из контекста. Напротив, анализ морфологии разных отрядов показывает, что существует гораздо больше доказательств в пользу сближения Onychopoda с Haplopoda, чем с Anomopoda (см. главу 8). Рихтер с соавторами (Richter et al., 2007) и затем Ульсен (Olesen, 2009) рассмотрели редуцированные антенны I как уникальную синапоморфию ряда Onychopoda, что неправомочно, поскольку у некоторых Daphniidae антенны I также редуцированы, при этом эстетаски и чувствительная щетинка расположены прямо на голове.

Дистальное положение эстетасков на антенне I рассматривается как синапоморфия Cladoceromorpha (Olesen, 2009) (Признак 17 в Табл. 13-14). Действительно, у всех Cladocera эстетаски занимают на антенне I дистальное положение (см. выше про *Bosmina*). У самки Cyclestherida эстетаски расположены дистально (Olesen, 1999), в то время как у самца имеется до 40 эстетасков, которые расположены дистально и латерально (Olesen et al., 1996). У всех Laevicaudata и Spinicaudata эстетаски имеются не только на дистальной части антенны I. Необходимо уточнить формулировку этого признака: только ли дистальное положение эстетасков у самки объединяет Cladoceromorpha, в то время как у самцов имеются и латеральные эстетаски?

Принимая во внимание вышесказанное, я считаю, что у предков Anomopoda (как и у подавляющего большинства современных видов) на конце антенны I помещалось девять эстетасков. Такое же число характерно для

Leptodora (Haplopoda) (Korovchinsky, Boikova, 2008; Korovchinsky, 209). Девять эстетасков несут и антенны I Ctenopoda, за исключением *Penilia* с шестью, *Pseudopenilia* с пятью и *Holopedium* с пятью-шестью эстетасками (Коровчинский, 2004), так что, видимо, это анцестральное состояние для всех Cladocera.

Присутствие чувствительной щетинки на антенне I самок рассматривается мной как синапоморфия Cladocera. Эта щетинка имеется и у Haplopoda, причем помещается дистально, между эстетасками (Korovchinsky, Boikova, 2008). Однако, как мне кажется, у предков Anomopoda исходно чувствительная щетинка располагалась недалеко от основания антенны I. Ее перемещение в среднее и даже дистальное положение, наблюдаемое у большей части Daphniidae и Chydoridae, связано с укорочением антенны I, которое, видимо, происходило за счет сокращения дистальной части придатка. Не совсем ясна гомология щетинки самки на конце антенны I Ctenopoda (Alonso, 1996; Коровчинский, 2004). Возможно, это также гомолог чувствительной щетинки самок Anomopoda, однако, это может быть и гомолог дополнительной самцовой щетинки Anomopoda.

Антенны II. Я согласен с мнением Фрайера (Fryer, 1995), что антенны II предков Anomopoda были относительно велики, концы их ветвей достигали середины длины тела. При этом среди Cladocera Anomopoda обладают наиболее короткими и слабыми антеннами II, сходными по длине с таковыми у "Conchostraca". У современных Ctenopoda, Onychopoda и Haplopoda они, напротив, особо длинные и мощные, часто концы ветвей достигают заднего конца тела или заходят за него (Признак 18 в Табл. 13-14). Даже у прибрежных *Latonopsis*, *Latona*, *Sarsilatona*, *Sida* длина антенны II составляет не менее 50-60% длины тела (Коровчинский, 2004). Эволюция трех отрядов помимо Anomopoda шла по пути увеличения подвижности животного, достигаемой в первую очередь путем совершенствования антенн II как главного органа локомоции. То есть, удлинение антенн II — это путь эволюции всех отрядов, помимо Anomopoda, и оно произошло у их общего предка.

Напротив, эволюция большинства Anomopoda шла по пути подавления плавательной функции антенн II. Поэтому у Anomopoda они, как минимум, не удлинены по сравнению с про-Cladocera. А особо короткие антенны II Chydoridae, Eurycercidae и Bosminidae являются их синапоморфией (Признак 7 в Табл. 11-12).

С различием в длине антенны II у планктонных Bosminidae и Daphniidae связаны и различия в их стиле плавания. Представитель рода *Daphnia* плывет "баттерфляем" и сочетает резкие рывки с парением (Fryer, 1991b и ссылки у него на предыдущих исследователей), в то время как *Bosmina* — "брассом", и парить не может (Zaret, Kerfoot, 1980; Котов, личные наблюдения). Движения антенн II *Bosmina* при плавании скорее выводятся из движений Chydoridae или Macrothricidae при их переплывании с места на место или протискивании через донную растительность. Уже до перехода к планктонному существованию, предки Bosminidae имели укороченные антенны II, поскольку произошли от хидоридоподобных животных.

На коксальной части антенны II про-Anomopoda имелось две чувствительные щетинки. Ульсен (Olesen, 1998) считал, что они имеются только у Anomopoda, но это неверно. Одна чувствительная щетинка имеется на коксальной части антенны II у Ctenopoda (Alonso, 1996; Коровчинский, 2004), Onychopoda (Martin, Cash-Clark, 1995; Alonso, 1996), Haplopoda (Korovchinsky,

Boikova, 2008; Korovchinsky, 2009). То есть, наличие этих щетинок — анцестральное состояние для Cladocera.

Мнение о соответствии коксальных щетинок Cladocera жевательному придатку антенн II науплиуса Branchiopoda (Цветная вкладка 3-А) с личиночным развитием (Глаголев, 1986) нуждается в проверке. На протоподите самца *Cyclestheria* имеются три доли, наиболее базальная из которых (то есть часть, по моему мнению, более или менее соответствующая коксе) несет две щетинки (Olesen et al., 1996, P. 297). Эти щетинки могут быть гомологизированы с таковыми на коксальной части протоподита Cladocera. Подобный вывод не противоречит гипотезе Глаголева. При этом мнение Ульсена (Olesen, 2009) об отсутствии закладки в онтогенезе у Cladocera и циклестерид жевательного придатка антенны II неточно, скорее, следует говорить о его закладке в сильно редуцированном состоянии (Признак 19 в Табл. 13-14).

Щетинка или шип на передней поверхности конца базального сегмента был также характерен для предков Anomopoda. Он имеется у прочих Cladocera—Ctenopoda (Коровчинский, 2004), Onychopoda (Martin, Cash-Clark, 1995; Alonso, 1996) и Haplopoda (Korovchinsky, Boikova, 2008; Korovchinsky, 2009).

Для Cladoceromorpha характерны ветви антенны II, состоящие не более чем из семи члеников (Olesen, 2009), у Cladocera — не более чем из четырех члеников, за единственным исключением — *Leptodora* с очень маленьким пятым проксимальным члеником эндоподита (Korovchinsky, Boikova, 2008) (Признак 20 в Табл. 13-14). Ульсен (Olesen, 2009) пытался включить в свой анализ более дробные градации для числа члеников антенн II Cladocera, что не выглядит убедительным, принимая во внимание тот факт, что в пределах Anomopoda и Ctenopoda это число различается. У всех современных Anomopoda эндоподит трехчлениковый, а экзоподит — четырех- или трехчлениковый. Четырехчлениковый экзоподит был, видимо, характерен для про-Anomopoda (Fryer, 1995), а трехчлениковый легко выводится из него, поскольку не вызывает сомнений, что у рачков с тремя члениками отсутствует самый проксимальный членик. При этом трехчлениковый экзоподит характерен для Chydoridae—Eurycercidae и *Bosminopsis* (Признак 8 в Табл. 11-12), в то время как у *Bosmina* он четырехчлениковый. Так что Bosminidae как бы являются "недостающим звеном" между Chydoridae—Eurycercidae и прочими Anomopoda.

Как сообщалось в главе 3, у самца *Bosminopsis* базальная и дистальная части проксимального членика экзоподита образуют угол, а граница между ними вдавлена. Опираясь на эту особенность, можно предположить, что проксимальный членик 3-члениковой антенны II *Bosminopsis* есть продукт слияния двух члеников ветви антенны предковых примитивных Bosminidae. Наличие у *Bosminopsis* на экзоподите следов слияния члеников есть аргумент в пользу представлений о естественности семейства Bosminidae (поскольку переход к трехчлениковому экзоподиту у *Bosminopsis* произошел уже после обособления семейства), а также в пользу независимости сокращения числа члеников в антенне II у Bosminidae и Chydoridae.

По-видимому, у предков Anomopoda все "плавательные" щетинки (многие Anomopoda плавают относительно редко и используют их для других видов локомоции) были сходного размера и облика. У подавляющего большинства современных Anomopoda на апикальном членике обеих ветвей

имеется по три щетинки (за двумя исключениями, упомянутыми в главе 3, *Bryospilus* и *Paralona*) и одному шипу (последний иногда редуцирован), а на любом не-апикальном членике — не более чем по одной щетинке и одному первичному шипу (Признаки 9-10 в Табл. 11-12). В случае четырехчленикового экзоподита, первый (проксимальный) его членик всегда лишен как щетинок, так и шипов. Принимая во внимание все вышеперечисленные факты, мной реконструирована исходная для Anomopoda антенна II с полным набором щетинок и шипов (Цветная вкладка 3-Б).

Сразу бросается в глаза тот факт, что антенна II Anomopoda не выводится из таковой Ctenopoda, поскольку среди последних не имеется представителей с четырехчлениковым экзоподитом. Мало того, у Ctenopoda с трехчлениковым экзоподитом (*Sida*, *Limnosida*) его проксимальный членик небольшой (Коровчинский, 2004), уже подвергшийся значительной редукции по сравнению с анцестральным состоянием. При всем многообразии внешней формы Anomopoda и устройства их торакальных конечностей, их антенны II гораздо более однообразны по сравнению с Ctenopoda, в чем можно согласиться с Коровчинским (2004). Пример с антеннами II Anomopoda и Ctenopoda может хорошо проиллюстрировать неравномерность эволюции различных структур в разных группах Cladocera.

Антенна II ископаемых Prochydoridae (Smirnov, 1992a) не выводится из описанного выше исходного для Anomopoda состояния, что является одним из аргументов для противопоставления первых последним и сомнений в принадлежности мезозойских прохидорид к отряду Anomopoda (см. далее).

Соответствие мандибул и максилл Cladocera коксоподитам протоконечности Arthropoda. Как мне представляется, изучение стадии эмбрионального развития, когда основания антенн I и II, мандибулы, максиллы I и II и гнатобазы торакальных конечностей формируют единый сомкнутый ряд, полезно для обсуждения соответствия частей различных ротовых конечностей. На этой стадии хорошо видно, что тело мандибулы, максиллы I или II соответствует гнатобазе торакальных конечностей, вернее сказать, ее коксоподиту, поскольку гнатобаза — это лишь его внутренний вырост.

Мандибула, максиллы I-II и торакальные конечности — придатки, которые изначально у членистоногих имели сходное строение (Manton, 1977; Boxshall, 2004). У кембрийской *Rechbachiella* мандибула закладывается у науплиуса сходным образом с торакальной конечностью, неся мощные экзоподит и эндоподит, демонстрируя плезиоморфное состояние для этого придатка (Wallosek, 1993). В онтогенезе этих ракообразных происходит сильное разрастание коксоподита и редукция боковой лопасти мандибулы, так что на поздних стадиях постэмбрионального развития последняя уже значительно видоизменена по сравнению с исходным состоянием. Даже у самых крупных особей *Rechbachiella* сохраняется одноветвистый придаток — мандибулярный пальпус (Wallosek, 1993).

Мэнтон (Manton, 1964) считала, что мандибулы Anostraca близки к прото-мандибуле ракообразных с *pars molaris* (зона, гомологичная только коксоподиту конечности и отвечающая за размельчение более мелкой пищи) и *pars incisivus* (зона, отвечающая за откусывание крупной пищи и происходящая из мандибулярной пальпы, части конечности помимо гнатобазы. Мандибула Branchiopoda могла произойти только из коксальной части головной конечности (первый вариант) или из всей конечности (второй вариант) (Manton, 1964).

Недавние исследования экспрессии гомеобоксных генов у эмбрионов различных артропод привели к выводу, что мандибула происходит от гнатобазы (или от коксоподита) не только у всех ракообразных, но и у всех Mandibulata (Popadić et al., 1996, 1998; Scholtz et al., 1998; Shubin et al., 1997; Browne, Patel, 2000; Boxshall, 2004), а второй предполагаемый вариант происхождения мандибулы по Мэнтон у современных Mandibulata вообще не представлен.

Исследовали Branchiopoda традиционно предпочитали первый вариант объяснения эволюции мандибул по Мэнтон, при котором жевательная поверхность мандибул Branchiopoda соответствует только *pars molaris* Malacostraca, причем существует мнение о том, что последняя гомологична у всех ракообразных и даже у всех Mandibulata (Edgecombe et al., 2003). Жевательная поверхность, представленная почти исключительно *pars molaris* рассматривается как апоморфия Branchiopoda (Richter, 2004). Однако, у личинок крупных Branchiopoda мандибула несет дополнительную двуветвистую лопасть, впоследствии от нее остается лишь маленький рудимент — "mandibular palp" (см.: Peterson, Rosowski, 1994). У крупных хищных Branchiopoda в задней части головки мандибулы имеется мощный зуб, который может быть гомологизован с *pars incisivus* (Rogers et al., 2006), но может также рассматриваться, и это кажется предпочтительней, и как один из зубцов *pars molaris*, вторично видоизмененный в связи с хищным питанием.

Мои наблюдения за эмбриогенезом Cladocera приводят к выводу, что их мандибула несомненно представлена только *pars molaris* (Цветная вкладка 3-В). Соответствие мандибулы только коксоподиту торакальной конечности имеет некоторые последствия для функциональной морфологии Anomopoda. Широко известен факт зависимости у *Daphnia* числа щетинок в фильтрующих пластинках гнатобаз III-IV, а также расстояния между сетулами на них от пищевых условий, а также возрастных изменений по этим признакам (Kořínek, Macháček, 1980; Geller, Muller, 1981; Kořínek et al., 1986; Глаголев, 1983а, 1986). С другой стороны, число диагональных складок на мандибулах *Daphnia* также зависит от пищевых условий и изменяется с возрастом (Глаголев, 1986; Котов, Гололобова, 2005). Отмеченная сходность реакции двух структур на изменение трофических условий не представляется неожиданной вследствие гомологии последних, и, возможно, сходной регуляции ответа рачка на изменение трофических условий на генетическом уровне.

Фрайер (Fryer, 1987a), написавший, что у взрослой Branchiopoda "максиллула представлена лишь гнатобазой", видимо, прав в своей трактовке эволюционного преобразования этой конечности у Branchiopoda. Сходную трактовку приводят и Шрам и Кёнеман (Schran, Koeneman, 2001), считая эту особенность важной синапоморфией современных Anomopoda.

Функционирование мандибул Anomopoda. Мандибулы Branchiopoda представляют пример наиболее примитивных среди ракообразных придатков с размалывающим движением (grinding movements по Мэнтон (Manton, 1977)). Их движение описывается как вращение вокруг длинной оси придатка. Головки мандибул оттянуты навстречу друг другу. В ходе прямого и обратного вращения молярные поверхности прокатываются как валики друг по другу. В наиболее передней точке соприкасаются только задние края жевательных поверхностей, а в задней — только передние края. Прямой ход мандибул (promotion) осуществляется мускулами-промо-

торами, тянущими тело придатка вперед, обратный ход (remotion) — ремоторами, тянущими тело мандибулы назад. Именно в течение этого периода головка идет вперед, пища передвигается вперед, истирается (это предположение, не подтвержденное прямыми наблюдениями) и выбрасывается под лабрум.

Изучение функционирования мандибул *Eurycercus* (Котов, 1998) показало, что в начале фазы обратного хода головки продвинуты максимально назад, при этом передние края жевательных поверхностей сближены, а задние максимально удалены друг от друга (Рис. 322-А).

В середине фазы обратного хода жевательные поверхности прокатываются одна по другой с одновременным опережающим смещением правой вперед вдоль левой. Таким образом, пища не только сминается в результате прокатывания между двумя мощными "валиками", но и растирается в результате попадания между двумя "напильниками" диагональных складок. Проваливание перетираемых частиц вниз предотвращается в передней части системы жевательных поверхностей передне-брюшным вырос-

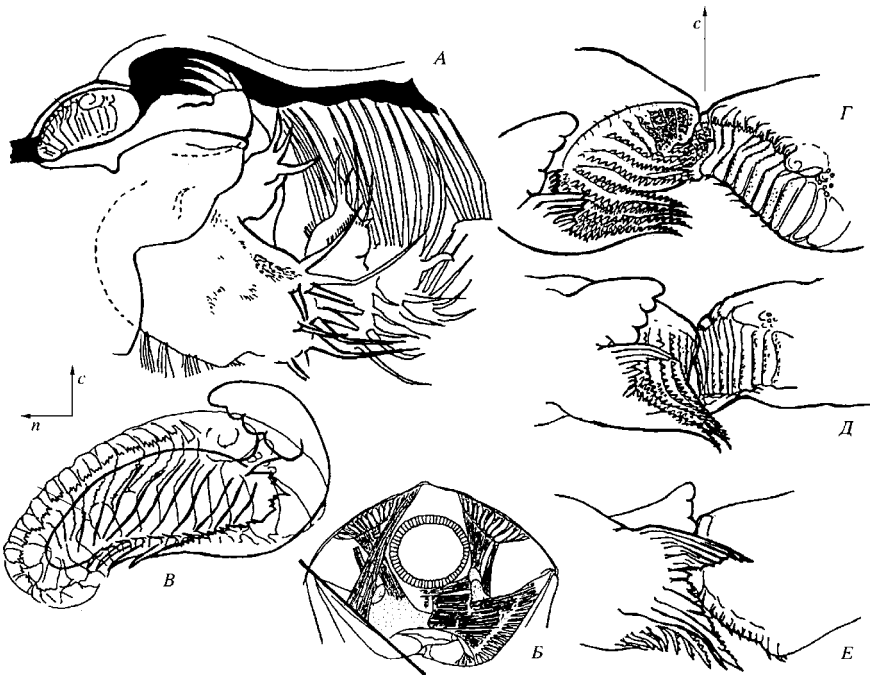


Рис. 322. Работа мандибул *Eurycercus lamellatus*:
А — система конечностей, вид изнутри (по: Fryer, 1963, с изменениями); Б — продольный срез через систему мандибул и их мускулатуры (вид спереди); жирной линией помечена ось вращения мандибулы (по: Fryer, 1963); В — контуры жевательных поверхностей правой (тонкая линия) и левой (жирная линия) мандибул при их контакте в крайней передней точке вращения (конец фазы обратного хода, вид изнутри); Г-Е — взаимодействие жевательных пластинок *Eurycercus lamellatus* в начале (Г), середине (Д), конце (Е) фазы обратного хода (вид сзади).

том правой, а в средней и задней — краевыми выростами левой мандибулы. Краевые выросты спинного края правой мандибулы мешают уходу частиц пищи вверх, а задние выросты левой проталкивают пищу вперед в щель между мандибулами. Брюшные краевые выросты правой мандибулы прочесывают брюшные краевые выросты левой (из-за опережающего движения первой) и вычищают застрявшие в них частички пищи (Рис. 322-Б).

В конце фазы обратного хода и начале прямого, в период максимального продвижения головки вперед, открывается щель между головками мандибул спереди, которая оказывается дополнительно увеличена за счет того, что амплитуда движения правой мандибулы больше. Пища через эту щель уходит ко рту. Мощный одиночный зуб на правой мандибуле точно входит в углубление на левой, представляя собой жернов, с помощью которого измельчается крупная пища (Рис. 322-В).

Неоднократно высказывались сомнения в том, что мандибулы Cladocera действительно принимают участие в измельчении пищи (Naumann, 1921; Fryer, 1963; Мануйлова, 1964). Очевидна лишь их роль в формировании пищевого комка, в то время как проглоченные водоросли в кишечнике выглядят неповрежденными (Fryer, 1963; Смирнов, 1971а). Мандибулы Anomopoda слишком малы, чтобы зафиксировать факт разрушения ими пищевых частиц, можно лишь проследить изменения в частоте их движений, которые имеют явно выраженный суточный ритм, что скоррелировано с изменениями интенсивности питания в разное время суток (Strakweather, 1978).

Доказательством активной роли мандибул является тот факт, что у животных в конце межлиночного цикла жевательные поверхности значительно истерты (Глаголев, 1986). Также прямые наблюдения за работой мандибул *Eurycercus* свидетельствуют об участии крупных зубцов задне-спинной зоны в измельчении пищи (Котов, 1998).

Жевательная поверхность мандибул. Исследование мандибул *Daphnia* (Edwards, 1980) было одной из первых попыток описания тонких деталей строения мандибул Branchiopoda в целом, в этой работе предложена также оригинальная система названий различных частей. Термины Эдвардс не использовались кем-либо из исследователей крупных Branchiopoda, а некоторые замечания о соответствии предложенных ей терминов с ныне традиционными для Anostraca и "Conchostraca" приведены лишь однажды (Peterson, Rosowski, 1994). Я считаю, что необходимо использовать для обозначения элементов молярной поверхности мандибул Anomopoda термины, используемые для крупных Branchiopoda (Mura, 1995, 1996), либо применять нейтральные названия "зубцы", "шипы", "выросты", "щетинки", как это сделано Буториной (1996б) для Onychopoda, термины Эдвардс могут быть использованы лишь в определенных случаях.

Первые описания жевательной поверхности мандибул Branchiopoda были выполнены давно (Sars, 1896; Lilljeborg, 1901; Ocioszyńska-Bankierowa, 1933 a-b; Ocioszyńska-Wolska, 1936; Mahoon, 1960; Fryer, 1966). Однако лишь использование СЭМ помогло разобраться в их строении, функционировании, эволюции, и даже использовать признаки мандибул в систематике Branchiopoda, в первую очередь, Anostraca (Tyson, Sullivan, 1981; Mura, 1991, 1995, 1996; Mura, Del Caldo, 1993; Rogers et al., 2006). Интересны для понимания эволюции Anostraca работы, в которых прослежено изменение морфологии мандибул в ходе постэмбрионального развития (Fryer, 1983; Peterson, Rosowsky, 1994). Исследованы под СЭМ мандибулы ряда видов Notostraca,

Spinicaudata и Laevicaudata (Fryer, 1988; Martin, 1989; Kotov, 2000e; Edgecombe et al., 2003; Richter, 2004) и древних ракообразных *Lepidocaris* (Fryer, 1985) и *Rechbachiell*a (Walossek, 1993).

Среди Cladocera изучены мандибулы морских (Meurice, 1981b; Meurice, Dauby, 1983; Meurice, Monoyer, 1984) и пресноводных (Ghauri, 1983; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Martin, Cash-Clark, 1995; Буторина, 1996б) представителей Onychopoda и Ctenopoda (Meurice, Monoyer, 1984; Glagolev, Korovchinsky, 1992; Коровчинский, 2004; Richter, 2004; Korovchinsky, 2005). При этом идея Клауса (Claus, 1877) о применении признаков строения мандибул для систематики Onychopoda не получила развития. Мандибулы Haplopoda изучены при помощи СЭМ Коровчинским и Бойковой (Korovchinsky, Boikova, 2008).

Необходимо отметить, что разные авторы называют молярной поверхностью (molar surface, titurating surface) разные части мандибул: по Эдвардс (Edwards, 1980) это поверхность спинных выростов (pales), по Фрайеру (Fryer, 1983) — совокупность поперечных рядов, диагональных складок (не включая задне-спинные зубы). Я называю молярной поверхностью, вслед за большинством авторов (Tyson, Sullivan, 1981; Glagolev, Korovchinsky, 1992; Peterson, Rosowski, 1994), всю совокупность выступов дистальной части придатка (что соответствует термину "gnathal edge" по: Edgecombe et al., 2003; Richter, 2004).

Применяемая для крупных Branchiopoda схема описания мандибул по Tyson, Sullivan (1981) предполагает выделение на молярной поверхности двух основных зон со специфической морфологией: передне-брюшной (и задне-спиннй, а также переходной между ними зоны (не всегда выраженной). Выросты обширной передне-брюшной зоны у Anostraca необходимы для перетирания отфильтрованной в результате деятельности торакальных конечностей пищи, а ее краевые элементы препятствуют потере частиц пищи при движениях мандибул (Tyson, Sullivan, 1981). Вооружение заднеспинной зоны мандибулы (обычно это мощные зубы) не принимает непосредственного участия в перетирании отфильтрованной пищи. Этот район необходим для координации работы мандибул и примыкающих к этой зоне максилл (Tyson, Sullivan, 1981). Поры этой зоны, вероятно, являются рецепторами (Tyson, Sullivan, 1981). Наконец, мощные выступы этой части мандибулы характерны для животных, питающихся более крупной пищей, в первую очередь, для Anostraca с тенденциями к хищничеству (Mahoon, 1960; Fryer, 1966; Mura, 1995; Rogers et al., 2006), именно благодаря им и осуществляется разрывание добычи.

Выделение двух основных зон было подтверждено путем наблюдений за развитием элементов строения молярной поверхности в онтогенезе Anostraca. Элементы передне-брюшной зоны развиваются из поперечных рядов зубцов, краевые элементы являются лишь специализированными выростами этого ряда (Peterson, Rosowski, 1994). Напротив, зубы заднеспинной зоны появляются гораздо позднее (у *Artemia* лишь на десятой стадии развития), не прослежено какой-либо связи этих зубцов с рядами передне-брюшной зоны (Peterson, Rosowski, 1994). Все многообразие элементов этой зоны является, по-видимому, результатом специализации однообразных зубцов мандибул предков.

В пределах Branchiopoda мной выделено три различных типа строения жевательных пластинок мандибул.

Первый тип характерен для подавляющего большинства Branchiopoda: Anostraca, Spinicaudata, Cyclestherida и двух отрядов Cladocera: Anomopoda (См. Главу 3) и Ctenopoda (Рис. 323). Для него характерны следующие признаки:

1) различная степень асимметрии правой и левой мандибулы и их жевательных пластинок;

2) округлые очертания жевательных пластинок;

3) хорошая выраженность на жевательной поверхности передне-брюшной зоны с многочисленными складками;

4) наличие хорошо развитых краевых выростов различного строения на спинном и брюшном крае;

5) слабое возвышение диагональных складок над поверхностью пластинки;

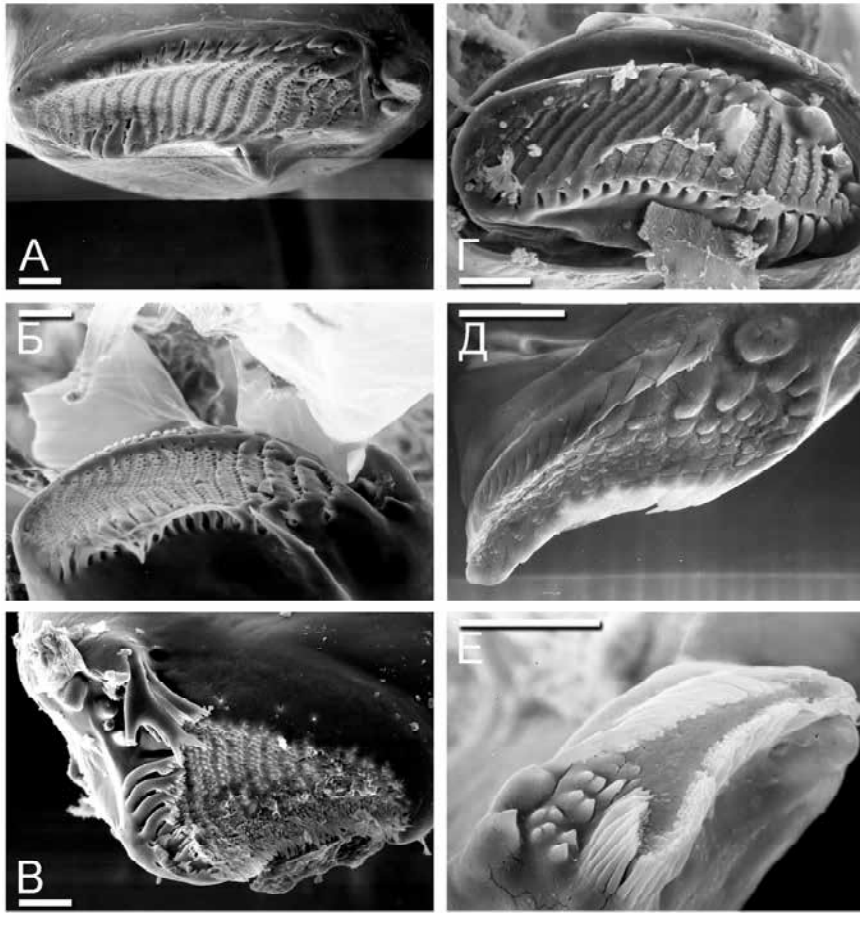


Рисунок 323. Жевательная поверхность мандибул Ctenopoda:
А-Б — *Sida crystallina,* правая мандибула; В — левая; Г — *Pseudosida* sp., правая мандибула; Д — *Holopedium gibberum*, правая мандибула; Е — левая. Масштаб: 0.01 мм.

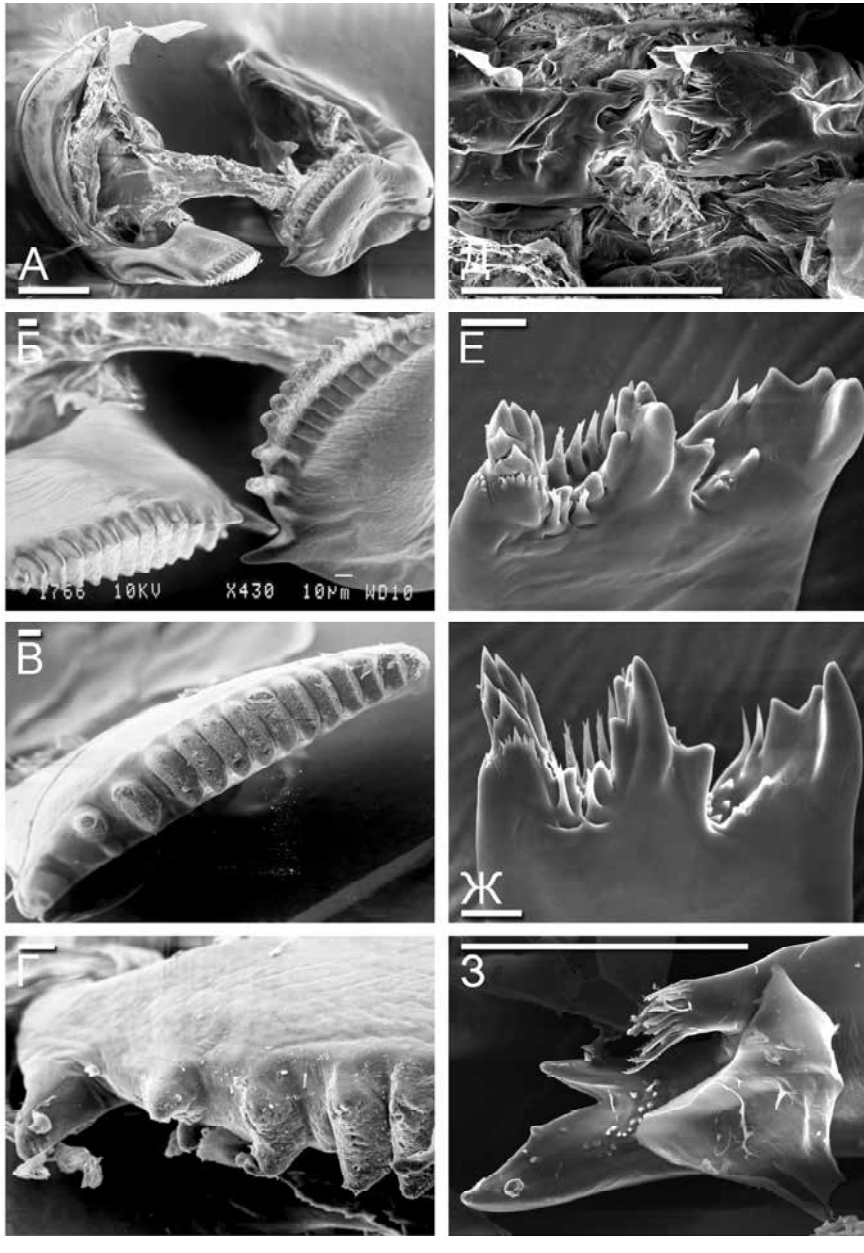


Рисунок 324. Жевательная поверхность мандибул Branchiopoda:
А-Б — *Lynceus brachyurus* (Laevicaudata), две мандибулы; В-Г — левая; Д-Ж — *Polyphemus pediculus* (Cladocera: Onychopoda), две мандибулы и отдельно левая; З — *Bythotrephes longimanus* (Cladocera: Onychopoda), левая мандибула. Масштаб: А, Д, З — 0.1 мм; Б-Г, Е-Ж — 0.01 мм.

6) наличие различного числа зубцов в задней части пластинки и их различная специализация;

7) наличие разнообразных пор, преимущественно по краю пластинки.

Второй тип строения мандибул характерен для двух других отрядов Cladocera, Onychopoda и Haplopoda), их жевательные пластинки сильно специализированы в связи с исключительно хищным питанием этих животных, несут мощные зубцы, нередко объединенные в венцы (Признак 21 в Табл. 13-14). При этом передне-брюшная зона сильно сокращена в размере, а задне-спинная — мощно развита, занимая у *Polyphemus* около половины (Рис. 324-А-Ж), а у прочих Onychopoda (Рис. 324-З, см. также: Meuruce, 1981b; Meurice, Dauby, 1983; Meurice, Monoyer, 1984; Martin, Cash-Clark, 1995) — значительно больше половины жевательной поверхности мандибулы. При этом задне-спинная зона формирует мощный вырост, аналог "incisor process" многих других Mandibulata (Manton, 1977; Richter et al., 2002).

Третий тип строения характерен для Laevicaudata (Рис. 324-А-Г) и Notostraca. У них на мандибулах имеются немногочисленные, мощные, поперечные складки, вдавленные в середине, число которых несколько колеблется у взрослых особей одного вида, но незначительно, так их только 9 у *L. tatei*, 11-14 у *Lynceus brachyurus*, *L. dauricus* и *L. biformis* и около 25 у *L. simiaefacies* (Kotov, 2000e; Richter, 2004; Fryer, Boxshall, 2009). Фрайер и Боксшелл (Fryer, Boxshall, 2009) связали эту разницу с особенностями питания, а именно, использованием в качестве пищи более или менее мелких частиц. Линдер (Linder, 1945) признал Notostraca и Laevicaudata близкородственными в пределах Branchiopoda, в том числе, на основании сходного строения мандибул. Недавно Рихтер (Richter, 2004) истолковал сходность мандибул Laevicaudata и Notostraca как возможную синапоморфию, но это весьма спорное утверждение, особенно, принимая во внимание некоторую схожесть этого типа мандибул с таковым *Rechbachiella*, филогенетически далекой от первых двух групп. Хотя Ульсен, изучая морфологию личиночных стадий *Lynceus*, не описал у них мандибулярную жевательную поверхность, фотография таковой у первой ювенильной стадии была приведена (Olesen, 2005, Fig. 8-E). У личинки *Lynceus* жевательная поверхность гораздо более сходна с таковой первого типа. Каждая мощная складка на мандибуле Laevicaudata выводится из складки на молярной поверхности первого типа.

Кэннон и Лик (Cannon, Leak, 1933) объяснили сходство строения мандибул Laevicaudata и Notostraca сходностью питания представителей этих групп. Однако предшествующие идеи о фильтрационном питании этих групп были неправомерны (Fryer, Boxshall, 2009). Сходность морфологии жевательных пластинок представителей этих групп, по-видимому, является результатом параллельной эволюции мандибул в разных ветвях Branchiopoda.

Мандибулы Anomopoda принадлежат к первому, наиболее распространенному среди Branchiopoda типу. При этом у Anomopoda с неолигомеризованной молярной поверхностью она сходна с таковой у крупных Branchiopoda, тип строения которых может рассматриваться в качестве исходного для них. У *Daphnia* мандибулы мало отличаются от таковых у Anostraca и Laevicaudata, главные отличия заключаются в несколько меньшем числе диагональных складок и наличии более длинных и разветвленных выростов на брюшной стороне левой мандибулы. Адаптация *Daphnia* к питанию

фито- и бактериопланктоном не сопровождалась олигомеризацией элементов молярных поверхностей.

Более мелкие Bosminidae имеют олигомеризованные молярные поверхности в противовес более крупным Daphniidae с неолигомеризованными мандибулами, хотя образ жизни и состав пищи у них сходны. Резкое уменьшение размера тела Bosminidae не могло сопровождаться пропорциональным уменьшением размера его ротовых частей, в частности, поскольку несильно изменился размер потребляемой пищи. Поэтому размер складок и зубцов относительно длины тела на мандибулах возрос.

Лишь для некоторых Daphniidae характерно сохранение исходного типа строения молярной поверхности, а у большей части родов Anomopoda найдены разные варианты ее специализации. В целом строение мандибул скорее является отражением способа питания животного, чем его филогенетического родства. Сходные видоизменения жевательной поверхности независимо произошли в разных семействах, поэтому затруднительно использование признаков ее строения при реконструкции филогении отряда.

Максиллы I. Маскилла, как и мандибула, представлена у всех Branchiopoda только протоподитом (Цветная вкладка 3-В). У крупных Branchiopoda максиллы I относительно крупны и снабжены многочисленными щетинками. У *Leptodora* они приросли к лабруму (Korovchinsky, Boikova, 2008). Для Cladocera характерно уменьшение размера и сокращение числа щетинок на них, видимо, проходившее независимо в разных отрядах. У Ctenopoda их число варьирует от четырех у *Penilia* до 15-17 у *Sida* (Коровчинский, 2004; Smirnov, Kotov, 2010). В пределах Anomopoda наблюдается тенденция к дальнейшему упрощению этих придатков, в первую очередь, сокращения числа щетинок на них до трех-четырех, а в наибольшей олигомеризованности — до двух.

Максиллы II. У большей части Anomopoda, в отличие от крупных Branchiopoda и Ctenopoda, максиллы II отсутствуют, а если имеются, то только в крайне редуцированном виде (*Gondwanothrix*, *Acantholeberis*, *Macrothrix elegans*, *M. paulensis*, см. Fryer, 1974; Kotov et al., 2004; Kotov, Hollwedel, 2004; Van Damme et al., 2007a). Опираясь на вышесказанное, можно заключить, что максиллы II про-Anomopoda были уже рудиментарны и лишены щетинок.

Наблюдения за развитием эмбрионов Cladocera показывает, что если у Anomopoda и Ctenopoda, как и у „Conchostraca“, проток максиллярной железы открывается дистально на максилле, то у Onychopoda—Haplopoda — латерально (Olesen, 1998, 1999; Olesen et al., 2003), что является важной синапоморфией Gymnomera (Olesen, 2009) (Признак 22 в Табл. 13-14).

Число торакальных конечностей. Число торакоподов Cladocera сокращено до четырех (Onychopoda) или шести (Ctenopoda и Haplopoda) (Признак 23 в Табл. 13-14). Несомненно, шесть пар — исходное число как для всех Cladocera, так и для Anomopoda. Среди Anomopoda есть виды как с шестью, так и пятью парами торакальных конечностей. Однако, шестая торакальная конечность Anomopoda обычно мала, часто рудиментарна. Ее редукция происходила явно независимо внутри отдельных групп Anomopoda, например, в пределах подсемейства Aloninae (Chydoridae), и даже в пределах наиболее обширного рода Chydoridae, *Alona*, имеются виды как с пятью, так и с шестью парами торакоподов.

Гомологизация торакальных конечностей Anomopoda. Еще Сарс (Sars, 1861) и Лунд (Lund, 1870) продемонстрировали разнообразие строения торакальных конечностей Anomopoda и ценность их признаков для систематики отряда, хотя они исследовали немного видов и допустили немало неточностей в рисунках и описаниях. К тому же времени относятся и первые, часто весьма наивные (Packard, 1882) попытки установления гомологий частей торакоподов Cladocera, "Conchostraca" и прочих Crustacea.

В фундаментальных работах по сравнительному анализу торакальных конечностей ветвистоусых ракообразных (Lilljeborg, 1901; Behning, 1912) приводились подробные рисунки и их описания у многих видов. Однако позднее в систематических сводках стали рассматриваться лишь общие схемы устройства этих конечностей (Šrámek-Hušek et al., 1962; Мануйлова, 1964; Flössner, 1972), без придания им должного систематического значения. Лишь в последнее время подробный анализ конечностей стал необходимым элементом систематических описаний (Смирнов, 1971a; Frey, 1975, 1982b, e-f; Alonso, 1996).

Традиционной для исследователей Anomopoda является попытка гомологизации частей и придатков путем выведения их из некого предкового прототипа (Lund, 1870; Lilleborg, 1901; Behning, 1912; Cannon, 1933; Cannon, Leak, 1933; Смирнов, 1971a). На примере представителей крупных семейств Chydoridae (Smirnov, 1966, 1969; Смирнов, 1971a; Fryer, 1968, 1995) и Macrothricidae (Fryer, 1974, 1995) показано, что в их пределах эволюция торакоподов чаще всего шла по пути олигомеризации изначально однообразных элементов вооружения.

Поскольку у предков Cladocera торакальные конечности были сериально сходны (Признак 11 в Табл. 11-12), гомологизация торакальных конечностей Cladocera и Anomopoda включает в себя две составные части: нахождение соответствий между разными парами одной особи (такая гомологизация была названа "горизонтальной", см. Smirnov, Kotov, 2010), и между аналогичными парами разных животных (такую гомологизация была названа "вертикальной", см. Smirnov, Kotov, 2010). Отметим, что термин "сериальное сходство" применительно к торакальным конечностям не предполагает их абсолютной идентичности. На самом деле, более передние и более задние торакоподы крупных Branchiopoda несколько различаются (Ferrari, Grygier, 2012), как и первая и шестая пара Ctenopoda отличается от второй-пятой (Коровчинский, 2004). "Строго гомономного тела с абсолютно идентичными сериально гомологичными конечностями ... никогда не существовало" (Minelli, 2003).

Большинство авторов первой половины XX столетия выводило торакальные конечности Anomopoda (в первую очередь Daphniidae) из таковых Ctenopoda, ранее рассматривавшихся как предков Anomopoda (Behning, 1912; Storch, 1924-1925; Cannon, 1933; Eriksson, 1934). Впоследствии в качестве "живого прототипа" торакоподов Anomopoda рассматривались таковые Macrothricidae (Fryer, 1974, 1995; Глаголев, 1986). Согласно мнению Сергеева (1970a; Sergeev, 1970) и Фрайера (1991, 1995), механизм питания и вооружение отдельных конечностей Daphniidae выводится из такового Macrothricidae. В дальнейшем я покажу, что это несколько поверхностная реконструкция эволюционных событий. Более точно говоря, некоторые Macrothricidae во многом сохранили предковый тип питания, а Daphniidae от него решительным образом отказались.

Ранее (Behning, 1912; Смирнов, 1971а) гомологизация частей торакопода I Anomopoda и других Branchiopoda вызывала трудности, поскольку попытки гомологизовать части и вооружение второй, третьей, и других пар разных Anomopoda, даже принадлежащих к разным семействам (вертикальная гомологизация) оказывались более успешными, чем попытки найти соответствие в строении первой и прочих торакальных конечностей одного животного (горизонтальная гомологизация) (Fryer, 1963; Смирнов, 1971а). Исследования морфологии многих Anomopoda разных семейств, а также морфогенеза эмбрионов в значительной степени разрешили эти трудности.

Комментарии к общей схеме строения торакальных конечностей Branchiopoda и по поводу терминологии. Прежде чем обсуждать грудные конечности Anomopoda, необходимо сделать некоторые терминологические замечания, поскольку авторы применяют названия их частей, часто не соответствующие не только таковым для прочих Crustacea, но даже для конечностей крупных Branchiopoda (см. обсуждение проблем гомологизации частей торакальных конечностей разных ракообразных у Бокшелла (Boxshall, 2004)).

У Branchiopoda в их листовидной торакальной конечности (филлоподии) принято выделять основание (протоподит), подразделяемое на коксоподит и базиподит, и две ветви: наружную — экзоподит и внутреннюю — эндоподит (Manton, 1977). В названиях частей торакоподов Branchiopoda подразумевается гомология с ветвями двуветвистой конечности Malacostraca. Ее, видимо, следует считать доказанной путем исследования экспресии гомеобоксных генов при закладке конечностей ракообразных различных групп, в т.ч, филлоподий Branchiopoda (Parst, Scholtz, 2009). Валоссек (Walossek, 1993) счел, что основание конечности Branchiopoda представлено только базиподитом, но с такой трактовкой вряд ли можно согласиться. Дело в том, что он, как и впоследствии его соратник Ульсен (Olesen, 2007), при обсуждении этого вопроса ссылались на строение *Rechbachiella* как примитивной Branchiopoda, что, по моему мнению, ошибочно.

На протоподите имеются малые выросты: эндиты на внутреннем крае и экзиты на внешнем крае.

Вооружение наружного края торакоподов Anomopoda и всех Branchiopoda достаточно просто (Цветная вкладка 3-Г). Гомология наиболее дистальной внешней лопасти на торакоподах III-V у всех Anomopoda не вызывает сомнений: это экзоподит — внешняя ветвь двуветвистой конечности (Цветная вкладка 3-Г: ext). Однако в некоторых статьях дистальная внешняя лопасть иногда именуется экзитом (Глаголев, 1983а, 1986), что мне представляется неправильным, поскольку экзит — это не ветвь торакальной конечности, а простой выступ.

На экзоподите Anomopoda (если он не сильно упрощен) и Ctenopoda имеется обычно дистальная и латеральная группы щетинок. По моему мнению, это разделение было уже у предков Cladocera и "досталось им в наследство" от "Conchostraca", экзоподит которых часто несет мощные дистальный и проксимальный выросты с щетинками (Ferrari, Grygier, 2012). У Cyclestherida дистальная и проксимальная части экзоподита также оттянуты, но в меньшей степени (Olesen et al., 1996). Однако экзоподит Cyclestherida может быть рассмотрен как прототип такового Ctenopoda и Anomopoda.

Проксимально от экзоподита на внешней стороне торакальной конечности филлоподного типа Branchiopoda имеется 1-3 экзита. У Cladocera (и всех Phyllopoda) на базиподите (то есть, на более дистальном отделе протоподита) имеется единственный пузыревидный эпиподит (Цветная вкладка 3-Г: epp) (Смирнов, 1971a; Manton, 1977; Shubin et al., 1997), в то время как у Anostraca — два эпиподита (Olesen, 1999). Принадлежность эпиподитов к базиподиту подтверждает анализ морфологии конечностей современных и вымерших ракообразных (Maas et al., 2009). Эпиподиты на торакоподах Cladocera ранее рассматривались как жабры. Однако впоследствии было показано, что эти выросты являются на самом деле у Cladocera органами осморегуляции (Kikushi, 1983, 1992; Аладин, 1996; Pirow et al., 1999a-b). В целом, выявлена закономерность, согласно которой эпиподиты несут функцию жабр у более крупноразмерных ракообразных, в то время как у мелкоразмерных они не принимают участия в дыхании (Maas et al., 2009).

При основании торакоподов III-V у Anomopoda часто имеется и плоский преэпиподит (Цветная вкладка 3-Г: pep) — наиболее проксимальный внешний вырост на коксоподите. У некоторых видов *Macrothrix* он глубоко рассечен, так что можно говорить о серии преэпиподитов (Dumont et al., 2002), хотя исходным для Anomopoda явно является состояние с единственным преэпиподитом.

Вооружение внутреннего края торакальной конечности у Anomopoda более сложно, а терминология сильнее запутана, особенно это касается романо-германоязычной литературы. "Endopodite" (Behning, 1912), "the endites" (Cannon, 1933), "endopodit" (Šrámek-Hušek et al., 1962), "endopod" (Fryer, 1974), "endite", "distal and proximal endites" (Smirnov, 1974), "external endite" и "internal endite" (Dumont, Silva-Briano, 1998; Silva-Briano, 1998; Dumont et al., 2002) охватывали в понимании разных авторов разные части конечности. Имелись проблемы и с гомологией частей торакоподов Anomopoda и других Branchiopoda (см. главу 7).

Чаще всего, вся совокупность выростов внутренней части торакальной конечности (за исключением гнатобазы) называлась "эндоподитом" (Der Endopodite по: Behning, 1912, Innenast по: Lityński, 1916; Indergrenen по: Lund, 1870), этот же подход использован в последнем руководстве по ветвистоусым ракообразным (Dumont, Negrea, 2002). Отметим, что применение этого термина совершенно не соответствует таковому для других ракообразных, у которых эндоподитом (или телоподитом) называется внутренняя ветвь двуветвистой конечности (Boxshall, 2004; Pabst, Scholtz, 2009).

Видимо, этот подход восходит еще к диссертации Сарса 1861 года. Эта работа на старо-норвежском была впервые опубликована более чем век спустя после ее защиты в английском переводе (Sars, 1993 (1861)). Хотя Лунд и Бенинг вряд ли были с ней знакомы, они могли почерпнуть идеи Сарса из его последующих публикаций. Надо принимать во внимание, что гомологизация частей торакальной конечности по Сарсу не исходила из двуветвистости придатка, эти представления появились позднее. Сарс выделил в конечности "ствол" ("stem" по терминологии его переводчиков на английский, см.: Sars, 1993), включивший в себя не только внутренний край, но и весь торакопод за исключением экзоподита, эпиподита, преэпиподита и гнатобазы (в их современном понимании). То есть в "ствол" вошли вся кокса и весь базис (без выростов на них) и эндоподит в современном понимании двуветвистой конечности. Я не в состоянии отследить эволюцию

представлений об "эндоподите" в масштабах всех ракообразных, но, по моим данным, Лунд (Lund, 1870) был первым, кто назвал "эндоподитом" ("Indergrenen") на торакальной конечности Cladocera всю ее внутреннюю часть за исключением гнатобазы. Смирнов (1971а) назвал "эндоподит" по Бенингу (Behning, 1912) "дистальным эндитом", противопоставив его более проксимально расположенной гнатобазе.

Значительный вклад в гомологизацию конечностей Branchiopoda сделан Кэнноном (Cannon, 1933). Этот автор назвал всю внутреннюю часть торакальной конечности "the endites", то есть, совокупность эндитов, не выделяя эндоподит как особую лопасть среди прочих выростов на внутреннем крае. Наиболее проксимальный вырост внутренней части называется большинством исследователей гнатобазой. Он хорошо гомологизируется у всех Branchiopoda. Однако по мнению Кэннона (Cannon, 1933), гнатобаза — продукт специализации наиболее проксимального эндита, ее прямое отношение к жевательному придатку трилобитов неясно. Этот подход был принят Ваглером (Wagler, 1927) в его классическом руководстве по Branchiopoda.

Как мне представляется, подход Кэннона к названию частей торакальных конечностей Branchiopoda наиболее удобен. Таким образом, экзоподит прямо гомологизируется с внешней ветвью конечности, более проксимальные выросты на ее внешнем крае (экзиты) называются эпиподит (на базиподите) и преэпиподит (на коксоподите). А вот все выросты на внутреннем крае торакальной конечности называются мной эндитами (Цветная вкладка 3-Г: e1-e5). Наиболее проксимальный из них — гнатобаза (коксальный эндит, e1) рассматривается мной особо, поскольку у Anomopoda она имеет строение, отличное от прочих эндитов.

Подход Кэннона не предполагает выделения на торакоподе эндоподита. Какая часть внутреннего края филлоподии Branchiopoda может быть рассмотрена в качестве гомолога внутренней ветви двуветвистой конечности высших ракообразных — этот вопрос требует специального обсуждения. У многих Arthropoda проведение границы между эндоподитом и базиподитом весьма затруднено (Boxshall, 2004), разные авторы по-разному гомологизировали части филлоподии Branchiopoda с двуветвистой конечностью прочих ракообразных (см. обсуждение у Валоссека (Walossek, 1993)). В последнее время большинство исследователей крупных Branchiopoda все более склонялись к схеме, которая предполагает, что только один дистальный выступ на внутренней части торакопода гомологичен эндоподиту (Walossek, 1993; Martin, Christiansen, 1995; Olesen, 2007). Данное мнение противоречит наблюдениям закладки отдельных зачатков на формирующейся конечности Branchiopoda, в чем я полностью согласен с Пабстом и Шольцем (Pabst, Scholtz, 2009). На фотографиях Ульсена (Olesen, 1999, 2005, 2007; Olesen, Gryger, 2003, 2004) также не выявляется специфичность наиболее дистальной лопасти на внутренней части торакопода, напротив, она ничем не отличается от последующих лопастей — малых эндитов. К аналогичному заключению автор данной книги пришел еще в 1995 году на основании изучения развития торакоподов эмбрионов *Eurycercus* (Котов, 1995а). Забвение последней работы, неплохой с моей собственной точки зрения, еще раз подтверждает необходимость для отечественных авторов публиковать свои данные в хороших западных журналах на английском языке.

Анализ морфологии и закладки конечностей приводит к выводу о том, что более правильным является подход, который предполагает, что эндопо-

дит — это бóльшая по размеру часть торакопода, несущая несколько (исходно три) эндитов (Котов, 1995а). На базиподите предков Cladocera, возможно, также было несколько эндитов, но у всех Anomopoda они слиты в единый базальный эндит. Отметим, что Бокшелл (Boxshall, 2004) именует "эндитами" только выросты на протоподите, в то время как таковые на эндоподите — "эндитоподобными структурами". Я не нахожу оснований для подобного усложнения терминологии применительно к Branchiopoda (хотя, возможно, он полезен для анализа членистых торакоподов высших ракообразных).

Мои данные подтверждают правоту Гансена (Hansen, 1925), анализировавшего соответствие частей филлоподий и конечностей высших ракообразных. Хотя почему-то вклад Гансена не обсуждается в литературе по Cladocera, именно он в своей классической работе 1925 года осуществил также и гомологизацию частей торакальных конечностей Cladocera (Hansen, 1925, Pl. 1-2), наиболее удачную в истории их изучения и несправедливо забытую. Сходную трактовку эндоподита дают Феррари и Грайгер (Ferrari, Gryger, 2003, Fig. 9A). Прав и Кэннон (Cannon, 1933), назвавший все малые выросты на внутреннем крае торакальной конечности Branchiopoda эндитами без выделения специальной дистальной доли — эндоподита. Схемы Гансена и Кэннона не противоречат одна другой, а, скорее, являются взаимодополняющими.

В отличие от Spinicaudata и Cyclestherida, имеющих шесть эндитов на внутренней стороне торакальной конечности (см. фотографии Ульсена (Olesen, 2009, Fig. 2), который однако рассматривал дистальный вырост как эндоподит, и поэтому насчитал пять эндитов и эндоподит), у самок Cladocera на торакальной конечности имеется максимум пять эндитов: три на эндоподите, большой базальный эндит и коксальный эндит — гнатобаза. Такое состояние было характерно и для предков Cladocera (Признак 24 в Табл. 13-14), при этом у Onychopoda—Haplopoda членики их конечностей соответствуют эндитам Ctenopoda—Anomopoda. Наличие только пяти эндитов на внутреннем крае торакопода — важнейшая синапоморфия Cladocera, противопоставляющая их всем остальным Branchiopoda, в том числе, и Cyclestherida. В целом для Cyclestherida, Ctenopoda, Haplopoda и Onychopoda характерна удлиненная внутренняя дистальная часть торакопода, в то время как у Anomopoda дистальная часть относительно толстая и короткая (Признак 25 в Табл. 13-14).

Отметим, что прекоксы, имеющейся на конечности Branchiopoda по Феррари и Грайгеру (Ferrari, Grygier, 2003), мое исследование развития зачатков торакоподов не выявило, в чем я солидарен с Пабстом и Шольцем (Pabst, Scholtz, 2009).

Торакальные конечности разных пар крупных Branchiopoda в целом сериально сходны, хотя и не совсем: некоторые отличия между более передними и более задними конечностями имеются (Ferrari, Grygier, 2012). Например, у *Lynceus* на более передних торакальных конечностях удлинена гнатобаза (по мнению Феррари и Грайгера она относится к прекоксе!), базальный эндит широкий (согласно тем же авторам, это вырост на коксе!), три дистальных эндита сильно удлинены, в то время как более задние торакоподы имеют более однообразные выросты и лишены экзита (эпиподита). Отметим, что именно более передние торакоподы "Conchostraca" более сходны с таковыми Ctenopoda (в первую очередь, в части удлинен-

ной гнатобазы, широкого базального эндита и присутствия хорошо развитых эпиподитов).

У Ctenopoda торакоподы лишь слегка уклоняются от изначального сериального сходства их организации, постепенно уменьшаясь в размере спереди назад: только шестая пара заметно отличается от передних, торакопод I пары весьма сходен с последующими, но в некоторых чертах специализирован (Коровчинский, 2004).

У Haplopoda и Onychopoda торакальные конечности значительно видоизменены по сравнению с предковым состоянием, они членистые (Признак 26 в Табл. 13-13), снабжены шипами и не несут фильтрующих щетинок (Claus, 1877) (Признак 27 в Табл. 13-14), это важнейшие синапоморфии Gymnomera. При этом их размер очень сильно уменьшается спереди назад (Признак 28 в Табл. 13-14), с уменьшением размера постепенно упрощается и их вооружение. Такая организация специфична для Gymnomera и является их важной синапоморфией, как и полное отсутствие эпиподитов на торакоподах (Признак 29 в Табл. 13-14) (важность последней синапоморфии неоднократно обсуждалась ранее, см. Richter et al., 2007; Olesen, 2009) и сильная редукция или полное отсутствие экзоподитов (Признак 30 в Табл. 13-14). Наконец, у Haplopoda гнатобаза торакопода I приросла к телу, в то время как вся более дистальная часть торакопода (базиподит и эндоподит в моем понимании) разбита на членики (Boikova, 2008; Korovchinsky, Boikova, 2008).

Первичная ось торакальной конечности. Шрам и Кёнеман (Schram, Koeneman, 2001) указали на особый способ формирования торакальных конечностей Branchiopoda, названный ими "*Artemia* model limb development". Ряд авторов (Panganiban et al., 1995; Williams, 1998; Olesen, 2003) отмечали принципиальные различия в закладке торакальных конечностей у современных Branchiopoda и большинства прочих ракообразных. Действительно, при формировании зачатка торакопода ("limb bud") у большей части Crustacea его первичная ось располагается в передне-заднем направлении, так что раздвоенный конец конечности (из этих долей впоследствии формируются экзоподит и эндоподит) направлен назад (Цветная вкладка 4-А-Б). У всех современных Branchiopoda первичная ось торакопода располагается поперек оси тела, при этом экзоподит занимает наиболее латеральное положение. Наблюдения за развитием Anomopoda и Ctenopoda полностью подтверждают это заключение (Цветная вкладка 4-В-Д), как и анализ многочисленных работ по науплиальному развитию крупных Branchiopoda.

У обеих вымерших форм, часто рассматриваемых как наиболее близкие к современным Branchiopoda, *Rechbachiella* и *Lepidocaris*, торакальные конечности закладывались (Scourfield, 1926, 1940; Walossek, 1993; Trewin, 2004) не по типу современных Branchiopoda, их ось формировалась в передне-заднем направлении (Walossek, 1993; Цветная вкладка 4-Е). Я полностью согласен с мнением, что особый способ закладки торакальных конечностей является синапоморфией всех современных Branchiopoda (Schram, Koenemann, 2001), объединяющий их в монофилетическую группу, противопоставляемую ископаемым *Rechbachiella* и *Lepidocaris*, вопреки мнению Валоссека (Walossek, 1993, 1995). Как уже неоднократно говорилось, я также не считаю *Rechbachiella* родственником Branchiopoda. При обсуждении морфологии Cladocera апелляции к этим ракообразным должны прово-

диться с большой осторожностью. Аналогии исходного состояния признаков Cladocera лучше искать у представителей современных крупных Branchiopoda.

Стороны торакальной конечности. Торакальные конечности живого рачка иногда весьма сложно ориентированы в пространстве, одна часть торакопода расположена под углом к другим частям, и т д. Обычно при исследовании торакальной конечности под микроскопом она специально слегка сдавливается и расправляется исследователем для адекватного изучения.

В литературе по Anomopoda и другим ветвистоусым ракообразным принято изображать расправленные торакальные конечности рачков. Обычно авторы следовали единой схеме, изображая конечности изнутри (см. Graf, 1930; Sars, 1993; Alonso, 1996). Это вполне оправданно в случае попытки описать работу конечностей и проследить видоизменение вооружения отдельных частей одного торакопода в пределах семейства, как это сделано в серии фундаментальных работ Фрайера (Fryer, 1963, 1968, 1974).

Однако в случае попыток гомологизации структур разных пар, при таком подходе могут возникнуть трудности. Отслеживание развития торакальных конечностей в эмбриогенезе рачков привело меня к выводу, что внутренние поверхности более передних (например, второй) и более задних (например, четвертой) пар не гомологичны. Задняя поверхность торакальной конечности у раннего эмбриона Anomopoda прижата к телу и гомологична на всех торакоподах взрослого животного любого семейства, передняя сторона также гомологична у всех эмбрионов (она закрашена зеленым на Цветной вкладке 5-А). При этом в ходе развития зародыша Anomopoda все их конечности разворачиваются в вентральном направлении, но под разными углами. Дистальная часть более передних торакальных конечностей отгибается вперед, а более задних — назад. Таким образом, задняя поверхность торакальной конечности (закрашена фиолетовым на Цветной вкладке 5-Б) эмбриона становится на более передних парах внешней, а на более задних парах — внутренней.

Взглянув, например, на рисунки расправленных конечностей *Bosmina* Графа (Graf, 1930) или *Eurycercus* Фрайера (Fryer, 1963), нарисованных при "взгляде изнутри", можно отметить различное положение фильтрующей пластинки на гнатобазе: на торакоподе IV она помещается на "ближней" к читателю поверхности конечности, а на торакоподах II-III — "на обратной" (Цветная вкладка 5-В). Отметим, что Смирнов (1971а), успешно проводя гомологизацию конечностей Chydoridae, исходя из соображений о наличии на них двух рядов щетинок, часто не указывал на своих рисунках, "внешняя" это или "внутренняя" поверхность торакальной конечности.

Я рекомендую отказаться при изображении и описании торакальных конечностей Anomopoda от "взгляда изнутри" и "взгляда снаружи", а все рисунки выполнять, например, при "взгляде сзади".

Строение торакальных конечностей предков Anomopoda. Принимая во внимание сериальную гомологию торакальных конечностей у всех Branchiopoda помимо Anomopoda, можно предположить, что торакоподы предков Anomopoda также были относительно сходны, хотя у них уже произошла некоторая (незначительная) продольная дифференциация, в основном касающаяся первой и последней пары. При этом строение всех пар выводятся из единого прототипа (Рис. 325-А). Как мне представляется, для торакальных конечностей предков Anomopoda были характерны:

1. Большой, плоский, вытянутый экзоподит типа имеющихся у современных Ctenopoda, более длинный, чем внутренняя дистальная часть торакопода;

2. Хорошо выраженный дистальный край экзоподита с особой группой щетинок, длинный латеральный край, также с группой щетинок;

3. Эпиподит и один преэпиподит небольшого размера, без выростов;

4. Внутренняя часть торакопода с узкой дистальной частью и пятью эндитами у самки (у самца — шесть эндитов, один из них — хватательный крюк);

5. Торакопод I отличающийся от прочих, в том числе, уже снабженный выталкивающими крюками;

6. Гнатобаза торакальной конечности (эндит 1) относительно небольшая, расположенная на уровне пищевого желобка (Fryer, 1995), с хорошо выраженным передним рядом щетинок, формирующим ее дистальное вооружение, в состав которого входит чистящая щетинка, имеющаяся также у Cyclestherida и Ctenopoda, и относительно многочисленными фильтрующими щетинками заднего ряда;

7. Крупный эндит 2 с относительно многочисленными щетинками обоих рядов;

8. Небольшие, неслитые эндиты 3-5, каждый всего с одной передней жесткой щетинкой и небольшим числом задних щетинок.

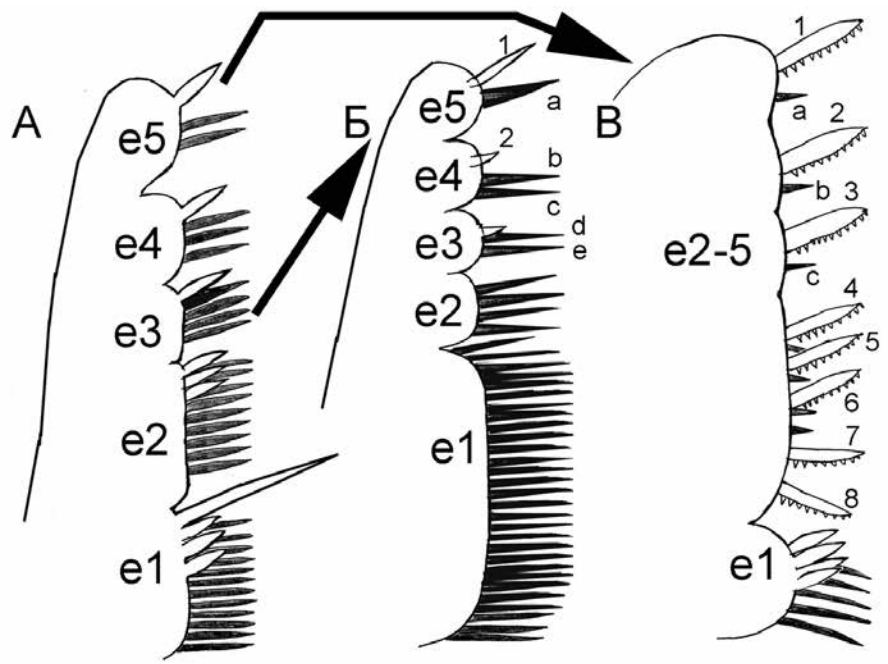


Рисунок 325. Схема эволюции внутреннего края торакопода Anomopoda:
А — гипотетический общий предок; Б — "дафнидная" линия; В — "хидоридная" линия.

Скорее всего, торакопод VI у про-Anomopoda был небольшой и упрощенного строения, также может быть, по аналогии с Ctenopoda, гнатобаза на торакоподе I была меньше, чем на других торакальных конечностях.

Ныне торакоподы V-VI пар у Anomopoda сильно упрощены и их гомологизация затруднена, но в строении I-IV пар можно уловить черты прототипа. Эволюция этих конечностей шла различными путями в двух основных ветвях Anomopoda, что привело к принципиальным различиям в их строении у взрослых животных.

Другие важные для филогении Anomopoda признаки перечислены в Табл. 11-12 (Признаки 12-31). В частности, вытянутый и относительно узкий торакопод I Daphniidae—Moinidae — плезиоморфное состояние, сходное с таковым у крупных Branchiopoda (в т.ч., "Conchostraca"). В то же время, широкий и массивный торакопод I у остальных семейств — это их синапоморфия.

Система нумерации щетинок. Для гомологизации отдельных щетинок Смирнов (1971a) предложил систему их нумерации. Моя система, являющаяся развитием системы Смирнова (1971a) предполагает обратный порядок нумерации щетинок на внутреннем крае торакальной конечности (см. главу 3). Таким образом, каждая щетинка на экзоподите, а также каждая щетинка переднего ряда (= "жесткая" по терминологии Смирнова) на внутреннем крае торакальной конечности обозначается цифрой, начиная с наиболее дистальной. Каждая щетинка заднего ряда ("мягкая" по терминологии Смирнова) обозначается латинской буквой, также начиная с самой дистальной.

К сожалению, полностью разобраться в гомологии щетинок на внутренней дистальной лопасти торакопода I (эндите 5) к настоящему времени не удалось. Поэтому нумерация жестких и мягких щетинок на этой конечности начинается мной с эндита 4, при этом щетинки, помеченные как 1, 2, 3 гомологичны на торакоподах разных видов, родов и семейств.

Также начиная с наиболее дистальной, но независимо от других частей конечности, нумеруются щетинки дистального вооружения гнатобазы (передний ряд) и фильтрующей пластинки (задний ряд) гнатобазы.

Эта система применима при гомологизации щетинок на соответствующих торакальных конечностях разных Anomopoda, поскольку как раз дистальные щетинки редуцируются крайне редко (Смирнов, 1971a). Как было показано в главе 4, каждый из малых дистальных эндитов на торакоподах представителей всех семейств несет всего по одной жесткой щетинке переднего ряда (у Daphniidae и Moinidae на некоторых эндитах она редуцирована). Таким образом, маркировка дистальных щетинок заднего ряда фактически выявляет дистальные эндиты, даже если они слиты у взрослого животного.

Если Смирнов (1971a) применил нумерацию щетинок только для Chydoridae, теперь предложенная нумерация успешно опробована мной на представителях различных семейств Anomopoda при подробных переописаниях их видов и является "скелетом" для описания конечностей. Только в случае крайнего упрощения вооружения внутреннего края торакальной конечности (как в случае с торакоподом I Bosminidae и Ilyocryptidae, и с 5-6 парами некоторых других семейств) выяснить гомологию щетинок практически невозможно.

Эволюция двух рядов щетинок на внутреннем крае торакальной конечности. На внутреннем крае торакальной конечности Anomopoda имеется два ряда щетинок (Behning, 1912; Alonso, 1996), передний и задний. В процессе олигомеризации вооружения торакоподов в разных семействах Anomopoda шло сокращение числа и специализация элементов обоих рядов (Fryer, 1968; Смирнов, 1971а).

По типу эволюции этих рядов все семейства Anomopoda могут быть разделены на две большие группы: Daphniidae—Moinidae ("дафнидная" ветвь) (Рис. 325-Б) и прочие ("хидоридная" ветвь) (Рис. 325-В) (Табл. 9-10). У первых щетинки переднего ряда на торакоподах II-IV в значительной мере редуцированы, при этом мощно развит задний ряд, особенно на непропорционально больших гнатобазах III-IV (Признаки 14-31 в Табл. 11-12). В то же время, у большей части семейств "хидоридной" ветви (за исключением Ilyocryptidae, и, в меньшей степени, Dumontiidae) щетинки переднего ряда на торакоподах II-IV хорошо развиты и специализированны, тогда как задний ряд на торакоподе II часто полностью или частично редуцируется. Если у "дафнидных" Anomopoda фильтрующие щетинки заднего ряда — основной инструмент для добывания пищи (путем первичной фильтрации, как у большинства Branchiopoda), то у "хидоридных" Anomopoda пища большей частью соскребывается в фильтрационную камеру щетинками переднего ряда (вторичная фильтрация) (Признак 32 в Табл. 11-12).

Интересно, что оба типа питания используются уже одними из самых примитивных Branchiopoda, Anostraca. Число рядов щетинок на их торакальных конечностях больше, чем у Anomopoda (см. Alonso, 1996). Однако у них имеются фильтрующие щетинки заднего ряда (явно соответствующие таковому Anomopoda), и маргинальные щетинки, не принимающие

Таблица 9.

Различия в строении торакальных конечностей у представителей двух эволюционных ветвей Anomopoda

Структура	"Дафнидная" ветвь	"Хидоридная" ветвь
Торакопод I широкий	-	+
Эндиты на торакоподах II-IV слиты	-	+
Экзоподит торакопода II уменьшен в размере	-	+
Гнатобаза торакопода II, задние щетинки дифференцированы по размеру и вооружению, а их число варьирует в пределах одного вида	+	-
Гнатобаза торакопода II, чистящая щетинка укорочена	-	+
Торакопод III, имеется отчетливая щель между задними щетинкам на эндитах 1 (гнатобазе) и 2	-	+
Гнатобазы III-IV увеличены, с многочисленными фильтрующими щетинками заднего ряда	+	-
Число щетинок в гнатобазах торакоподов III-IV зависит от внешних условий	+	-
Дистальное вооружение гнатобаз торакоподов III-IV значительно упрощено или отсутствует	+	-
Эндиты 2-5 на торакоподе IV сильно редуцированы	+	-
Экзоподит торакопода IV смещен в латеральное положение	-	+

Таблица 10.
Два направления в эволюции Anomopoda

Признак	"Дафнидное"	"Хидоридное"
Преимущественный образ жизни	оторванный от субстрата	ассоциированный с субстратом
Направление эволюции толщины покровов	уменьшение ("легкая самка")	увеличение ("тяжелая самка")
Укрепление покровов	неравномерное	равномерное
Преимущественный тип питания	фильтрация	соскребывание пищи с субстрата
Изначальный тип фильтрации	первичная	вторичная*
Преимущественный тип локомоции	плавание при помощи антенн II	различные типы движения по субстрату
Отталкивание постабдоменом от субстрата как способ локомоции	отсутствует	имеется
Ряд щетинок на торакоподах, ответственный за попадание пищи в фильтрационную камеру	задний	передний
Ряд щетинок, в первую очередь подверженный редукции на разных торакоподах	передний	задний
Эндиты 2-5 торакоподов II-III	изолированные	слитые
Направление эволюции гнатобаз торакоподов III-IV	полимеризация	олигомеризация
Эфиппиум приспособлен к:	легкому распространению ("легкий")	удержанию в месте обитания животного ("тяжелый")
Отличия эфиппиальной самки от партеногенетической	сильные	слабые

* То есть отфильтровывание частиц, попавших в фильтрационную камеру в результате их соскабливания (Fryer, 1974), в то время как Павлов (1992) дает принципиально иное толкование этого термина.

участия в фильтрации, а необходимые для манипуляций с крупными кусками пищи (Fryer, 1966; 1983; Mura, 1995). Такие же щетинки имеются у всех (!) представителей Laevicaudata (Fryer, Boxshall, 2009). Последние, видимо, прямые гомологи скребущих щетинок ("scrapers" по: Fryer, 1963) Chydoridae и Macrothricidae (Anomopoda).

При этом имеется целый ряд "строгих" признаков торакальных конечностей, Anomopoda необходимых и достаточных для отнесения того или иного животного к каждой из вышеупомянутых линий (Табл. 10). Эти признаки касаются тонких особенностей строения торакальных конечностей в двух линиях, и являются следствиями изменений торакальных конечностей в рамках "хидоридного" или "дафнидного" направления морфологической эволюции.

Предположение Смирнова (1971а) о том, что уменьшаются в размере, а впоследствии и исчезают в первую очередь щетинки в средней части обоих рядов мной подтверждено. Особенно хорошо это заметно на примере щетинок переднего ряда. Наиболее дистальные его щетинки (помеченные цифрами 1-3 на рисунке 325-Б-В, располагающиеся на эндитах 5-3) практически никогда не редуцируются, как и наиболее проксимальные элементы этого ряда, располагающиеся на гнатобазе (см. далее о ее вооружении). В

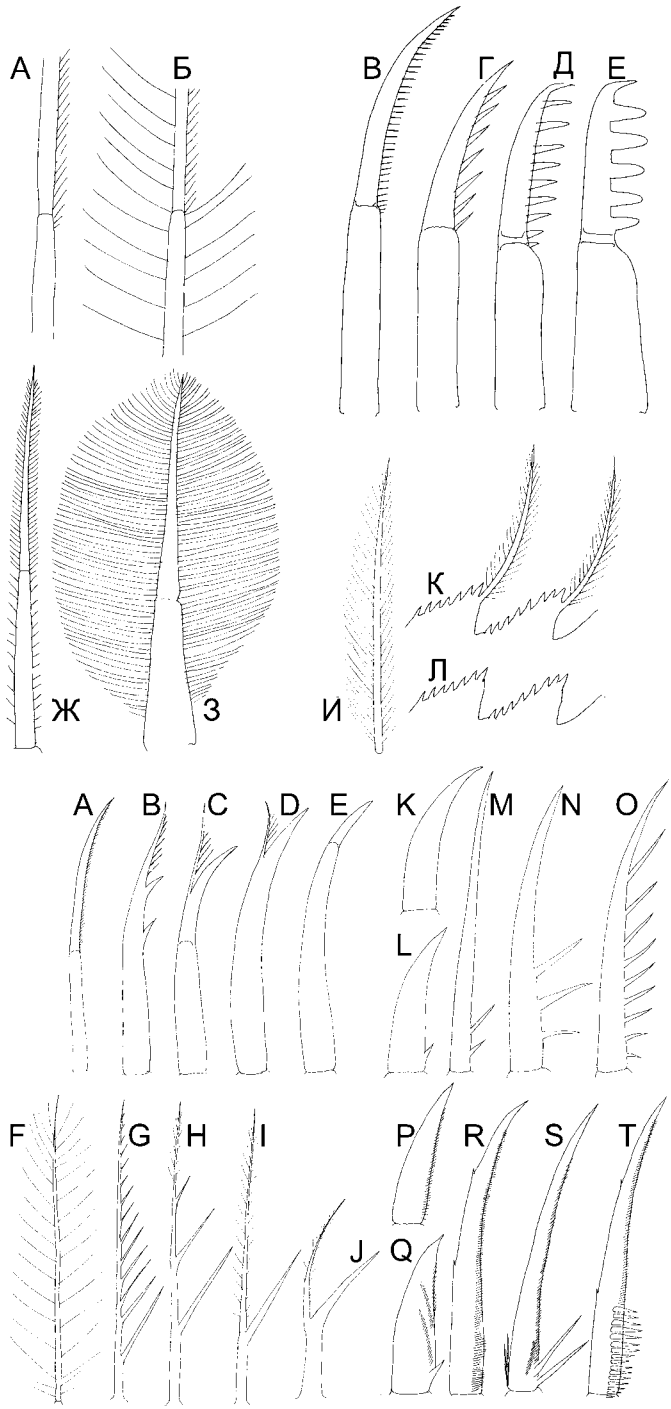
то же время, средние элементы ряда (4, 5, и так далее, расположенные на эндите 2) в разных семействах уменьшаются в числе. В случае щетинок заднего ряда, они также редуцируются преимущественно в его середине, что подтверждается существованием форм с остатками щетинок в дистальной и проксимальной части торакальной конечности, но без них в середине внутреннего края (например, на торакоподе II у Ophryoxidae и Bosminidae). Интересно, что на торакоподе II *Daphnia* из щетинок переднего ряда имеется только дистальное вооружение гнатобазы (эндита 1) и единственная жесткая щетинка на эндите 5, однако, а у эмбрионов задние щетинки найдены и на эндитах 2-4.

Торакальные конечности дают многочисленные примеры параллельной эволюции в "вертикальных", "горизонтальных" трансформационных рядах, и между первыми и вторыми рядами (Smirnov, Kotov, 2010) (Рис. 326). Я вижу в этом феномене, скорее, "ограниченность дизайна" (Wake, 1991) щетинок как морфологических структур, чем "конвергентность" вследствие адаптации к сходным факторам среды, поскольку во многих случаях последнее объяснение явно не соответствует действительности. В целом конвергентное объяснение сходства не может быть принято как презумпция (в понимании Расницына, 2002, 2005) и должно строго доказываться в каждом конкретном случае.

Детальное исследование торакальных конечностей выявило крайнюю консервативность дистального вооружения гнатобаз II-IV у представителей большинства семейств. У них, в том числе и у тех, у которых торакальные конечности сильно видоизменены, дистальное вооружение гнатобаз этих торакоподов состоит из четырех щетинок, крайне редко одна-две щетинки редуцируются. У Daphniidae—Moinidae те же 4 щетинки присутствуют на гнатобазе торакопода II, в то время как на III-IV парах дистальное вооружение сильно или полностью редуцировано.

Невозможность выведения торакальных конечностей Daphniidae из таковых Macrothricidae. Как упоминалось выше, рядом авторов механизм питания и вооружение отдельных конечностей Daphniidae выводилось из таковых Macrothricidae (Сергеев, 1970а; Sergeev, 1970; Fryer, 1974, 1995; Глаголев, 1986; Fryer, 1991b), что мне представляется неверным. Macrothricidae не

Рис. 326. Сверху. Некоторые примеры горизонтальных гомологических рядов у Anomopoda: *Ilyocryptus smirnovi* (А-Б), *Macrothrix boergeni* (В-Е); *Eurycercus lamellatus* (Ж-З); *Ephemeroporus barroisi* (И-Л): А — апикальная щетинка антенны II; Б — латеральная щетинка антенны II; В — щетинка 2 торакопода II; Г — щетинка 8 торакопода II; Д — щетинка 7 торакопода II; Е — щетинка 1 торакопода III; Ж — щетинка 2 экзоподита IV; З — щетинка 3 экзоподита IV; И — щетинки на задней части брюшного края; К — щетинки на передней части брюшного края; Л — вооружение средне-передней части брюшного края створки.
Снизу. Некоторые примеры вертикальных гомологических рядов у кладоцер: щетинка 3 внутренней дистальной доли (A-E), щетинки на заднем крае створки *Ilyocryptus* (Anomopoda) (F-J), постабдоминальные коготки Ctenopoda (K-O), постабдоминальные коготки Anomopoda (P-T): A - *Saycia cooki*; B — *Kurzia longirostris*; C — *Coronatella rectangula*; D — *Camptocercus uncinatus*; E — *C. fennicus*; F — *Ilyocryptus plumosus*; G — *I. africanus*; H — *I. cuneatus*; I — *I. agilis*; J — *I. smirnovi*; K - *Holopedium amazonicum*; L — *H. gibberum*; M - *Penilia avirostris*; N — *Sida ortiva*; O — *Limnosida frontosa*; P — *Chydorus sphaericus*, male; Q — *Graptoleberis testudinaria*; R — *Daphnia cucullata*; S — *Ilyocryptus sordidus*; T — *Daphnia curvirostris*. Схематично, масштаб разный.


А
Б
В
Г
Д
Е
Ж
З
И
К
Л
A
B
C
D
E
K
M
N
O
L
F
G
H
I
J
P
Q
R
S
T

являются наиболее примитивными формами не только среди Anomopoda в целом, но и среди семейств их "хидоридной" линии (см. далее).

Отдельные торакальные конечности Daphniidae по некоторым признакам находятся в состоянии гораздо более близкому к анцестральному, чем у макротрицидоподобных форм. Например, относительно узкие торакоподы I-II, неслитые эндиты на торакоподе II, относительно большой экзоподит II, несущий две хорошо развитые щетинки, небольшой эндит 2 на торакоподе III, хорошо развитые щетинки заднего ряда на торакоподах II-III, дистальное положение экзоподита IV и его сходство с экзоподитом III — все это анцестральные признаки у Daphniidae—Moinidae.

Невозможность выведения торакальных конечностей Anomopoda из таковых Ctenopoda. Внутренний край торакоподов I-III торакоподов Daphniidae снабжен серией обособленных эндитов (Cannon, 1933; Глаголев, 1983а), то есть имеет строение, близкое к исходному типу, характерному для подавляющего большинства Branchiopoda (Alonso, 1996). У Ctenopoda, как и в случае Anomopoda, в разных группах наблюдается также различная степень обособленности эндитов: у *Sida* они сохраняются относительно хорошо различимыми, у *Diaphanosoma* — не всегда (Cannon, 1933).

В этих отрядах слияние эндитов внутренней части торакальной конечности шло независимо, поскольку в обоих отрядах есть представители с неслитыми эндитами. В целом это слияние связано с уменьшением размеров тела животных и миниатюризации торакальных конечностей как его следствия. Внутренний край торакоподов у Daphniidae даже менее слит, то есть более примитивен, чем таковой у многих Ctenopoda, поэтому попытки вывести торакальную конечность Anomopoda из таковой Ctenopoda (Behning, 1912) признаны мной малоубедительными.

Другим серьезным аргументом против выведения торакальной конечности Anomopoda из таковой Ctenopoda является тот факт, что на внутреннем крае последней редуцированы практически все передние ("жесткие") щетинки. Они сохраняются лишь на дистальном эндите торакоподов большинства родов Ctenopoda (Коровчинский, 2004), на торакоподе I *Sida* одна щетинка присутствует также на 2-ом эндите торакопода I (Alonso, 1996). Между тем, даже у Daphniidae—Moinidae с тенденцией к редукции передних щетинок, они есть на торакоподах I и III, у большинства Anomopoda они хорошо развиты и на других торакальных конечностях.

Первичность присутствия скребущих щетинок на торакоподах Anomopoda и образа жизни, ассоциированного с субстратом. Дюмон и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998) сочли наличие скребущих щетинок важнейшей синапоморфией части Anomopoda и выделили их в подотряд Radopoda. Однако таковые присутствуют у крупных Branchiopoda, например, Anostraca, помимо фильтрации не брезгующих хищничеством (Fryer, 1966), а иногда ведущими исключительно хищный образ жизни, подобно гигантскому (по меркам Branchiopoda, 8 см длиной) представителю отряда, *Brahchinecta raptor* (Rogers et al., 2006).

Крупные скребущие щетинки имеются на торакоподах *Lynceus* (Laevicaudata) (Martin et al., 1986), которые вообще не способны к фильтрационному питанию, а соскабливают частички пищи с субстрата, и это было показано лишь в самое последнее время (Fryer, Boxshall, 2009). Данный пример хорошо иллюстрирует, что мы все еще плохо знаем функциональную морфологию Branchiopoda.

Следует заключить, что наличие передних (потенциально скребущих) щетинок — синплезиоморфия большинства Anomopoda, в то время как их отсутствие — результат редукции преимущественно в связи с переходом их к планктонному образу жизни. Эта гипотеза снимает вопросы об исходном образе жизни про-Anomopoda, который явно был ассоциирован с субстратом. Естественно, эти щетинки у предков Anomopoda не были столь совершенны и специализированы, как у современных Radopoda в понимании Дюмона и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998). Да, торакоподы предков Anomopoda, несомненно, несли большие веера фильтрующих щетинок. Однако наличие у всех современных Anomopoda на каждом дистальном эндите торакоподов только одной передней щетинки, которую вполне справедливо назвать жесткой и предположить ее потенциальную роль в соскребывании пищи, предполагает, что переход к такой системе организации торакопода произошел уже у общего предка отряда. То есть, следует принять, что для предков Anomopoda был характерен тип питания, сочетающий первичную фильтрацию и соскребывание пищи с субстрата. Такой тип питания характерен для некоторых современных крупных Branchiopoda.

При этом предки "дафнидной" линии, перешедшие от такого типа питания к жизни в большем или в полном отрыве от субстрата, выработали принципиально новый тип фильтрации, основанный на работе многочисленных фильтрующих щетинок вторично разросшихся гнатобаз III-IV пар, а не эндитов 2-4 всех торакоподов, как у большинства Branchiopoda.

Малые железы и их протоки на торакальных конечностях как объект будущих исследований. На торакальных конечностях Anomopoda выявлены микроскопические поры, являющиеся протоками желез, расположенных внутри конечностей и при их основании (Dumont, Silva-Briano, 1997). Эти железы зачастую весьма велики (Fryer, 1963, 1968; Smirnov, 2013), они продуцируют слизь, способствующую склеиванию и передвижению пищевых частиц по пищевому желобку вперед к ротовому отверстию и, вполне возможно, выполняют какие-то иные функции. В настоящее время их расположение на различных торакальных конечностях изучено плохо, лишь для некоторых Chydoridae для их выявления был применен СЭМ. Инвентаризация данных желез и пор — задача дальнейших работ морфологов и физиологов.

7.4. Гамогенетические особи

Эфиппиум как диагностический признак Anomopoda. Эфиппиумы представляют собой специальные контейнеры, составленные из целой раковинки или ее части, содержащие покоящиеся яйца, которые у некоторых Anomopoda в высохшем состоянии сохраняют жизнеспособность несколько десятков лет (Moritz, 1987; Dumont, Negrea, 2002). Сохранение линочной шкурки как контейнера для покоящихся яиц известно у животных, далеких от ракообразных: тихоходок и коловраток (Макрушин, 1985б; Bertolani et al., 1996). Но в целом подобный феномен редко отмечается в животном царстве.

Первая иллюстрация эфиппиальной самки *Daphnia* принадлежит Шэфферу (Schaeffer, 1755), а первое подробное описание — О.Ф. Мюллеру

(Müller, 1785). Предположение о защитной роли эфиппиумов высказано Рамдором (Ramdohr, 1805, цитируется по: Weismann, 1876-79). Рамдор впервые связал эти образования со способностью Cladocera откладывать два типа яиц, причем, им было справедливо отмечено, что покоящиеся яйца зимуют внутри эфиппиума. Это было подтверждено рядом известных исследователей XIX (Straus, 1819-1820; Lubbock, 1857; Leydig, 1860; Weismann, 1876-1879). Важно, что эфиппиум защищает покоящиеся яйца не только механически, но, благодаря темной окраске, и от прямого солнечного света (Shan, 1969; Смирнов, 1975).

Наличие эфиппиума признавалось уникальным диагностическим признаком Anomopoda (Fryer, 1987a-b, 1995) до находки "эфиппиума" у *Cyclestheria hislopi* (Roessler, 1995) (Признак 31 в Табл. 13-14, и 33 в Табл. 10-12). Однако если у циклестерии покоящиеся яйца просто остаются внутри створок после смерти самки, то у Anomopoda эфиппиум сбрасывается при очередной линьке гамогенетической самки. При этом внутренняя выстилка выводковой сумки не выворачивается (как при линьке партеногенетической самки), створки закрываются, имея в качестве содержимого покоящиеся яйца. Самка же закладывает новую порцию покоящихся яиц, которые будут отложены в следующий эфиппиум.

К сожалению, откладка эфиппиума изучена у очень ограниченного числа видов Anomopoda. Маркевич (1980) наблюдал за откладкой эфиппиума самкой *Bunops,* которая протискивается через нитчатые водоросли до тех пор, пока эфиппиум с мощным килем не оказывается прочно закрепленным между нитями. После этого рачок освобождается от эфиппиума мощными взмахами антенн II. Самки в сосудах без водорослей неспособны избавиться от эфиппиума и погибают, не сумев освободиться от последнего. Такой способ сброса эфиппиума может быть рассмотрен как вторичный, возникший в связи с особым образом жизни *Bunops*, тесно ассоциированным с нитчатыми водорослями. При этом самок, неспособных отложить эфиппиум вне нитчаток, можно рассмотреть в эволюционном смысле как "жертв специализированности" (Smirnov, 1999b). Однако, возможно и противоположное толкование, а именно, способ откладки эфиппиума у *Bunops* может быть рассмотрен как крайне примитивный. Нельзя исключить вероятность того, что именно так и произошел переход от исходного варианта жизненного цикла, когда эфиппиум представляет собой створки умершей самки, захлопнувшиеся вокруг покоящихся яиц (как у современных Cyclestherida), к продвинутому варианту онтогенеза с возможностью для самки освободиться от эфиппиума, так что откладка эфиппиума не сопровождается ее гибелью.

Преадаптацией к появлению эфиппиума явилось использование пространства под карапаксом в качестве выводковой сумки, известное не только у Anomopoda, но и у Ctenopoda, Cyclestherida, Spinicaudata, Laevicaudata (Fryer, 1987a). Отметим, что некоторые другие ракообразные, например, Leptostraca (Manton, 1934; Schram, 1986), также вынашивают яйца под карапаксом. Однако все Branchiopoda, кроме Anomopoda и Cyclestherida, откладывают покоящиеся яйца непосредственно на субстрат или сбрасывают в воду. Латентные яйца крупных Branchiopoda и Cladocera помимо Anomopoda защищены по-другому: они покрыты толстой оболочкой, образованной секретом специальных желез матери (Thiery et al., 1995; Korovchinsky, Boikova, 1996).

Скульптура внешней оболочки покоящихся яиц крупных Branchiopoda во многом аналогична скульптуре поверхности эфиппиумов Anomopoda. Это сходство связано с выполнением ими одной и той же функции: защиты покоящихся яиц от неблагоприятных внешних факторов. Как и скульптура эфиппиумов Anomopoda, таковая у покоящихся яиц Anostraca и Spinicaudata весьма разнообразна и ее особенности используются в систематике этих отрядов (Mura, 1986, 1992; Belk, 1989; Thiery at al., 1995; Dumont et al., 2002; Thiéry, 1987; Shen, Huang, 2008). Дюмон с соавторами (Dumont et al., 2002) предположили, что основная функция этой скульптуры — защита от выедания хищниками.

Сходность морфологии гамогенетической и партеногенетической самки первична, однако, у всех Anomopoda, даже самых "примитивных", створки карапакса гамогенетической самки сбрасываются в виде эфиппиума вместе с яйцами. Признаками протоэфиппиума (Scourfield, 1902) являются: большое число содержащихся в нем яиц и относительно мелкий размер (Fryer, Frey, 1981), слабая защищенность яиц снизу из-за того, что створки не образуют специальной внутренней камеры ("Lode" по: Wagler [1937]), а просто покрывают яйца сбоку и сверху, неопределенность границы образующегося эфиппиума (отбрасываемой и неотбрасываемой частей), слабая склеротизация створки (Wagler, 1937; Fryer, 1972; Глаголев, 1986), простота скульптуры эфиппиума, отсутствие специальных приспособлений для прикрепления к субстрату, либо, наоборот, для облегчения переноса эфиппиума из водоема в водоем. Именно такой эфиппиум был, по моему мнению, характерен для про-Anomopoda.

Уже с границы юры и мела (Smirnov, 1992a) известны специализированные эфиппиумы Daphniidae (см. главу 5). К сожалению, какие-либо минерализованные остатки протоэфиппиумов про-Anomopoda пока не найдены, что легко объяснимо их непрочностью.

Покоящиеся яйца Cladocera обычно рассматриваются как пример пропагул, наиболее легко распространяющихся по водоемам различными естественными пассивными способами: речными течениями и ветром (Cáceres, Soluk, 2002; Shurin, Havel, 2002; Havel, Shurin, 2004). Распространение покоящихся яиц ветром, но на очень короткие дистанции, подтверждено для крупных Branchiopoda (Brendonck, Riddoch, 1999). Интересны идеи о том, что эфиппиумы в целом функционально схожи с семенами растений, и способы распространения у тех и других сходны (Figuerola, Green, 2002; Altermatt, Ebert, 2008).

Общепризнанно, что наиболее распространенный механизм колонизации новых водоемов — распространение стойких яиц водоплавающими птицами, и не только на ногах и оперении (см. Darwin, 1859; Dumont, Negrea, 2002; Figuerola et al., 2005), но и в желудочно-кишечном тракте (De Guerne, 1888; Proctor, 1964; Van Leeuwen et al., 2012). В некоторых случаях в распространении покоящихся яиц значительную роль играют крупные млекопитающие (Vanschoenwinkel et al., 2011) и, возможно, даже крупные насекомые (Allwn, 2007). В настоящее время одним из главных механизмов расселения Cladocera является антропогенный, некоторые авторы заключают, что он преобладает над всеми остальными (Dzialowski et al., 2000).

Различия между партеногенетической и гамогенетической самками. Очевидно, что для предковых Anomopoda было характерно слабое различие между партеногенетической и гамогенетической самкой (Fryer, 1995),

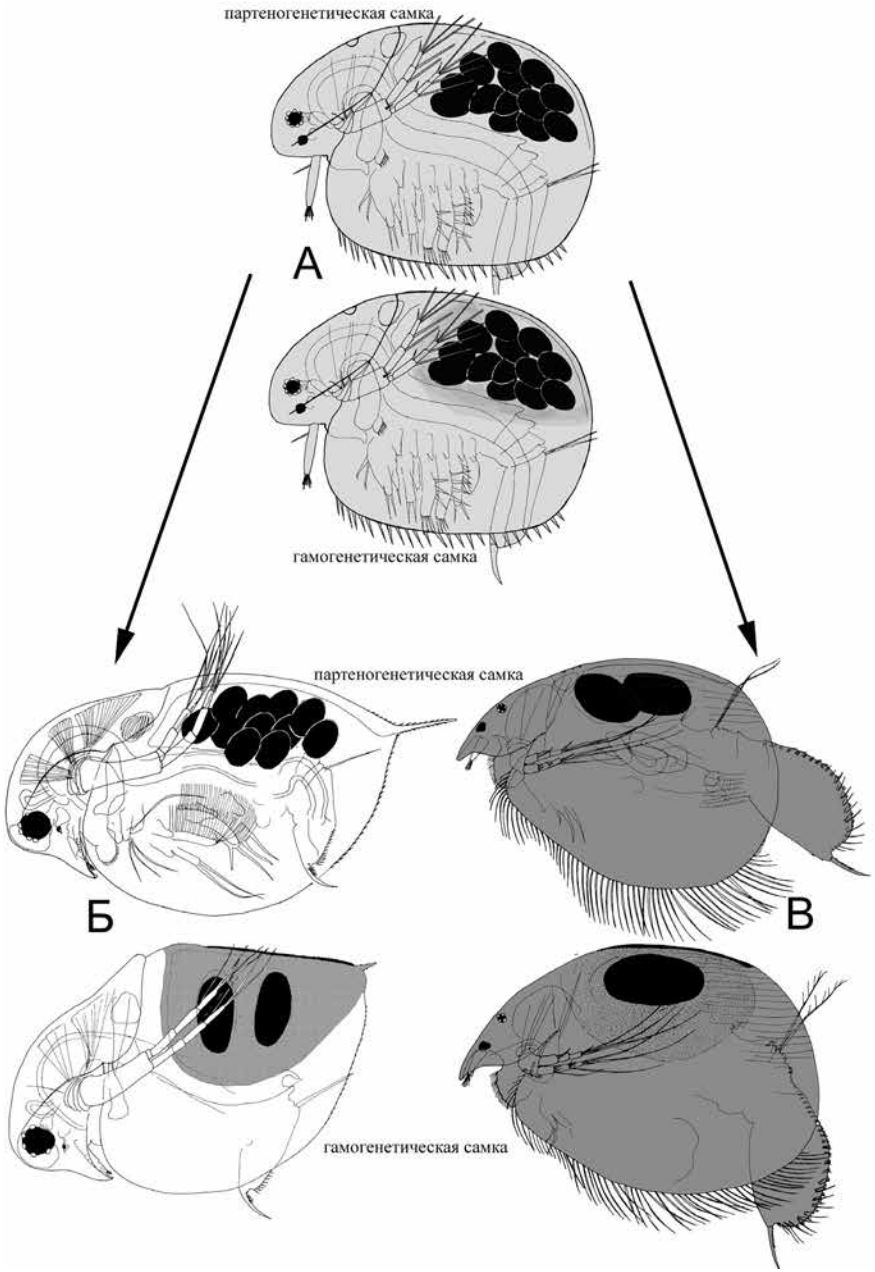


Рис. 327. Схема формирования отличий между партеногенетической и гамогенетической самками у Anomopoda:
А — про-Anomopoda; Б — Daphniidae; В — Chydoridae.

которое также характерно для остальных Cladocera (Буторина, 1995а; Rivier, 1998; Коровчинский, 2004). Дальнейшее их совершенствование происходило по двум напралениям, условно называемыми мной "дафнидное" и "хидоридное" (Табл. 10). Эти направления, в первую очередь, были определены эволюцией покровов партеногенетической самки. Совершенствование покровов в двух ветвях шло в диаметрально противоположных направлениях: по сравнению с предковым состоянием для Anomopoda (Рис. 327-А): у "дафнидной" ветви покровы в общем истончались (Рис. 327-Б), а у "хидоридной" ветви - напротив, утолщались и упрочнялись (Рис. 327-В).

"Дафнидный" путь предполагает значительные различия между партеногенетической и гамогенетической самками, однако, они практически исключительно касаются спинной стороны раковинки, где формируется эфиппиум. Партеногенетические самки Daphniidae вынашивают большое и сильно колеблющееся у особей из одной популяции число относительно мелких яиц (максимально возможная плодовитость может сильно различаться у разных клонов в одной популяции). Плодовитость зависит от внешних факторов, в период благоприятных трофических условий она высокая, часто — несколько десятков яиц на половозрелую самку. Согласно терминологии популяционной экологии (MacArtur, Wilson, 1967), партеногенетическое поколение Daphniidae — ***r***-стратеги. Вследствие мощного пресса рыб на наиболее крупных особей в планктоне, более выгодно для вида сокращение периода эмбрионального развития, за счет чего производятся более мелкие особи (Lynch, 1980). Относительный размер яйца уменьшается, а их число возрастает; отношение размера новорожденных к минимальному размеру половозрелой самки уменьшается (Lynch, 1980). При этом гамогенетические особи имеют совершенные эфиппиумы с одним — двумя яйцами, стойкими к неблагоприятным внешним факторам, то есть гамогенетическое поколение — ***K***-стратеги.

У Daphniidae—Moinidae, способных к долгому (или постоянному) активному движению в отрыве от субстрата, раковинка эфиппиальной самки сильно отличается от таковой у партеногенетической самки: она должна быть более прочной, обеспечивая защиту покоящихся яиц (Признак 34 в Табл. 10-11). Внешние отличия двух категорий самок при этом существенны.

По личному сообщению С.М. Глаголева, свежеотложенные эфиппиумы всех пелагических видов *Daphnia* тяжелее воды, а плавают из-за того, что самки при линьке специально приклеивают их к поверхностной пленке. Эфиппиумы в массе сносятся ветровыми течениями к берегам, где они оседают и высыхают. После высыхания эфиппиумы становятся очень легкими, разносятся птицами на оперении и через пищеварительную систему (Глаголев, 1986), течениями, а может быть и ветром. Если в донных отложениях части взрослых *Daphnia* сохраняются плохо, в основном находятся только брюшные края створки, то их эфиппиумы — прекрасно и полностью (Nevalainen, 2008; Смирнов, 2010).

Данная стратегия может быть названа "легкая партеногенетическая самка — легкий эфиппиум".

"Хидоридный" путь предполагает слабые различия между партеногенетической и гамогенетической самками. За исключением самых примитивных *Eurycercus*, *Saycia* и *Archepleuroxus* (Смирнов, 1971а), как партено-, так и гамогенетические самки вынашивают одно-два яйца (Смирнов, 1971а; Fryer, Frey, 1981), имеющих очень большой относительный размер (эмбри-

он имеет длину до 0.64 длины тела вынашивающей партеногенетической самки [Смирнов, 1975]). То есть, оба поколения — ***K***-стратеги по терминологии популяционной экологии.

Покровы как партеногенетической, так и гамогенетической самки Chydoridae дополнительно упрочнены по сравнению с предковым состоянием для Anomopoda. Внешние отличия эфиппиальной самки от партеногенетической при этом слабы у большинства представителей Chydoridae. В случае наличия различий, именно скульптура партеногенетических, а не эфиппиальных самок Chydoridae более видоизменена по сравнению с исходным состоянием. Так у части Aloninae у партеногенетических самок скульптура представляет собой параллельные, либо анастомозирующие, линии, в то время как у эфиппиальных самок либо наблюдается ретикуляция по тому же типу, либо даже сохраняется более примитивная шестиугольная ячея (Alonso, 1996). В случае видов с сильно ретикулизованной партеногенетической самкой, у эфиппиальной самки того же вида скульптура менее выражена, а у самцов створка часто вообще гладкая, поскольку подобные выросты могут помешать контакту при копуляции (Frey, 1982b, f).

Данная стратегия может быть названа "тяжелая партеногенетическая самка — тяжелый эфиппиум".

В отличие от Anomopoda с "легким" эфиппиумом, приспособленным для его успешного распространения, "тяжелые" эфиппиумы имеют приспособления, препятствующие их вынесению из местообитаний, в которых они находятся. Примерами таковых являются пальцевидные выросты у Ilyocryptidae, "крылья", цепляющиеся за растительность, у некоторых Chydoridae и Ophryoxidae. Многие представители "хидоридной" линии приклеивают свои эфиппиумы к различным субстратам (Маркевич, 1980; Макрушин, 1985б; Смирнов, 1975). Фрайер (Fryer, 1972) заключил, что приклеивание препятствует захоранивании эфиппиумов в глубоких слоях ила и их выносу из водоема, что обеспечивает сохранение достаточного числа покоящихся яиц для поддержания популяции. Несомненно, что это адаптация к жизни в большом и постоянном водоеме. Напротив, в случае жизни рачков в мелких временных водоемах, прикрепление эфиппиумов нецелесообразно, поскольку мешает их распространению.

Эфиппиумы Eurycercidae, Bosminidae, Ilyocryptidae и большинства макротрицидоподобных форм представляют собой эволюционно более ранние образцы эфиппиума "хидоридного" типа, а переход к эфиппиуму с воздушными камерами у *Bunops*, *Wlassiscia* и части видов рода *Macrothrix* (Macrothricidae) явно вторичен и прошел независимо от такового Daphniidae. Интересно, что у примитивных хидоридоподобных Anomopoda, *Eurycercus* и *Saycia*, выявляются бóльшие отличия между партеногенетической и гамогенетической самками у, чем у продвинутых Chydorinae и Aloninae. Это во многом связано с тем, что у последних покровы партеногенетической самки стали настолько прочны, что их дополнительное упрочнение при переходе к гамогенезу стало совершенно излишним. Однако, в отличие от предкового состояния, в таком эфиппиуме содержится только одно-два яйца.

Сокращение числа яиц у Anomopoda как "дафнидной", так и "хидоридной" линии шло независимо и затрагивало в первую очередь гамогенетическую самку. Так что "дафнидный" вариант соотношения числа яиц у самок двух поколений (много у партеногенетической и одно-два у гамоге-

нетической) — один из начальных этапов в эволюции "хидоридной" ветви, животных с таким соотношением числа яиц можно встретить среди Macrothricidae, Ilyocryptidae и Bosminidae, которые могут рассматриваться как более примитивные группы в пределах "хидоридной" ветви. Заметим, что эфиппиум со многими яйцами всегда "тяжелый", переход к "легкому" эфиппиуму возможен только вместе с сокращением числа яиц в нем. Как мне представляется, "легкий" эфиппиум со многими яйцами невозможен, поскольку значительная его часть должна быть использована под воздушные мешки.

Вышеизложенные рассуждения имеют значение для систематики Anomopoda, а именно, позволяют указать на те их группы, для которых можно ожидать высокую ценность признаков эфиппиальных самок. Поскольку среди Chydoridae и части Macrothricidae отличия партеногенетической от эфиппиальной самки минимальны, не приходится ожидать и большого веса признаков последней для систематики. Напротив, среди Daphniidae — Moinidae и *Macrothrix* поиск таких признаков — перспективное направление исследований.

Стратегии удержания самки при копуляции и тактильное распознавание самки самцом. К сожалению, "функции разных структур при копуляции — пожалуй, наименее разработанная область функциональной морфологии Cladocera" (Глаголев, 1984, С. 62).

Гоулден (Goulden, 1966, 1968) высказал предположение о том, что в мелких и крайне мутных водоемах, где обитают моины, зрительное распознавание партнера в принципе невозможно, и имеет место тактильное распознавание. А именно, скульптура эфиппиума *Moina* может использоваться самцом при копуляции для того, чтобы отличить зрелую эфиппиальную самку своего вида от партеногенетических, незрелых самок, а также эфиппиальных самок других видов. Действительно, у партеногенетической и гамогенетической самки этого рода, а также эфиппиальных самок разных видов, скульптура поверхности эфиппиума часто сильно различается. Гоулден (Goulden, 1968) предположил, что именно различия в морфологии эфиппиумов близких видов Anomopoda есть один из механизмов репродуктивной изоляции. Сенсорные структуры самца взаимодействуют с эфиппиумом самки по принципу "ключ-замок". В случае правоты этого заключения, в руки систематика может попасть один из самых надежных и объективных признаков для различения видов Cladocera.

Однако исследование поведения *Moina* при копуляции при помощи видеосъемки не привело к однозначной поддержке взглядов Гоулдена. Форро и Урбан (Forró, Urban, 1997) показали, что самец *Moina brachiata* при контакте с самкой сначала захватывает ее антеннами I за область, позади антенн II, то есть за заднюю часть головы, где у самок имеется некоторое понижение (неправильно названное авторами "границей головы и карапакса"), а потом постепенно перемещается на брюшную сторону самки. Копуляция проходит, когда самец закрепится на брюшном крае самки перпендикулярно ее продольной оси. То есть, если какие-либо части самца и соприкасаются с эфиппиумом, то случайно и в течение весьма ограниченного времени, а его позиция при копуляции вовсе не предполагает контакта с эфиппиумом. При этом самцы *Moina* не захватывают других самцов, возможно, они способны распознать "нужную" самку (зрелую эфиппиальную своего вида) на расстоянии, механизм этого распознания не ясен.

Первые наблюдения за копуляцией у *Daphnia* были сделаны почти 200 лет назад (Jurine, 1820), но окончательное мнение о механизмах распознавания самки самцом так и не сформировано, в том числе, вследствие трудности наблюдений за половым поведением у столь мелких объектов (Snell, Morris, 1993). Крайне необычно то, что последовательность действий самца по отношению к самке не имеет принципиальных отличий (с точки зрения эколога!) от поведения хищных Copepoda, приближающихся к жертве и захватывающих ее (Gerritsen, Strickler, 1977; Brewer, 1996, 1998). Однозначно можно сказать, что самка *Daphnia* не выделяет каких-либо феромонов, позволяющих самцу увеличить частоту встреч с ней вследствие активного приближения к источнику феромонов, мало того, самец способен определить пол захваченной им особи только при контакте с ней (Brewer, 1998; Winsor, Innes, 2002). При этом самка активно уклоняется от встречи с самцом, что есть часть ее оборонительного поведения (избегания атаки со стороны любого потенциального хищника). При первом контакте, самец пытается захватить и других самцов, но не более чем через 2.6 секунды отпускает их, в то время как первый контакт с самками продолжается в среднем 13.8 секунды. То есть, при тактильном контакте самец очень быстро отличает самку от самца. Версия Гоулдена ("ключ-замок") кажется менее предпочтительной для объяснения этого распознавания, чем способность самца различать гликопротеиды на поверхности тела самки, изначально выделяемые ее половой системой (Carmona, Snell, 1995). Механизм распознания самцом самки у многих артропод аналогичен (Weddle et al., 2013).

Эбер (Hebert, 1985) предположил, что гликопротеиды на поверхности тела *Daphnia* не являются высоко-видоспецифичными, что может быть серьезным фактором, определяющим эволюцию рода, поскольку такая низкая специфичность может способствовать межвидовой гибридизации, особенно широко распространенной именно у *Daphnia*. Однако, позднее Винзор и Иннес (Winsor, Innes, 2002) показали, что эти рачки способны избе-



Рис. 328. Копуляция у *Daphnia magna* (Daphniidae).

гать даже межклональных скрещиваний, что свидетельствует о высокой избирательной способности самцов.

У *Daphnia* самцы прикрепляются к створке самки сбоку (нередко по одному с каждой стороны), у одних видов для копуляции требуется меньше минуты (Brewer, 1998), у других видов самец и самка часами, иногда даже несколько дней плавают в таком положении (Scharfenber, 1911; Little, Ebert, 2000; Winsor, Innes, 2002). Самцы *Daphnia* иногда касаются эфиппиума при копуляции (Рис. 328), но чаще всего они располагаются на брюшном крае самки. При этом самец захватывают створку крюком на торакоподе I и, несомненно, касается брюшного края створки самки своим брюшным краем, а также антеннами I. Отметим, что эфиппиум самки при этом значительно отдален от чувствительных щетинок самца. Самец вводит постабдомен под створки самки сзади, через щель между ними (то есть, соприкасаясь с задним и задне-брюшным краем створки самки). Какое-либо значение эфиппиума, как структуры, поверхность которой используется самцом для распознавания "нужной" самки маловероятно.

В целом для Daphniidae—Moinidae характерна очень длинная щетинка на внутренней дистальной доле торакопода I самца (Признак 35 в Табл. 10-12), которая явно принимает участие в распознании "нужной" самки.

Самец *Bosmina* при копуляции располагается на заднем крае самки, захватывая антеннами I заднюю часть продольных килей на ее эфиппиуме, а крюком на торакоподе I — задний край створки самки. Самец вводит постабдомен сзади через щель между двумя краями створок. Керфут и Петерсон (Kerfoot, Peterson, 1980) высказали предположение, что скульптура эфиппиума (особенно латеро-дорсальных килей) используется самцом *Bosmina* для отличения эфиппиальной самки своего вида. Действительно, эстетаски самца (а возможно и прочие чувствительные щетинки на антенне I) при таком положении явно касаются килей.

Однако, хотя степень развития килей несколько различается в разных популяциях *Bosmina*, до сего момента не выявлено каких-либо признаков эфиппиумов, имеющих систематическое значение (Kořínek et al., 1997). У Bosminidae соотношение признаков партеногенетической и гамогенетической самки "хидоридное", то есть отличия между ними малы, и ожидать больших различий в строении эфиппиума разных видов не приходится. Однако, как мне представляется, некие внешне незначительные отличия могут оказаться весьма существенными, и, в принципе, самец *Bosmina* вполне способен их использовать для различения "своей" самки. Очевидно, что этот вопрос требует дальнейших исследований.

Копуляция Chydoridae описана рядом авторов, в основном работавших с культурами *Chydorus* и *Pleuroxus* (Weismann, 1876-1879; Shan, 1969; Shan, Frey, 1983; Смирнов, 1971a). Недавно Ван Дамме и Дюмон (Van Damme, Dumont, 2006) проверили предположения Смирнова (1971a) о взаимодействии частей тела самца и самки для *Chydorus sphaericus* при копуляции по тому же принципу "ключ-замок". У рода *Chydorus* эфиппиум сходен у разных видов (что характерно для Chydoridae). Но самец и не соприкасается со спинной стороной самки при копуляции (Рис. 329), что исключает возможность использования им структуры эфиппиума для распознавания. При этом строение рострума (который тупей и короче такового у самки), вооружение брюшного края створки, морфология антенны I и конца крюка на торакоподе I самца видоспецифичны.

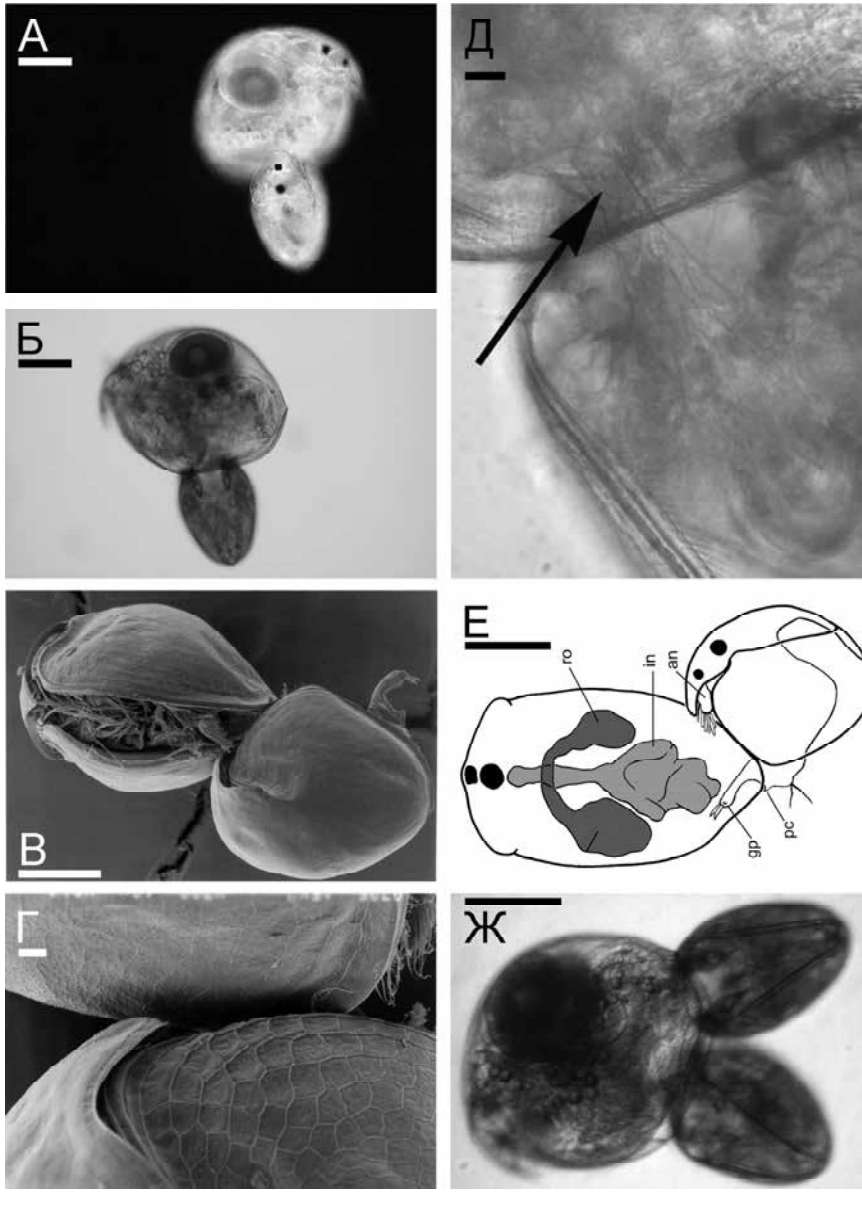


Рис. 329. Копуляция у *Chydorus sphaericus* (Chydoridae).
А-В — вид пары справа, слева и снизу (относительно самки!); Г — положение рострума самца на створке самки; Д — постабдомен самца (стрелка), введенный им между створками самки; Е — схема копуляции, вид сверху (относительно самки!); Ж — самка с двумя прикрепившимися к ней самцами. Масштаб: А-В, Е-Ж — 0.1 мм; Д-Е — 0.01 мм. (Е по: Van Damme, Dumont, 2006, остальные фотографии любезно предоставлены К. Ван Дамме).

Перед копуляцией самец, значительно уступающий самке в размере, закрепляется на брюшном крае ее створки, так, что вершина крюка на торакоподе I находится под краем створки (Смирнов, 1971a; Van Damme, Dumont, 2006). Успешному удержанию самцом створки самки способствует то, что на поверхности торакальной конечности I пары у него имеется пучок крепких щетинок, противостоящих крюку. Перечисленные выше видоспецифичные части тела самца взаимодействуют с брюшным краем створки самки. Самец *C. sphaericus* при закреплении на створке самки способен даже различать правую и левую сторону ее тела (Van Damme, Dumont, 2006), он всегда закрепляется на правой створке. Для оплодотворения самец вводит под створки самки постабдомен, который также имеет видоспецифичную форму и вооружение. Смирнов (1971a) счел, что анальные зубцы редуцированы на постабдомене самца для того, чтобы не мешать его введению под створку самки.

Следует признать, что красивая гипотеза Голдена о принципе "ключ-замок" применительно к эффиппиуму каких-либо Anomopoda так и не получила прямых доказательств. Более убедительная аргументация в пользу того, что другие части самки используются самцом для распознания своего вида, была предоставлена Ван Дамме и Дюмоном (Van Damme, Dumont, 2006). Поскольку самец *Chydorus* при закреплении на створке самки способен даже различать правую и левую сторону ее тела (Van Damme, Dumont, 2006), логично предположить, что чувствительность его сенсорных структур достаточна для того, чтобы найти и специфические особенности скульптуры и вооружения створки самки. У двух близких видов, *C. sphaericus* и *C. ovalis*, межвидовые различия самок и самцов могут быть объяснены как раз по принципу "ключ-замок" (Van Damme, Dumont, 2006), однако, это совершенно не относится к эффиппиумам, которые у этих видов имеют весьма сходное строение.

Анализ данных о копуляции у крупных Branchiopoda важен для понимания эволюции способа копуляции в пределах Cladocera. Обзор морфологических структур, принимающих участие в копуляции, у Anostraca приведен Роджерсом (Rogers, 2002), обратившим внимание также на то, что различия в морфологии самок и самцов разных родов и семейств скоррелированы с различиями в копуляционном поведении. По его данным, у части таксонов самцы при амплексусе захватывают гладкую выводковую сумку или так называемый "копуляционный желобок" самки ("amplexial groove" по Rogers, 2002) со слабо развитой скульптурой и без каких-либо морфологических отличий между видами. В то же время, у значительной части родов Anostraca подход "ключ-замок" однозначно применим к объяснению строения половых структур и их различий даже у близких видов, особенно важна морфология "копуляционного желобка", несущего различные выросты. Ныне признаки копуляторных структур самцов — неотъемлемая часть диагнозов родов Anostraca (Brendonck, 1995; Brendonck, Belk, 1997). То есть, пример Anostraca показывает, что "версия Голдена" применима по крайней мере к некоторым Branchiopoda.

Самцы Spinicaudata ("Conchostraca") при копуляции располагаются либо перпендикулярно, либо вдоль оси тела самки или гермафродитной особи, соприкасаясь брюшными краями створок с брюшными краями последних и вводя свой "тельсон" между створками последних (Mathias, 1937; Thiéry, 1987; Weeks et al., 2004; Pérez-Bote, 2010). Так же копулируют Daphniidae, Moinidae

и Chydoridae, и у них для различения самки самцом более важной представляется морфология брюшного края (как самки, так и самца!). У Bosminidae способ копуляции иной, апоморфный для Anomopoda (см. ниже). И именно в случае Bosminidae распознавание самцами эфиппиума по Голдену выглядит наиболее вероятным. При этом ценность для систематики признаков копуляторных и сенсорных структур самцов не вызывает никакого сомнения у исследователей всех семейств и родов Anomopoda, как и иных Cladocera и крупных Branchiopoda (Dumont, Negrea, 2002; Rogers, 2002).

Использование антенн I самцом Bosminidae и Moinidae для удержания самки при копуляции может быть рассмотрено как рекапитуляция к древнему предковому состоянию. Именно так поступают Anostraca, и, возможно, это исходное состояние для всех Branchiopoda.

Гомология хватательного крюка самца. Я полностью солидарен с мнением, что хватательный крюк на торакоподе I Anomopoda гомологичен таковому других Cladocera, а также таковому Spinicaudata, Cyclestherida и Ctenopoda (Olesen et al., 1996; Ferrari, Grygier, 2012). В первую очередь, апеллируя к моим наблюдениям за закладкой хватательного крюка самца у эмбриона *Eurycercus*, я прихожу к заключению о том, что он гомологичен целому эндиту (четвертому на эндоподите самки и шестому на всей торакальной конечности), нацело отсутствующему у самки, в чем я согласен с предшествующими авторами (Olesen et al., 1996; Ferrari, Grygier, 2012 — отметим, что первые назвали шестой эндит "эндоподитом", в чем я с ними не согласен).

При этом анализ фотографий и рисунков Ульсена и др. (Olesen et al., 1996) показывает, что у Cyclestherida в формировании хватательного органа, гораздо более сложно устроенного, чем таковой у Cladocera, принимает участие весь эндоподит в моем понимании, и лишь его дистальный эндит в моем понимании формирует хватательный крюк, также около последнего имеется хватательная пальпа, отсутствующая у Cladocera (Признак 32 в Табл. 13-14). Таким образом, сильное упрощение хватательных структур есть синапоморфия Cladocera, противопоставляющая их всем "Conchostraca".

У большинства Anomopoda хватательный крюк крупный, в нескольких семействах (Daphniidae и большинство Moinidae) прошло его независимое укорочение, у самца Ilyocryptidae крюк совершенно отсутствует.

Положение гонопоров самца. У про-Anomopoda гонопоры самца, видимо, открывались при основании постабдомена. Исходность проксимального положения гонопоров подтверждается, в частности, постепенным перемещением отверстия семяпровода к дистальному концу постабдомена в ходе постэмбрионального развития самцов (Смирнов, 1971а; Глаголев, 1986).

Облик самца про-Anomopoda. Исходными для Anomopoda являются слабые различия между самцом и самкой, в том числе, и по форме тела. Однако, самец про-Anomopoda, помимо гонопоров, уже имел вторичные половые морфологические признаки, а именно крюк на торакоподе I и дополнительную щетинку на антенне I. Эти структуры имеются и у всех других групп ветвистоусых ракообразных.

Несомненно, что усиление различий между самцом и самкой происходило независимо внутри отдельных семейств (особенно это касается Daphniidae и Macrothricidae).

Дополнительная чувствительная щетинка антенны I. Дополнительные чувствительные щетинки самца, гомологов которых у самки не имеется, известны у различных ракообразных (Hallberg et al., 1997).

Как было обсуждено выше, чувствительная щетинка антенны I самки Anomopoda не имеет аналогов среди других ветвистоусых ракообразных и крупных Branchiopoda. Эта щетинка, иногда в модифицированном по сравнению с самкой виде, имеется и на антенне самца. Помимо нее, у самца имеется еще одна дополнительная щетинка, которая, в отличие от предыдущей, хорошо гомологизируется с таковой на антенне I Cladocera, отличных от Anomopoda, самцов *Polyphemus* (Onychopoda), самцов и самок Ctenopoda. Как мне представляется, единственная чувствительная щетинка на антенне I последних гомологична именно дополнительной "самцовой" щетинке Anomopoda.

По моему мнению, формирование дистального выроста на антенне I, отличающего *Bosmina* от прочих Anomopoda — это отнюдь не результат адаптации к жизни в открытой воде (приобретение партеногенетической самки), как это трактовали все предшествующие авторы (Woltereck, 1920; Киселев, 1969), а следствие необходимости получить эффективный инструмент удержания самки при копуляции, то есть приобретение самца. В результате заглубления в онтогенетическую цепочку переключения генов (Рэф, Кофмэн, 1986), признак попал и к самке тоже (поскольку генотип исходно одинаков у обоих поколений) (Цветная вкладка 6-А). В данном случае, самцы *Bosmina* опередили самок в скорости эволюционных преобразований, вопреки общей закономерности согласно заключению Геодакяна и Смирнова (1968). Скорее, описанную схему приобретения *Bosmina* дистального выроста можно обсуждать в рамках "закона перевеса самцов" Эймера (Eimer, 1888): "самцы опережают самок в признаках направления развития и затем в некоторой степени передают свои особенности виду" (цитируется по: Глаголев, 1984).

В целом у Anomopoda, использующих антенны I при копуляции (Bosminidae, Moinidae), они удлинены различными способами.

Общий анализ приспособлений для захватывания самки при копуляции. Разные приспособления для захватывания различных частей тела самки при копуляции независимо и неоднократно возникали в пределах класса Branchiopoda. Например, у Spinicaudata хватательные крюки имеются не только на первой, но и на второй паре торакальных конечностей (Fryer, 1987a; Olesen, 1998). У самца ископаемого девонского ракообразного *Lepidocaris* хватательный придаток имелся, по-видимому, на максилле I (понимание гомологии головных конечностей этого животного различными авторами [Schram, 1986; Fryer, 1987a; Olesen, 1998, 2003] различно).

В пределах отряда Anomopoda приспособления для захватывания различных частей тела самки при копуляции (за исключением анцестрального крюка на торакоподе I) также появлялись независимо, например хватательные антенны I у Moinidae, и Bosminidae, вид которых весьма различен. Даже в пределах одного рода *Daphnia* вид хватательных приспособлений сильно варьирует (Глаголев, 1986), что не является поводом для сомнений в естественности рода. Различия в строении хватательных придатков у Bosminidae также не являются доказательством сборности группы.

Общий принцип организации хватательного придатка торакопода I самца Anomopoda и других Cladocera (дистальный крюк, противостоящий пучку шипиков и щетинок на более базальной части) аналогичен таковому у ложной клешни (subchela) Malacostraca или богомолов. Интересно, что хватательный придаток на антенне II самца *Bosminopsis* (Anomopoda) и анало-

гичный у *Holopedium* (Ctenopoda) (Lilljeborg, 1901; Коровчинский, 2004) устроен по тому же принципу, как и хватательная антенна I самца Anostraca (Alonso, 1996).

Постэмбриональное развитие самца. Разница в числе линек между полами обычна среди членистоногих и часто связана с разницей в размерах (Minelli et al., 2013). Однако у Chydoridae, Eurycercidae и Bosminidae дело не в сокращении числа линек самом по себе. Плавное и постепенное формирование половых отличий, характерное для самца Anomopoda с исходным типом развития, замещено у них на дискретное, сопровождающееся резким изменением внешнего строения животного после каждой линьки. Поэтому, перспективным представляется применение признаков ювенильных самцов для систематики этих семейств. У ювенильных самцов некоторых видов *Bosmina* обнаружены на торакоподе I щетинки, отсутствующие как у взрослого самца, так и у самки (Kotov, 1996b). Торакопод I Bosminidae сильно олигомеризован, несет необычно малое для Anomopoda число щетинок. По-видимому, "лишние" щетинки ювенильного самца — это как раз те, которые исчезли у взрослых самцов и самок в ходе эволюции Bosminidae.

Эволюция различий между самцом и самкой. Особи разных полов иногда сильно различаются у крупных Branchiopoda (см. Dumont, Negrea, 2002), причем эти различия затрагивают как первичные, так и вторичные половые признаки, касающиеся структур, не имеющих прямого отношения к половой функции (Obregon-Barboza et al., 2007).

Обращает на себя внимание тот факт, что появление в популяции самцов и переход самок к гамогенезу (или отрождение самок, изначально ориентированных на гамогенетическое размножение) индуцируется у Cladocera по-разному и разными стимулами (Smirnov, 2013). Это выражается, например, в том, что индуцирование появления самцов в лабораторной культуре ювенильным гормоном не приводит к переходу популяции к гамогенезу, поскольку гамогенетических самок не образуется. Существование двух полов — это древнейшая особенность животных. Партеногенез и связанные с ним отличия между двумя типами самок (или между партеногенетическими и гамогенетическими фазами жизненного цикла одной самки) возникли гораздо позже половых различий и независимо в разных группах животных, но тоже весьма давно, например, у тлей — в мезозое (Davis, 2012).

Уже у предков Anomopoda самки были способны как к гамогенетическому, так и партеногенетическому размножению (Fryer, 1995, 1996a). По-видимому, особи предков Cladocera, размножавшиеся разными путями, изначально слабо отличались друг от друга: самцы имели минимальный набор весьма несовершенных специфических копуляторных и сенсорных структур, гамогенетические самки уже сбрасывали при линьке слабо видоизмененные створки как контейнеры для покоящихся яиц в виде протоэфиппиума.

Совершенствование всех категорий особей проходило по пути усиления различий между ними, причем, этот процесс шел независимо и параллельно в разных группах. Степень сходности разных категорий особей одного вида (партеногенетических, гамогенетических самок и самцов) оказалась разной в разных семействах.

Вопрос о соотношении прогрессивных и примитивных черт у самцов и самок поднимался в отечественной литературе (Геодакян, Смирнов, 1968; Глаголев, 1984), однако авторам не удалось прийти к согласию. Геодакян и

Смирнов сочли, что самцы "опережают самок по своей морфологии на пути эволюционного развития". По мнению Глаголева, самцы Anomopoda, наоборот, примитивней за счет того, что они более "неотеничны" (Глаголев, 1984) — их размеры малы, по форме тела они напоминают ювенильную самку и т.д.

Эволюция двух категорий особей шла разными путями в разных группах Anomopoda, поэтому применительно к каждой категории особей каждого семейства продвинутыми являются разные признаки из общего набора морфологических особенностей. Противоположность точек зрения, изложенных в упомянутых статьях, можно объяснить тем, что исследователи:

1) оперировали с разным набором признаков;

2) искали примеры в разных семействах (Смирнов — среди Chydoridae и Macrothricidae, а Глаголев — среди Daphniidae). Лишь безвыборочный анализ состояния многих признаков может привести к объективным выводам.

Эволюция партеногенетических самок Anomopoda шла по пути максимального приспособления к жизни в конкретных условиях, полного использования ресурсов отдельной особью за счет эффективного питания, совершенной морфологии и поведения, обеспечивающих максимальную конкурентоспособность в данном биотопе. С точки зрения адаптации к жизни в конкретном водоеме в конкретное время, партеногенетические особи оказываются более приспособленными, чем гамогенетические. В частности, это проявляется в сильном варьировании морфологии в зависимости от различных факторов и сложных сезонных изменениях (цикломорфозе) формы тела.

Плата за размножение необычайно высока. Эволюция внешнего строения, анатомии и поведения гамогенетических особей подчинена, в первую очередь, цели эффективности полового размножения, даже в ущерб прочим сторонам жизни (например, питания или защищенности от хищников). В эволюции их морфологии главными моментами явились совершенствование копуляторного аппарата и прочих специфических структур самца, а также эфиппиума самки. Гамогенетическое размножение Anomopoda весьма эффективно и совершенно. Однако часто мы видим у разных представителей отряда, что адаптации, связанные с размножением, идут в ущерб выживанию отдельной особи:

1) Непрозрачный темный эфиппиум — мишень для рыб, руководствующихся зрением при своем питании (Mellors, 1975; Gilbert, Williamson, 1983; Гиляров, 1987). Однако предохранение потомства от ультрафиолетового излучения оказывается важнее, чем возможные потери популяции от выедания хищниками.

2) При откладке эфиппиума *Daphnia* приклеивает его к поверхностной пленке, рискуя приклеиться самой и погибнуть (Глаголев, 1986). Однако, именно такое поведение необходимо для последующего успешного распространения эфиппиумов с покоящимися яйцами (см. выше).

3) Более длинные антенны I самцов *Daphnia* и *Bosmina* увеличивают сопротивление воды при движении рачка и усиливают его гидродинамический след, который может быть использован хищником для поиска жертвы. Однако, удлиненные антенны I необходимы для распознавания и удержания самки при копуляции.

4) Сильное разбухание яичников и семенников (Weismann, 1876-79; Смирнов, 1971а) неблагоприятно для выживания утяжеленной особи, однако, оно необходимо для того, чтобы увеличить содержание питательных веществ в яйце (а, стало быть, выживаемость эмбрионов) у самки и повысить число сперматозоидов (а, стало быть, вероятность успешного оплодотворения) у самца.

Известно, что признаки антенн I и мукро самок *Bosmina* подвержены сильнейшей внутри- и межпопуляционной изменчивости под влиянием абиотических и биотических факторов (Kerfoot, 1975, 1980a-b; Zaret, Kerfoot,1975; Black, 1980; Sprules et al, 1984; Hellsten, Stenson, 1995). При этом форма тела гамогенетической самки и самца *Bosmina* всегда более генерализована и менее изменчива по сравнению с таковой партеногенетической самки (Lord et al., 2006; Kotov et al., 2009). Так, мукро и антенны I более короткие у самца и эфиппиальной самки в случае, если они очень длинные у партеногенетической самки, и, наоборот, более развитые в случае, если они очень коротки у партеногенетической самки (например, у *Bosmina crassicornis*) (Цветная вкладка 6-Б-Д). Если партеногенетическая самка несет горб, то у гамогенетических самок и самцов он менее развит (как в случае *B. coregoni thersites*) и т.д. При этом если партеногенетические самки в одной популяции имеют мукро длиннее, чем в другой, то и самец из этой популяции будет также нести более длинный мукро. Общие контуры тела самца и эфиппиальной самки повторяют в сглаженной форме контуры партеногенетической самки. Поэтому, в случае использования длины мукро и антенн I в систематике, самцы оказываются менее ценными для различения видов, но они несут другие специфические структуры, признаки которых гораздо более полезны для систематика.

В целом защитная морфология у самца выражена в меньшей степени, чем у самки (Gilbert, Williamson, 1983; Lord et al., 2006; Kotov et al., 2009).

Следует признать перспективным вопрос о степени выраженности полового диморфизма у различных Cladocera и ее обусловленности образом жизни (планктон-литораль; временные-постоянные водоемы и т.д.). При этом следует учитывать, что имеются указания на связь полового диморфизма с внешними условиями, например, температурой (Ketola et al., 2012).

7.5. Олигомеризация

В этой и предыдущих главах я неоднократно упоминал об олигомеризованности той или иной структуры. Проблема олигомеризации у Anomopoda — это возможная тема специальной монографии. Ей уже посвящен большой ряд публикаций (Smirnov, 1969б, 2001a; Смирнов, 1971а-б; Smirnov, Kotov, 2009, 2010), в которых сделан вывод о том, что "олигомеризационные ряды могут быть рассмотрены как в морфологическом, так и в функциональном плане, а именно, с точки зрения связи формы и функции, эволюции единства форма + функция и формирования функций" (Смирнов, 1971б, С. 63). Понятно, что именно уменьшение размеров тела ракообразных стимулирует олигомеризацию (Смирнов, 1971б; Monchenko, Vaupel Klein, 1999). Ниже я концентрируюсь только на самых последних результатах и обсуждении некоторых идей.

Теория олигомеризации широко дискутируется и обсуждается применительно к той или иной группе животных в основном в отечественной лите-

ратуре, хотя многие известные карцинологи в неявной форме использовали аналогичные подходы к построению их систем, например, используя для выделения той или иной группы степень редуцированности и специализированности элементов того или иного морфологического ряда (см. Monchenko, Vaupel Klein, 1999). Лишь в самое последнее время наметился явный интерес к олигомеризации и у западных ученых, однако, ее понимание у них обычно сильно отличается от такового В.А. Догеля (Dogiel, 1929; Догель, 1936, 1954). Согласно автору данной теории, олигомеризация есть переход от состояния с множественными гомономными (и гомодинамными!) структурами к небольшому числу гетерономных (и гетеродинамных) структур, то есть, явное усложнение организации за счет "интеграции организма, т.е. подчинения частей целому" и "концентрации органов". Только одним из последствий таких преобразований является потеря части бывших гомономных структур (evolution via lost, Adamowicz, Sacherová, 2006, P. 1525), и именно этот процесс ошибочно отождествляется с олигомеризацией (Adamowicz, Purvis, 2006; Adamowicz, Sacherová, 2006; Adamowicz et al., 2008). И именно потери структур в эволюционной истории тестируются статистически в рамках неких моделей, хотя потери сами по себе есть упрощение морфологии. В результате делается вывод, что "однонаправленная модель эволюции (только через потери) плохо сочетается с эмпирическими данными" (Adamowicz, Sacherová, 2006, P. 1517), что не вызывает у меня возражений. Однако следует помнить о том, что вышеупомянутыми авторами было исследовано только одно из возможных последствий олигомеризации, а не весь комплекс изменений. Поэтому с заключением о том, что "олигомеризация — скорее тенденция, чем правило" (Adamowicz, Sacherová, 2006, P. 1517), мне трудно согласиться, хотя бы потому, что весь комплекс преобразований протестирован не был. А анализ морфологии Anomopoda постоянно, рефреном, указывает на олигомеризацию как общее правило (не забывая про редкие случаи полимеризации, например, вооружения гнатобаз Daphniidae—Moinidae). Гетерономия, как мне представляется, гораздо важнее выпадения некоторых структур.

Анализ матрицы признаков Адамович с коллегами, показывает, что помимо случаев олигомеризации в нее попали многочисленные случаи простой редукции той или иной структуры, не имеющие к первой никакого отношения (это касается вообще всех признаков антенны II и части признаков торакоподов, числа яиц у партеногенетической самки и в эфиппиуме). Иногда редуцированные морфологические структуры появляются у потомков в несколько видоизмененном виде вновь. При этом используются гены и закладки в эмбриогенезе, не полностью исчезнувшие в эволюционной истории той или иной группы, что не противоречит закону необратимости эволюции Долло, согласно которому "что-либо, потерянное в ходе эволюции, никогда не будет восстановлено в той же форме" (Dollo, 1893).

Деолигомеризация (не полимеризация!) выглядит гораздо более проблематичной, однако, она возможна, например, при преобразовании передних щетинок торакопода II интерстициальных Aloninae (см. главу 6). В связи с переходом к питанию очень мелкими частичками, зубчики на скребущих щетинках, размер которых у Chydoridae различается на разных щетинках, преобразовались в однообразные мягкие сетулы. Но подобные случаи редки. Скорее, следует рассмотреть олигомеризационное объясне-

ние полярности того или иного морфологического ряда как презумпцию в смысле Расницына (2002, 2005).

Интересным представляется следующее наблюдение (Smirnov, Kotov, 2010). Если число неких морфологических структур (зубчиков, щетинок, сетул на последних) высоко, то оно варьирует. Напротив, в случае малочисленности неких структур их число стабильно и видоспецифично (Табл. 3). Например, внутри *Pleuroxus* s.lat. вариабельность числа щетинок фильтрующих вееров гнатобазы наблюдается только у видов, у которых оно велико, напротив, у видов с малочисленными щетинками на гнатобазе оно абсолютно постоянно, и редкие отклонения, скорее, должны быть истолкованы как уродства. У видов с многочисленными щетинками нередко наблюдается некая асимметрия между левым и правым торакоподом одной пары, особенно хорошо этот вопрос изучен Глаголевым (1983а, 1986) для гнатобаз II-IV *Daphnia*.

Ван Дамме и Дюмоном (Van Damme, Dumont, 2008c) сделаны важные выводы о направлении морфологической эволюции в пределах большой группы Aloninae, *Alona* s.lat. Эти авторы предложили отнести представителей *Alona* s.lat. с шестью парами торакоподов к группе *Hexalona*, не имеющей таксономического статуса (не установленной как формальный таксон), поскольку сами авторы заключили, что эта группа — парафилетическая, как, возможно, и группа видов с пятью парами торакоподов — *Coronatella*. Интересно, что отказ от шестой торакальной конечности всякий раз сопровождался другими эволюционными преобразованиями (Van Damme, Dumont, 2008c): 1) слиянием постанальных зубцов на постабдомене; 2) потерей сетул на лабруме; 3) сильной редукцией третьей щетинки на внутренней дистальной доле торакопода I; 4) полной редукцией передних щетинок на эндитах торакопода I; 5) сильной специализацией скребущих передних щетинок торакопода II; 6) потерей одной щетинки на экзоподите III; 7) редукцией фильтрующей пластинки гнатобазы V.

Отметим, что не все из перечисленных признаков являются уникальными для группы. Ван Дамме и Дюмон заключили, что, скорее всего, вышеперечисленные признаки не являются синапоморфиями монофилетической группы, а следствием конвергентной эволюции. Последнее означает, что в эволюции *Alona* s.lat. неоднократно и независимо происходила "коронателлизация", этот термин предлагается мной по аналогии с "артроподизацией" по Пономаренко (2004, 2012). И, как мне представляется, данное синхронное и однообразное преобразование в нескольких ветвях — следствие "ограниченности дизайна" (design limitation по: Wake, 1991). Не всякое упрощение некой структуры в принципе возможно и оно должно сопровождаться синхронным преобразованием других структур, в частности, связанных с первой функционально.

По моему мнению, олигомеризация является важнейшим направлением в эволюции многих морфологических структур Anomopoda и Cladocera в целом. Несмотря на наличие относительно обширной литературы, посвященной этому вопросу, он требует дальнейшего изучения.

7.6. Уродства

Уродства описаны в ряде публикаций по ветвистоусым ракообразным (Kuttner, 1913; Rammner, 1930; Смирнов, 1971б). В целом они редки, но в

некоторых пробах уродливые особи составляют заметную часть (Рис. 330-А-Д). Причем уродства бывают как возникшие из-за травм, полученных в период эмбрионального, постэмбрионального развития, вследствие неправильной регенерации (Kuttner, 1913; Смирнов, 1971б), так и наследственные, которые гораздо более интересны, и которые не так-то просто распознать без экспериментальной проверки в ряду поколений. В некоторых случаях уродства у одного вида приводят к появлению у него признаков другого вида, рода, или даже семейства и отряда, в чем можно увидеть некий смысл как для понимания пределов изменчивости Anomopoda, так и их филогении.

Например, достаточно часто на антеннах II на следующих возрастах после получения травмы в результате уродливой регенерации появляются дополнительные щетинки (Kuttner, 1913; Agar, 1930), что может быть истолковано как рекапитуляция к предковому состоянию.

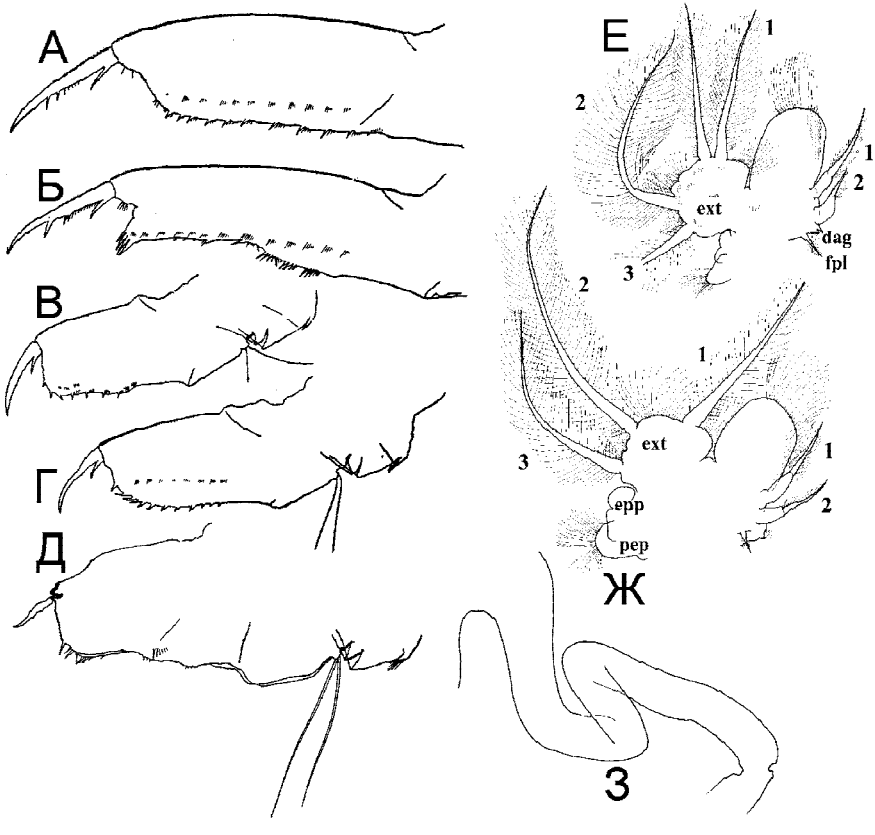


Рис. 330. Некоторые уродства у Chydoridae и Bosminidae:
А-Б — постабдомен *Alonopsis elongatus*; В-Г — постабдомен *Alona* costata; Д — постабдомен *Leberis davidi punctatus*; Е-Ж — *Spinalona,* торакопод V, несущий уродливый экзоподит с четырьмя щетинками и нормальный торакопод, несущий экзоподит с тремя щетинками; З — петли кишечника у *Bosmina tanakai*. Не в масштабе. (А-Д по: Смирнов, 1971а; Е-Ж по: Kotov, Elías-Gutiérrez, 2002а; З по: Kotov et al., 2009).

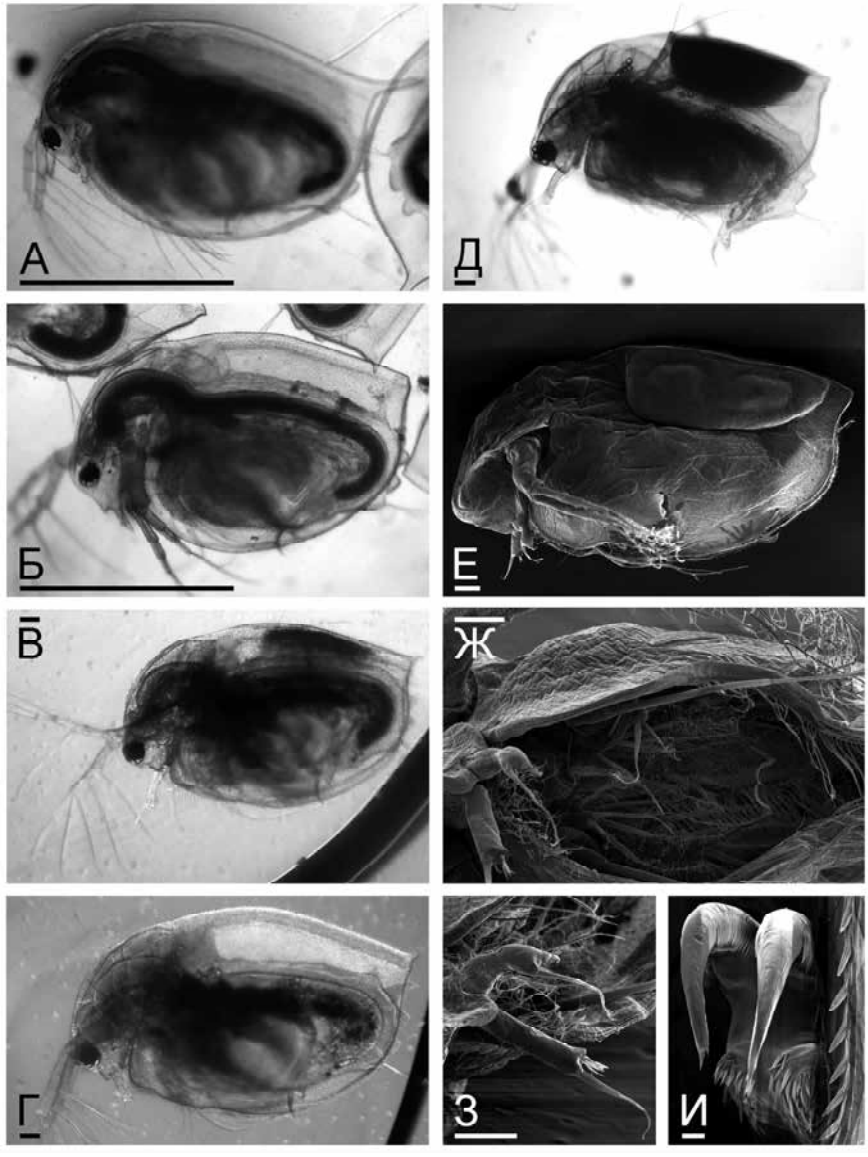


Рис. 331. Гинандроморфы *Daphnia magna* (Daphniidae) из лабораторного клона, выделенного Я.Р. Галимовым из популяции Пеликаньего пруда Московского Зоопарка: А-Б — особи, внешне сходные с самкой, но с несколько удлиненными антеннами I; В-Г — особи, явно промежуточные между самкой и самцом; Д-И — особи, совмещающие признаки эфиппиальной самки и самца — "эфиппиальные самцы": Д-Е — общий вид; Ж — вид с брюшной стороны; З — антенны I, одна по типу самца, вторая уродливая; И — дистальная часть постабдомена с закрытыми гонопорами. Масштаб: А-Б — 1 мм; Б-З — 0.1 мм; И — 0.01 мм.

По личному сообщению Д. Фрая Н.Н. Смирнову, первым были найдены уродливые особи *Alona* и *Chydorus*, лишенные головных пор. Соуза с коллегами (Sousa et al., 2011) описали *Coronatella* с маленькими папиллами на лабральном киле. Элмур-Лоурейро (Elmoor-Loureiro, 2004a) нашла самок *Ilyocryptus spinifer* с редуцированным в разной степени вооружением постанальной части постабдомена: краевых зубцов, латеральных щетинок и постабдоминальных коготков. Последнее уродство относительно часто встречалось и было прямым следствием их индуцирования химическими загрязнителями антропогенного происхождения.

У единственной самки *Spinalona*, представителя Chydoridae с маленьким экзоподитом V, несущим в норме только три щетинки, найдена четвертая щетинка (Рис. 330-Е-Ж). Данная находка может быть рассмотрена как свидетельство того, что у предков *Spinalona* было четыре щетинки, но одна из них полностью редуцировалась в эволюционной истории рода (Kotov, Elías-Gutiérrez, 2002), хотя возможны и другие объяснения.

К особо интересным находкам можно отнести уродливую особь *Bosmina* с петлями кишечника (Kotov et al., 2009) (Рис. 330-З). Как мне представляется, это рекапитуляция к предковому состоянию, показывающая, что у предков *Bosmina* петли кишечника были. А это свидетельствует об их родстве с Chydoridae, имеющими хорошо развитые петли кишечника.

Наиболее поражающими воображение являются гинандроморфы (они же, андрогины) — животные, сочетающие в себе признаки разных полов (Рис. 331). Встречи подобных особей в разных группах Cladocera (De la Vaulx, 1920; Ramuit, 1930; Banta, 1939; Scourfield, 1941; Frey, 1965; Быкова, Маркевич, 1979; Kotov, 1996b; Sinev, 2000) однозначно свидетельствуют о том, что никаких различий между полами на хромосомном уровне у Cladocera нет. В настоящее время идут интенсивные работы по изучению гормональной (Olmsted, LeBlanc, 2007) и генетической (Tokishita et al., 2006) регуляции пола, и ныне получение гинандроморфов *Daphnia* возможно экспериментально (Kato et al., 2011).

Однако следует признать, что пользоваться сведениями по уродствам надо с осторожностью, и только в случаях наследования уродств следует говорить о подобных особях как перспективном материале для филогенетических спекуляций.

Глава 8. Филогения Anomopoda

8.1. Эволюционно-морфологический подход

Выше были сделаны выводы об общем направлении морфологической эволюции отряда и основных морфологических структур. В рамках "конструктивно-морфологического" (Любарский, 1996) (дедуктивного) подхода вся совокупность семейств Anomopoda последовательно делилась мной на группы в соответствии с отдаленностью от гипотетического предка и близости к семействам, которые максимально соответствуют "хидоридному" (Chydoridae) или "дафнидному" (Daphniidae) планам строения, см. предшествующую главу 7. Последние (планы строения, не семейства!), видимо, можно назвать архетипами двух основных групп, но я попытаюсь уклониться от дискуссий по поводу понимания типологии, см. глоссарий. Полученное дерево изображено на Цветной вкладке 7-А. Обсуждение отдельных групп на нем будет приведено ниже, вместе с обсуждением монофилетических клад, выявленных в результате формального кладистического анализа.

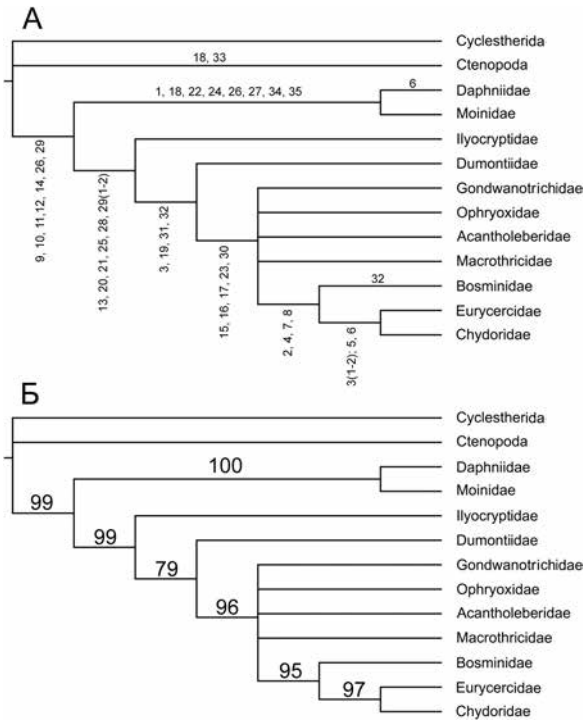


Рис. 332. Кладограмма для семейств Anomopoda (с Cyclestherida и Ctenopoda в качестве внешних групп):
А — единственное наиболее экономное дерево (maximum parsimony tree); Б — согласованное дерево, полученное в ходе бутстреп-теста (bootstrap 50% majority-rule consensus tree) со статистической поддержкой клад в %.

8.2. Формальный кладистический анализ

Филогенетический анализ 35 признаков (Табл. 11-12), проведенный при помощи кладистической программы Paup (Swofford, 2000) привел к выявлению трех наиболее экономных деревьев (TL = 42; CI = 0.905; RI = 0.953) с Cyclestherida и Ctenopoda в качестве внешних групп. Консенсусное дерево приведено на Рис. 332-А. Топология дерева, полученного в ходе бутстреп-теста, не отличалась от таковой у консенсусного дерева, а все основные клады были хорошо поддержаны статистически (Рис. 332-Б). Синапоморфии клад представлены на Рис. 332-А.

8.3. Сходство выводов эволюционно-морфологического и кладистического анализов

Моя реконструкция филогении отряда произведена с использованием подходов эволюционной систематики и кладистики, часто рассматриваемых как альтернативные и исключающие друг друга. Однако реконструкции, полученные двумя способами, практически не отличаются друг от друга. В отличие от кладистики, стремящейся к "разрешению политомий" дерева (принцип дихотомии, см. глоссарий), эволюционно-морфологический подход не стремится к абсолютно дихотомическому дереву. Несколько большая политомия дерева, построенного эволюционно-морфологическим методом, не представляется мне его недостатком.

8.4. Анализ основных монофилетических и парафилетических групп в пределах Anomopoda

Монофилетические Anomopoda. Объединение Anomopoda поддержано семью синапоморфиями, которые ниже приводятся согласно их нумерации в Таблице 10-11:

9. На всех члениках антенны II, за исключением апикальных, не более одной щетинки.

10. На апикальных члениках антенн II три (редко две) щетинки.

11. Отсутствие сериального сходства торакоподов и, как следствие, метахронального ритма их работы.

12. Наличие выталкивающих крюков на торакоподе I (один или оба редуцированы у единичных видов).

14. Не более двух задних щетинок на дистальных эндитах внутренней части торакоподов II-V.

26. Сильная редукция дистального вооружения гнатобазы III.

29. Эндиты II-V торакопода IV сильно редуцированы или полностью слиты в плоскую лопасть.

Примечателен тот факт, что кладистический анализ приводит к принятию гипотезы о первичности эфиппиума у общего предка Anomopoda и Cyclestherida и его утрате у прочих отрядов Cladocera (см. трансформацию признака 33 на дереве, изображенном на Рис. 332-А). По крайней мере, такая возможность должна быть рассмотрена.

Таблица 11.

Признаки, использованные для кладистической реконструкции филогении Anomopoda

1. Все торакальные сегменты закладываются примерно одинаковыми по размеру (0); сегменты III-IV закладываются изначально большими, чем I-II (1).
2. Покровы менее прочны (0); особо прочны (1).
3. Голова 1-ого типа (0); 2-ого типа (1); 3-его типа (2).
4. Мандибулы не причленяются к головному щиту (0); причленяются к головному щиту (1).
5. Медиальный лабральный киль отсутствует (0); имеется (1).
6. Антенна I длинная (0); укорочена (1).
7. Антенна II длинная (0); укорочена (1).
8. Антенна II: четыре членика в экзоподите (1); три членика (1).
9. На не-апикальных члениках антенны II более одной щетинки (0); не более одной щетинки.
10. На апикальных члениках антенн II не три щетинки (0); три (редко две) щетинки (1).
11. Сериальное сходство торакоподов (0); отсутствие сериального сходства и, как следствие, метахронального ритма их работы (1).
12. Выталкивающие крюки на торакоподе I отсутствуют (0); имеются (один или оба вторично редуцированы у единичных видов) (1).
13. Торакопод I узкий (0); массивный, широкий (1).
14. Число задних щетинок на дистальных эндитах внутренней части торакоподов II-V: более 2 (0); не более 1-2 (1).
15. Торакопод II: экзоподит относительно велик (0); маленький (1).
16. Торакопод II не массивный (0), массивный, треугольный, со сросшимися эндитами (1).
17. Торакопод II: передние щетинки не скребущие (0); хотя бы часть передних щетинок скребущие (1).
18. Торакопод II: передние щетинки присутствуют (0); в значительной мере или полностью редуцированы – хорошо развитая щетинка только на самом дистальном эндите (1).
19. Торакопод II: задние щетинки длинные (0); короткие, более или менее редуцированы (1).
20. Торакопод II: чистящая щетинка на эндите 1 (гнатобазе) длинная (0); укорочена (1).
21. Торакопод II: на гнатобазе девять или больше задних щетинок (0), меньше девяти (1).
22. Торакопод II: на гнатобазе задние щетинки не дифференцированы по длине и вооружению (0); сильно дифференцированы (1).
23. Торакоподы III-IV: щетинка 1 дистального вооружения гнатобазы обычная (0); преобразована в крупную сенсиллу (1).
24. Торакоподы III-IV: гнатобазы не увеличены в размере (0); увеличены, с многочисленными щетинками (1).
25. Торакопод III: нет щели между задними щетинками на эндите 1 (гнатобазе) и 2 (0); щель есть, то есть, задние щетинки разделены на две группы (1).
26. Торакопод III: дистальное вооружение гнатобазы не редуцировано (0); редуцировано (1); очень сильно редуцированно, лишь одна (чистящая) щетинка нормальная (2).
27. Торакопод III: дистальное вооружение гнатобазы направлено внутрь (0); вентрально (1).
28. Торакопод IV: экзоподит дистальный (0); латеральный (1).
29. Торакопод IV: эндиты 2-5 не редуцированы (0); сильно редуцированы (1); полностью слиты в плоскую лопасть (2).
30. Торакопод IV: передние щетинки дистальных эндитов двусторонне оперены (0); односторонне оперены (1).
31. Торакопод IV: отчетливая щель между задними щетинками на эндите 1 (гнатобазе) и 2 отсутствует (0); имеется (1).

32. Тип питания: первичная фильтрация (0); вторичная фильтрация и ее производные (1).
33. Эфиппиум отсутствует (0); имеется (1).
34. Эфиппиум без воздушных камер (0); с воздушными камерами (1).
35. У самца большая щетинка экзоподита I короткая (0); очень длинная (1).

Монофилетические "дафнидная" и "хидоридная" ветви и "дафнидное" и " хидоридное" направление в эволюции Anomopoda. Клада Daphniidae – Moinidae (далее везде называемая "дафнидная" ветвь) поддержана восемью синапоморфиями:

1. Торакальные сегменты III-IV закладываются изначально большими, чем сегменты I-II.

18. Редукция (вплоть до полного отсутствия) передних щетинок на эндитах торакопода II за исключением наиболее дистальных эндитов.

22. Дифференцировка задних щетинок по длине и вооружению на гнатобазе торакопода II.

24. Гнатобазы торакоподов III-IV увеличены, с многочисленными щетинками.

26. Сильная редукция дистального вооружения гнатобазы торакопода III, лишь одна (чистящая) щетинка остается длинной.

27. Дистальное вооружение гнатобазы торакопода III направлено вентрально.

34. Эфиппиум с воздушными камерами.

35. У самца большая щетинка экзоподита торакопода I очень длинная.

Клада, объединяющая все остальные семейства Anomopoda (Ilyocryptidae – Dumontiidae – Acantholeberidae – Ophryoxidae – Gondwanotrichidae – Macrothricidae – Eurycercidae – Chydoridae – Bosminidae) (далее везде называемая "хидоридная" ветвь), поддержана шестью синапоморфиями:

13. Массивный, широкий торакопод I.

20. Чистящая щетинка на эндите 1 (гнатобазе) торакопода II укорочена.

21. На гнатобазе торакопода II девять и менее щетинок.

25. Имеется щель между задними щетинками на эндите 1 (гнатобазе) и 2 торакопода III, то есть, задние щетинки разделены на две группы.

28. Экзоподит торакопода IV латеральный.

29. Эндиты II-V торакопода IV полностью слиты в плоскую лопасть.

Отметим, что выделение основных эволюционных линий по Геррику (Herrick, 1884, построенное им дерево воспроизведено здесь на Цветной вкладке 7-Б) было в целом правильным, несмотря на очевидную наивность некоторых его заключений, см. Главу 1. Видимо, именно Герриком впервые выделены эволюционные ветви, называемые мной "дафнидной" и "хидоридной". При этом Геррик рассматривал Bosminidae в качестве особой ветви Cladocera, но впоследствии это семейство было вполне правомочно сближено с Chydoridae (Woltereck, 1920).

Фрайер (Fryer, 1995) высказал принципиально важное суждение о филогении Anomopoda. Проведя их сравнение с Ctenopoda, он заключил, что отличия в морфологии различных представителей Anomopoda возникли, в первую очередь, в связи с эволюцией их торакальных конечностей. Именно их специализация сопровождалась сопряженными видоизменениями головы, карапакса, антенн I, антенн II и постабдомена. Исследователями XX века неоднократно проводились попытки противопоставить конечнос-

Таблица 12.

Матрица признаков, использованных для реконструкции филогении Anomopoda. Пробелы в информации и признаки, неприменимые для данного анализа помечены "−"

Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Cyclestherida	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ctenopoda	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Daphniidae	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	1	0	1
Moinidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	1	0	1
Bosminidae	0	1	1	1	0	0	1	-	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2
Ilyocryptidae	0	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2
Acantholeberidae	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2
Ophryoxidae	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2
Macrothricidae	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2
Eurycercidae	0	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2
Chydoridae	0	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2
Dumontiidae	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2
Gondwanotrichidae	0	0	0	-	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	2
Prochydoridae	-	-	2	0	-	-	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Признак	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
Cyclestherida	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	1
Ctenopoda	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0
Daphniidae	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Moinidae	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Bosminidae	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1
Ilyocryptidae	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
Acantholeberidae	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1
Ophryoxidae	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1
Macrothricidae	1	1	1	-	0	1	1	1	1	1	1
Eurycercidae	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1
Chydoridae	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1
Dumontiidae	0	-	1	-	0	1	1	1	1	1	1
Gondwanotrichidae	1	1	1	-	-	1	1	1	1	1	1
Prochydoridae	-	-	-	-	-	-	0	1	-	-	0

ти представителей двух групп семейств отряда Anomopoda: Chydoridae – Macrothricidae s.lat. – Bosminidae с одной стороны и Daphniidae – Moinidae с другой (Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964; Смирнов, 1971a).

Очевидно, две вышеупомянутые группы представляют собой эволюционные ветви животных, пошедших по пути изначальной адаптации к жизни в ассоциации с субстратом, с одной стороны, и к более активному образу жизни в толще воды – с другой. Хотя среди Daphniidae имеются представители, проводящие значительную часть времени прикрепившись к субстрату (*Simocephalus*) или поверхностной пленке воды (*Scapholeberis*, *Megafenestra*), все эти рачки все равно гораздо более подвижны по сравнению с предками Anomopoda.

Характерные особенности двух разных направлений морфологической эволюции Anomopoda представлены в Табл. 10. Отметим, что мое понимание эволюции в пределах Daphniidae – Moinidae в целом совпадает с таковым Фрайера (Fryer, 1991b), данные которого по функциональной морфологии различных Anomopoda (Fryer, 1963, 1968, 1974, 1991b) я использовал для составления данной таблицы. Однако оценка взглядов на полярность рядов может различаться. Например, если Фрайер рассмотрел покровы *Simocephalus*, наиболее толстые среди всех Daphniidae – Moinidae, как дополнительно усиленные, я рассматриваю это состояние как плезиоморфное для "дафнидной" ветви.

В данной таблице суммированы лишь общие признаки. Это последствия прошедшей эволюции той или иной морфологической структуры в рамках одного или другого направления. Каждый признак в отдельности не является ни необходимым, ни достаточным для оценки места некоего животного в системе Anomopoda. С другой стороны, отнесение представителя Anomopoda к "хидоридной" или "дафнидной" ветви не означает, что он обладает всеми признаками, перечисленными в Табл. 10. Отметим, что под "хидоридной ветвью" я подразумеваю гораздо более обширную группу Anomopoda, чем Radopoda по Дюмону и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998).

Важно, что все современные Anomopoda, включая наиболее примитивных представителей, могут быть уверенно помещены в "хидоридную" или "дафнидную" ветвь. Особенно много аргументов в пользу группировки Daphniidae – Moinidae ("дафнидной" ветви) против всех остальных Anomopoda ("хидоридной" ветви) дает анализ признаков строения и вооружения торакальных конечностей. Наличие двух эволюционных ветвей не является поводом для сомнений в естественности группы Anomopoda, а возможность разбиения отряда на две группы семейств без переходных форм позволяет придать последним особый таксономический ранг (подотрядов).

Две базальные группы "хидоридной" ветви – Ilyocryptidae и Dumontiidae. В пределах "хидоридной" ветви группировка остальных семейств против Ilyocryptidae поддержана четырьмя синапоморфиями (нумерация которых приводится согласно Табл. 11):

3. Голова 2-ого типа (см. Главу 3); возврат в исходное состояние (голова 1-ого типа) наблюдается у Gondwanotrichidae.

19. Задние щетинки торакопода II короткие, более или менее редуцированы.

31. Отчетливая щель между задними щетинками на эндите 1 (гнатобазе) и 2 торакопода IV.

32. Тип питания — вторичная фильтрация и ее производные, либо полная потеря способности к фильтрационному питанию.

Группировка всех семейств "хидоридной" группы за исключением Ilyocryptidae против Dumontiidae поддержана пятью синапоморфиями:

15. Маленький экзоподит торакопода II.

16. Массивный, треугольный торакопод II, со сросшимися эндитами.

17. Хотя бы часть передних щетинок торакопода II скребущие.

23. Щетинка 1 дистального вооружения гнатобаз торакоподов III-IV преобразована в крупную сенсиллу.

30. Передние щетинки дистальных эндитов торакопода IV односторонне оперены.

Эти два семейства сохраняют ряд плезиоморфных для "хидоридной" ветви признаков. Например, Ilyocryptidae имеют голову первого типа, сохраняют способность к первичной фильтрации (хотя они способны и к скребущему питанию), узкий торакопод II. И Ilyocryptidae, и Dumontiidae несут на торакоподах II-III щетинки заднего ряда. Эти признаки — синплезиоморфии с Daphniidae—Moinidae, что также свидетельствует о базальном положении Ilyocryptidae и Dumontiidae на филогенетическом дереве "хидоридной" группы.

К сожалению, филогенетические отношения между Ilyocryptidae и Dumontiidae не до конца ясны вследствие недостаточной изученности морфологии последних. При этом родство Ilyocryptidae и Bosminidae (Dumont, Silva-Briano, 1998, C. 119) представляется маловероятным, поскольку первые — это базальная, а последние — одна из продвинутых групп "хидоридной" ветви.

Соответственно, все прочие семейства "хидоридной" ветви объединены в компактную центральную группу, надежно поддержанную многочисленными синапоморфиями (см. ниже).

Центральная группа таксонов – ядро разнообразия "хидоридной" ветви. Эта клада соответствует Radopoda в понимании Дюмона и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998), но с включенными в ее состав Bosminidae. Группировка семейств Bosminidae—Chydoridae—Eurycercidae—Macrothricidae—Acantholeberidae—Ophryoxidae—Gondwanotrichidae в монофилетическую группу, противостоящую более "примитивным" семействам "хидоридной" ветви, поддержана пятью синапоморфиями. (см. выше)

В состав центральной группы "хидоридной" ветви входят Anomopoda с широкими, массивными (уникальными среди всех Branchiopoda!) торакоподами I-III, причем эндиты 2-5 на II-III парах слиты (синапоморфии группы). Эти преобразования торакальных конечностей связаны с преобладанием у данных животных скребущего питания и вторичной фильтрации. Это ядро разнообразия (Любарский, 1996) "хидоридной" ветви и всего отряда, включающее в себя бóльшую часть видов и родов.

Макротрицидоподобные Anomopoda — сборная группа. Так Macrothricidae, Acantholeberidae и Ophryoxidae не имеют синапоморфий, в чем я согласен с Ульсеном (Olesen, 1998). Дюмон и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998, P. 135) предложили объединить их на основании отсутствия рострума, 4-членикового экзоподита антенны II и неперфорированной спинной головной поры (или отсутствия последней). Однако, все эти три признака — синплезиоморфии трех семейств. К тому же утверждения вышеупомянутых авторов об отсутствии рострума у всех Macrothricidae и не-

возможности неперфорированной поры (как и полного отсутствия последней) у Chydoridae явно неверны. Так что макротрицидоподобные Anomopoda — это более "примитивная" и более базальная секция центральной группы "хидоридной" ветви, а всех Anomopoda, как это предполагал Фрайер (Fryer, 1974, 1995).

Визуализировав полученные данные по филогении Anomopoda в виде уровней усложнения морфологической организации (Северцов, 1939), можно говорить о специальном макротрицидоподобном уровне (Цветная вкладка 8). Одна из эволюционных ветвей на этом уровне дала хидоридоподобных животных. Данный подход еще раз подтверждает парафилию макротрицидоподобных животных, и строгую монофилию хидородоподобных Anomopoda.

Ряд авторов (Wingstrand, 1978; Макрушин, 1985б; Dumont, 1997; Olesen, 1998) высказали сомнение в естественности группы Macrothricidae и обратили внимание на некоторое сходство отдельных ее представителей с Daphniidae. Несомненно, что "хорошие" синапоморфии (см. выше) всех макротрицидоподобных Anomopoda и прочих представителей "хидоридной" ветви не оставляют никакой возможности для рассмотрения родства каких-либо Macrothricidae с какими-либо Daphniidae.

Монофилетическая группа Chydoridae–Eurycercidae и Bosminidae. Эта группа поддержана четырьмя синапоморфиями:

2. Особо прочные покровы.
4. Причленяюшиеся к головному щиту мандибулы.
7. Укороченная антенна I.
8. Трехчлениковый экзоподит антенны II.

Bosminidae, по моему мнению, вторично перешли к планктонному образу жизни. Их способ питания — это рекапитуляция к первичной фильтрации, но по совокупности признаков они, все же, явно принадлежат к "хидоридной" группе, особенно наглядно это подтверждается анализом признаков их конечностей, в том числе, и не включенных в Табл. 9-10. Особенно важным признаком, свидетельствующим о принадлежности Bosminidae к "хидоридной" группе, является наличие хорошо развитого ряда передних щетинок на эндитах 2-5 торакоподов II-IV. У *Bosmina* и *Bosminopsis* передние щетинки торакопода II гораздо более многочисленны, чем задние, на торакоподе III они не редуцированы. Уникальным является вооружение торакопода IV.

К сожалению, функциональная морфология Bosminidae не исследована, но, по-видимому, щетинки переднего ряда, явно гомологичные так называемым "flaming-torch setae" Chydoridae и Macrothricidae, принимают участие в фильтрации, что является уникальным случаем для Anomopoda. Дюмон и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998) отметили слияние дистальных эндитов на торакальных конечностях как характерную особенность подотряда Radopoda, но оно характерно и для Bosminidae.

Bosminidae — непосредственные родственники Chydoridae — Eurycercidae (что ранее также обсуждалось Фрайером (Fryer, 1995)), представляя собой вместе с последними квинтэссенцию "тяжелой" самки. Их покровы сильно и равномерно склеротизированы, главные спинные головные поры представляют собой простые отверстия (либо полностью редуцированы), антенны II необычайно коротки для Anomopoda, даже несмотря на планктонный образ жизни. Все вышеперечисленные признаки — синапоморфии Bosminidae и Chydoridae. Стиль плавания *Bosmina* скорее выводится из стиля плавания

литоральных животных и даже их протискивания через заросли. *Bosminopsis* сближает с Chydoridae — Eurycercidae также 3-члениковый экзоподит антенны II, хотя у *Bosmina* он 4-члениковый. В отличие от большинства планктонных Anomopoda, для *Bosmina* характерна способность не только к отфильтровыванию мелких водорослей, но и к манипуляции с относительно крупными частицами пищи (De Mott, Kefoot, 1982; De Mott, 1985).

У Chydoridae, Eurycercidae и *Bosmina* (но не *Bosminopsis*!) щетинки экзоподита V четко подразделены на две группы, дистальную и латеральную. Только у Ophryoxidae наблюдается сходное строение экзоподита. Однако, сходство в последнем случае явно конвергентно, поскольку у Ophryoxidae дистальная группа включает всегда две щетинки, а у более примитивных хидоридоподобных животных, Eurycercidae, их 4-5 (Смирнов, 1971a).

При этом попытки прямо вывести Bosminidae из специализированных Chydoridae (Woltereck, 1920) не представляются убедительными. Партеногенетические самки Bosminidae несут много яиц, в отличие от Chydoridae с 1-2 яйцами. Торакопод II первых гораздо более примитивен, чем вторых, поскольку на нем у Bosminidae имеется неполный (разорванный) ряд задних ("мягких") щетинок. Такой ряд в полном виде имеется лишь у Eurycercidae и Acantholeberidae, разорванный ряд — у Ophryoxidae. В то же время, у Chydoridae от ряда задних щетинок на торакоподе II остались лишь единичные крошечные щетинки (и, по-видимому, единственная большая щетинка имеется у *Saycia*).

Следующим аргументом против выведения Bosminidae из продвинутых Chydoridae является большое число щетинок экзоподитов торакоподов III-V у Bosminidae: 7— 8—5. Максимальный набор щетинок на этих конечностях 8—10—8 у Eurycercidae и у примитивного подсемейства Chydoridae, Sayciidae, 8—8—8. В то же время, максимальное число этих щетинок у продвинутых подсемейств Chydoridae: 7—7—4 у Chydorinae, 7 (6)— 6—4 у Aloninae, у ряда видов последних это число иногда сильно сокращено (Kotov, 2000a, d). Кстати, сокращение числа щетинок на экзоподитах происходило также и в эволюции Macrothricidae (Смирнов, 1976). Так что вряд ли одинаковое число щетинок на экзоподитах *Bosmina* и *Bosminopsis* следует считать синапоморфией Bosminidae.

Анализ морфологии и эмбриологии Anomopoda, проведенный в Главах 3-4 и 7, вылился в филогенетическую реконструкцию, которая опровергает некоторые предыдущие представления (Fryer, 1995; Dumont, Silva-Briano, 1998) о системе отряда. В частности, по моему мнению, Macrothricidae не являются примитивными даже для "хидоридной" ветви Anomopoda, а Bosminidae наравне с Eurycercidae представляет собой базальную ветвь хидоридоподобных животных. При этом выделение отдельных клад на моем филогенетическом дереве Anomopoda всякий раз надежно поддержано несколькими синапоморфиями.

8.5. Гипотетический предок современных Anomopoda

Как показано выше, представляется возможным гомологизировать основные морфологические структуры у Anomopoda, прочих Cladocera и крупных Branchiopoda, реконструировать анцестральное состояние каж-

дой части тела Anomopoda. Эти данные использованы мной для реконструкции гипотетического общего предка Anomopoda, изображенного на Рис. 333-Г, для которого были характерны:

1. Относительно крупный (по меркам Cladocera) размер, но не более 3-6 мм.

2. Относительно массивное, тяжелое тело, покрытое сравнительно толстой кутикулой (хотя не столь толстой, как у современных Chydoridae).

3. Голова с развитой головной капсулой, глазом (с немногочисленными омматидиями) и глазком. Дорсальный орган большой, округлый. Лабрум небольшой.

4. Большая раковинка, полностью скрывающая торакс с торакальными конечностями, абдомен, постабдомен в его подогнутом положении. Выводковая сумка незамкнутая. Ряд однообразных щетинок вдоль брюшного края створки.

5. Торакс из шести сегментов, абдомен из четырех сегментов, каждый из которых с небольшим спинным выростом. Постабдомен массивный, с массивными коготками, сочлененными с телом, и короткими постабдоминальными щетинками при основании. Пищевой желобок имеется. Кишка без петель.

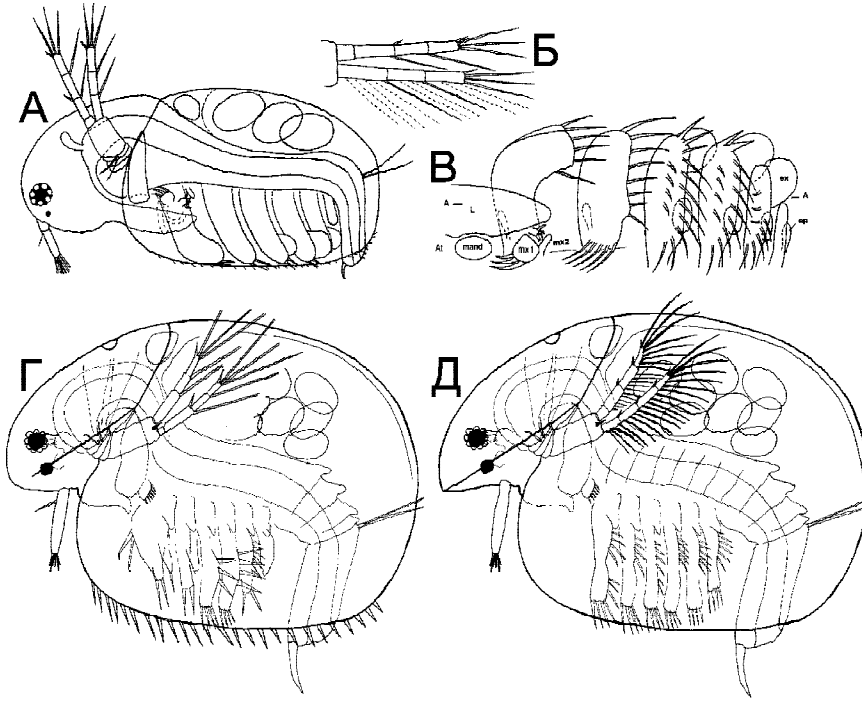


Рисунок 333. Реконструкции предков Anomopoda и Cladocera:
А-В — предок Anomopoda по: Fryer, 1995. Г — гипотетический общий предок Anomopoda, самка (моя реконструкция); Д — гипотетический предок Cladocera (моя реконструкция).

6. Антенна I относительно длинная, сдвинута от переднего края головы назад, несущая терминальный пучок эстетасков и одиночную чувствительную щетинку.

7. Антенна II относительно короткая и массивная, с четырехчлениковым экзоподитом и трехчлениковым эндоподитом. На всех члениках антенны II, за исключением апикальных, не более одной щетинки; на апикальных члениках три щетинки.

8. Мандибулы перетирающего типа.

9. Максиллы I небольшие, с четырьмя щетинками, максиллы II во взрослом состоянии крайне редуцированы.

10. Шесть пар торакальных конечностей с частично утерянным сериальным сходством и, как следствие, метахрональным ритмом их работы, сочетающих способность к соскребанию пищи с субстрата и фильтрации. Два выталкивающих крюка на торакоподе I. Не более двух задних щетинок на дистальных эндитах внутренней части торакоподов II-V. Сильная редукция дистального вооружения гнатобазы III. Эндиты II-V торакопода IV сильно редуцированы или полностью слиты в плоскую лопасть. Торакопод VI пары уменьшен в размере по сравнению с остальными парами, с заметно меньшим числом щетинок.

11. Циклический партеногенез. Полное развитие партеногенетических яиц в выводковой сумке. Минимальные различия между партеногенетическими и гамогенетическими яйцами.

12. Примитивный эфиппиум у гамогенетической самки.

13. Минимальные различия между самцом и самкой.

14. Жизнь, ассоциированная с субстратом в мелких водоемах.

8.6. Отсутствие синапоморфий у Anomopoda и Prochydoridae

В эволюции современных Chydoridae и ископаемых Prochydoridae можно найти явные параллелизмы. Например, как в состав первых, так и вторых входят роды с различной относительной высотой тела, с острым и тупым рострумом, с различным положением мандибулярного сустава. Поскольку Prochydoridae известны только из двух мезозойских местонахождений, имеется немалая вероятность того, что их разнообразие ныне сильно недооценено, и новые роды с другой комбинацией диагностических признаков, будут найдены в будущем. Различение родов этого семейства было основано на различной относительной высоте тела (Smirnov, 1992a). Мое исследование подтвердило правоту такого подхода, но были найдены дополнительные, и, как мне представляется, более важные признаки, не зависящие от ракурса, под которым рассматривается животное, в первую очередь, тип причленения мандибулы и строение головной капсулы.

Фрай (Frey, 1967) разделил Chydoridae на подсемейства на основании различий в положении мандибулярного сустава на головном щите, и этот признак получил одобрение во многих последующих публикациях (Smirnov, 1974, 1996a). Впоследствии было предложено (Negrea et al., 1999; Dumont, Negrea, 2002) поднять ранг подсемейств Chydorinae, Aloninae, Sayciinae и Eurycercinae до отдельных семейств. Таким образом, различие в положе-

нии мандибулярного сустава для современных Anomopoda — это признак как минимум ранга подсемейства.

Если голова *Palaeorak* устроена сходно с таковой современных Chydoridae, то головная капсула *Prochydorus*, сжатая с боков, а не в спинно-брюшном направлении, более характерна для современного семейства Daphniidae. Таким образом, уровень различий по этому признаку между родами Prochydoridae соответствует уровню различий между семействами современных Anomopoda, это группа надсемейственного уровня.

К сожалению, я не нашел ни одного отпечатка Prochydoridae хотя бы с какими-то следами торакальных конечностей, хотя на это были потрачены значительные усилия. Створки Prochydoridae были, видимо, весьма прочными (плезиоморфия для Cladocera), и торакоподы через них на породе не пропечатывались. Указывая на отсутствие информации о торакальных конечностях, Фрайер (Fryer, 1995) заключил, что выделение Prochydoridae в специальное семейство не было обоснованным, и рассматривал их как подсемейство Chydoridae. Однако, по моему мнению, отсутствие информации о торакальных конечностях Prochydoridae, напротив, вызывает сомнения относительно их помещения в отряд Anomopoda.

Гипотеза о том, что Prochydoridae имели однообразные, сериально сходные торакальные конечности с многочисленными сходными фильтрующими щетинками заднего ряда (по типу Ctenopoda) имеет право на существование. Отметим, что ранее Смирнов (Smirnov, 1992a) указал на некоторое сходство антенн II Prochydoridae с Ctenopoda. Хотя это сходство и есть явная синплезиоморфия, родство Prochydoridae с Ctenopoda, а не Anomopoda, не может быть исключено на основании информации, имеющейся к данному моменту времени.

Смирнов (Smirnov, 1992a) и затем Фрайер (Fryer, 1995) обсуждали следующие синапоморфии ископаемых Prochydoridae и современных Chydoridae: (1) высокое овальное тело, (2) наличие головного щита, (3) обе ветви антенны II трехчлениковые, (4) эндоподит с члениками 1-2 несущими только по одной дистальной щетинке. Однако, по моему мнению, высокое тело — это синплезиоморфия двух групп, а признаки 2-4 являются слишком вариабельными среди представителей разных семейств отряда Anomopoda для использования их в качестве диагностических для семейства Prochydoridae.

Фрайер (Fryer, 1995, Figs 1-4, воспроизведено здесь на Рис. 333-A-B) реконструировал предка Anomopoda как животное с удлиненным, цилиндрическим телом. Однако, по моему мнению, предпочтительным выглядит "тяжелый" предок Cladocera и Anomopoda с высоким телом, несколько сжатым с боков, и с массивной головой, заключенной в толстую головную капсулу. Так что относительно высокое тело — это синплезиоморфия Prochydoridae и Chydoridae.

В главе 3 была обсуждена негомологичность головного щита в различных группах Anomopoda. У мезозойского *Prochydorus* мандибулярный сустав расположен на створке. У *Archeoxus* он располагался на границе головного щита и створки, но когда створка отделялась от головного щита при линьке, мандибула оставалась прикрепленной к первой, как у современных Daphniidae. Негомологичность головного щита Chydoridae и Prochydoridae (имеющих щит дафнидного типа) представляется важной для исключения Prochydoridae из хидоридоподобных животных и может сви-

детельствовать о невозможности помещения их в "хидоридную" группу семейств.

Антенна II с трехчлениковыми экзоподитом и эндоподитом характерна не только для Chydoridae, но и для *Bosminopsis* (хотя у другого рода этого семейства, *Bosmina*, экзоподит четырехчлениковый), а также двух родов Ctenopoda, *Sida* и *Limnosida* (Коровчинский, 2004). Поэтому трехчленистость обеих ветвей антенны II — недостаточно весомый признак для признания ближайшего родства между Chydoridae и Prochydoridae, поскольку может свидетельствовать и о родстве первых с Ctenopoda. Несомненно, что редукция числа члеников антенны II проходила независимо у Anomopoda и Ctenopoda, а и даже в пределах одного из семейств Anomopoda, Bosminidae.

По моему мнению, важным признаком для понимания филогенетического положения Prochydoridae являются относительно длинные антенны II, которые заведомо длиннее таковых у Chydoridae — Eurycercidae — Bosminidae, для которых короткие антенны II — хорошая синапоморфия. Так что Prochydoridae не могут быть сближены с Chydoridae.

В отложениях из Хотонта содержится множество эфиппиумов, сходных с таковыми у современных Daphniidae. Однако не было найдено ни одного эфиппиума, который мог быть отнесен к Prochydoridae, и ни одной особи, в которой можно было бы заподозрить эфиппиальную самку. Скорее всего, Prochydoridae не имели эфиппиума, присутствие которого рассматривается как важнейший диагностический признак Anomopoda (Dumont, Negrea, 2002; Swain, Taylor, 2003). По крайней мере, по этому признаку, представители Prochydoridae не укладываются в диагноз Anomopoda.

Смирнов (Smirnov, 1992a) обратил внимание на отсутствие петель кишечника у Prochydoridae. Фрайер (Fryer, 1995) усомнился в том, что сохранность материала достаточна для однозначного заключения об отсутствии петель. Однако, после просмотра материала Смирнова, я нашел, что контуры кишечника хорошо видны на некоторых отпечатках и пришли к выводу о его правоте и безосновательности сомнений Фрайера. Никаких намеков на петли у Prochydoridae найдено не было. Таким образом, подсемейства Chydoridae (Chydorinae, Aloninae и Sayciinae) имеют хорошую синапоморфию — наличие петель кишечника, но Prochydoridae этого признака не имеют.

Вопреки Фрайеру (Fryer, 1995), я рассматриваю наличие максимум одной дистальной щетинки на каждом членике ветвей, помимо апикальных, как важнейшую синапоморфию всех Anomopoda, группирующую их против ископаемых Prochydoridae, и это подтверждает кладистический анализ филогении отряда (см. далее).

Подводя итог, следует сказать, что в действительности, Prochydoridae не имеют синапоморфий с Anomopoda. Напротив, все современные представители отряда Anomopoda имеют синапоморфии, подтверждающие их тесное родство. Таким образом, мое исследование показало, что семейство Prochydoridae должно быть выведено из состава отряда Anomopoda в отдельный отряд Cladocera, филогенетическое положение которого пока не до конца ясно, и только новые находки представителей семейства с сохранившимися торакальными конечностями могут прояснить его.

Глава 9. Филогения Cladocera

9.1. Филогенетическое дерево Cladocera

Ситуация на сегодняшний день такова, что пытаясь провести реконструкцию филогении Cladocera в рамках эволюционно-морфологического подхода, следует склониться к полной политомии Cladocera, следуя идеям Фрайера (Fryer, 1987a-b).

Мной проведен формальный кладистический анализ морфологических признаков, разобранных в главе 7. Помимо них, я включил в анализ немногочисленные анатомические признаки: число остий в сердце (только у Cladocera оно единственное), выраженность печеночных выростов передней кишки (сильно редуцированы или отсутствуют у Cladocera) (признаки 33, 34 в Табл. 13), а также онтогенетические признаки, частично обсужденные выше (признаки 35-38 в Табл. 13).

Формальный кладистический анализ вышеизложенных данных по сравнительной морфологии и онтогенезу Cladoceromorpha (Cladocera + Cyclestherida) (Табл. 13-14), привел к выявлению единственного наиболее экономного филогенетического дерева (TL = 44; CI = 0.955; RI = 0.962), представленного на Цветной вкладке 9-A. Spinicaudata и Laevicaudata были использованы в качестве внешних групп. Бутстреп-тест выявил высокую надежность основных клад.

Кладистический анализ однозначно свидетельствует о монофилии Gymnomera (Onychopoda+Haplopoda), их родстве с Ctenopoda, базальном положении Anomopoda на дереве современных ветвистоусых ракообразных, монофилии Cladocera и монофилии Cladoceromorpha. Отметим полную тождественность моего дерева с таковым, построенным по молекулярно-генетическим данным (Swain, Taylor, 2003, их дерево воспроизведено мной на Рис. 334).

Мой анализ не поддержал объединение Spinicaudata и Cladoceromorpha (Olesen, Richter, 2013) в противовес Laevicaudata, поскольку в него были включены только те признаки, которые важны для группировки клад в пределах Cladoceromorpha. Собственно, анализ филогенетических отношений Spinicaudata и Laevicaudata не входит в мои задачи.

9.2. Анализ основных монофилетических и парафилетических групп в пределах Cladocera

Монофилетическая группа Ctenopoda + Gymnomera, в противовес Anomopoda. Данная клада поддержана шестью синапоморфиями:

4. Покровы тела относительно утончены.

5. Тело цилиндрическое.

6. Голова относительно велика.

10. Головная капсула редуцирована.

18. Антенны II мощные, длинные, с удлиненными базальными члениками.

25. Торакальные конечности с вытянутыми внутренними дистальными частями.

Таблица 13.

Признаки, использованные для реконструкции филогении Cladocemorpha

1. Анаморфоз (0), эпиморфоз (1).
2. Пищевой желобок имеется (0); отсутствует (1).
3. Гонопоры самки открываются на брюшной стороне (0); на спинной стороне или латерально (в выводковую сумку) (1).
4. Покровы тела относительно толстые (0); утончены (1).
5. Тело относительно высокое (0); вытянутое, цилиндрическое (1).
6. Голова относительно невелика (0); велика (1).
7. Глаз с немногочисленными омматидиями (0); с крайне многочисленными омматидиями (1).
8. Глаз небольшой, не занимает всю переднюю часть головы (0); занимает всю переднюю часть головы (1).
9. Глаз не полностью слит (1); полностью слит (1).
10. Головная капсула имеется (0); редуцирована (1).
11. Дорсальный орган небольшой (0); большой (1).
12. Раковинка велика, покрывает голову сбоку (0), не покрывает голову, но покрывает торакальные конечности (1); не покрывает торакальные конечности (2).
13. Постабдомен сжат с боков (0), не сжат с боков, цилиндрический или конический (1).
14. Вооружение постабдомена в виде продольных рядов зубцов имеется (0); редуцировано (1).
15. Постабдоминальные коготки отчленены (0); слиты с постабдоменом или отсутствуют у взрослого животного (1).
16. Антенна I с несколькими члениками (0); одночлениковая (1).
17. На антенне I имеются как дистальные, так и латеральные эстетаски (0); только дистальные эстетаски (1).
18. Антенны II относительно короткие (0); мощные, длинные, с удлиненными базальными члениками (1).
19. Жевательный придаток на коксе личинки (свободноплавающей или эмбрионизованной) имеется (0); сильно упрощен (1).
20. Антенна II с 7 и более члениками в каждой ветви (0), не более чем с семью (1); не более, чем с четырьмя (пять у *Leptodora*) (2).
21. Мандибулы перетирающие (0); с венцами колющих зубцов (1).
22. Проток максиллярной железы открывается на максилле II (0); латерально около основания торакопода I (1).
23. Торакоподов более 14 пар (0); не более 14 пар (1); не более 6 пар (2).
24. Эндиты на внутреннем крае торакоподы: 6 (0); 5 (1).
25. Торакальные конечности с массивными внутренне-дистальными частями (0); с вытянутыми внутренними дистальными частями (1).
26. Торакоподы несегментированные (0); сегментированные (1).
27. Торакоподы несут фильтрующие щетинки (0); без фильтрующих щетинок, с шипами (1).
28. Размер торакоподов сходен (0); резко уменьшается спереди назад (1); полностью утрачена сериальная гомология (2).
29. Экзоподиты имеются (0); маленькие или отсутствуют (1).
30. Эпиподиты имеются (0); отсутствуют (1).
31. Эфиппиум отсутствует (0): имеется (1).
32. На копуляторном органе самца пальпа имеется (0); редуцирована (1).
33. Число остий в сердце более одной (0); одна (1).

34. Печеночные выросты передней кишки хорошо развиты (0); редуцированы или вовсе отсутствуют (1).
35. Циклический партеногенез отсутствует (0); имеется (1).
36. Развитие с личинкой (0); в выводковой сумке, без свободноплавающей личинки (1).
37. Развитие из покоящегося яйца с личинкой (0); без личинки (1).
38. Яйца в выводковой сумке связаны с торакоподами (0); без связи с торакоподами (1).

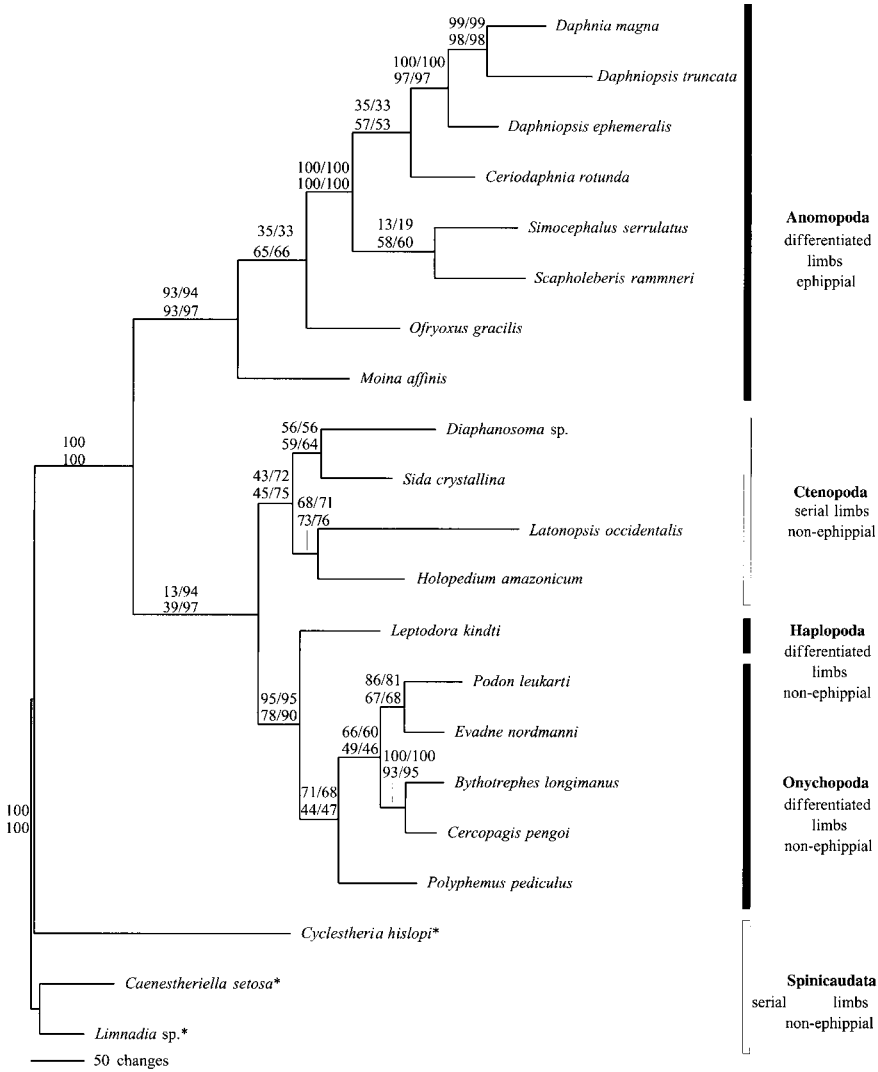


Рисунок 334. Единственное наиболее экономное (maximum-parsimony) дерево, построенное по результатам анализа районов V1, V2, V5, V7 гена 28S и V4 района гена 18S (из: Swain, Taylor, 2003, fig. 5). На кладограмме представлена достоверность каждой ветви, оцененная двумя различными способами.

Таблица 14.

Матрица признаков, использованных для реконструкции филогении Cladoceromorpha. Пробел в информации или неприменимый признак (data missing) помечен "—"

Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Anomopoda	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2
Ctenopoda	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2
Haplopoda	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2
Onychopoda	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2
Cyclestherida	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
Spinicaudata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Laevicaudata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cryptopoda	-	-	-	-	-	0	-	-	-	0	-	1	0	-	0	-	-	1	-	2

Признак	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Anomopoda	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Ctenopoda	0	0	2	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
Haplopoda	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
Onychopoda	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
Cyclestherida	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0
Spinicaudata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Laevicaudata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cryptopoda	0	-	2	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Ctenopoda, Onychopoda, Haplopoda — животные, гораздо более далекие от "тяжелого" предка, чем Anomopoda. Все они гораздо подвижней большинства представителей Anomopoda, а некоторые представители — рекордсмены по скорости передвижения среди планктонных животных. Их синапоморфии явно связаны с увеличением подвижности, то есть, большей удаленностью от "тяжелого" предка Cladocera.

По моему мнению, конечность Gymnomera и Ctenopoda выводится из одного прототипа (отметим, что первую нельзя вывести из последней, поскольку у Ctenopoda сильно редуцированы щетинки переднего ряда, имеющиеся у Gymnomera). У Ctenopoda на дистальной части торакальных конечностей эндиты формируют "псевдо-членики" (annuli), между ними имеются подобия перетяжек. Членики конечностей Gymnomera сформировались, по моему мнению, именно таким образом.

Polyphemus, единственный род семейства Polyphemidae, наиболее базальной ветви на дереве Onychopoda, сохранил двойственное питание (Буторина, 1965; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). Он как бы занимает промежуточное положение между хищными и нехищными Cladocera. *Polyphemus* во взрослом состоянии является активным хищником, атакующим относительно крупных животных: ювенильных особей *Bosmina*, личинок хирономид 1-ого возраста. Однако его молодь в значительной мере питается водорослями и микроскопическими животными, инфузориями, коловратками. В данном случае можно предположить, что способ питания молоди является более близким к анцестральному состоянию, чем таковой взрослого животного. Отметим, что *Polyphemus* способен зависать на некоторое время в толще воды (Буторина, 1995а). По моему мнению, эта особенность поведения досталась ему в наследство от предков, в жизни которых парение занимало большую роль. Возможно, они не были хищниками.

Недавно в глубинной части Черного моря было обнаружено ветвистоусое ракообразное *Pseudopenilia bathyalis*, видимо, ведущее придонный образ жизни (Сергеева, 2004). Оно было помещено автором в отряд Ctenopoda. К сожалению, первоописание данного животного совершенно не соответствовало современным стандартам и сопровождалось весьма наивными рисунками. Однако, изучение типового материала (ныне находящегося, к сожалению, в относительно плохом состоянии) Н.М. Коровчинским (Korovchinsky, Sergeeva, 2008) подтвердило, что выводы Сергеевой были в целом правильны. В отличие от прочих Ctenopoda, однообразные торакальные конечности *Pseudopenilia* несут очень мало щетинок, которые явно не соответствуют фильтрующему типу, поскольку совершенно лишены сетул. Кстати, отнесение данного животного к Ctenopoda не совсем обосновано, оно может быть сближено и с Gymnomera на основании утраты фильтрационного питания. По крайней мере, *Pseudopenilia* демонстрирует возможность отказа от фильтрационного питания в рамках схемы организации конечностей по типу Ctenopoda.

По-видимому, первой ступенью в формировании хищного питания была факультативная макрофагия. Примеры таковой можно найти у представителей Anomopoda. Для крупных *Daphnia* отмечена способность поедать коловраток, инфузорий и других животных, значительно более крупных, чем водоросли, составляющих основу их пищи (Fryer, 1991b). Однако, в отличие от *Polyphemus*, способ питания *Daphnia* нельзя рассмотреть как

истинную макрофагию. Коловратки и другие животные, потребляются этими рачками, скорее, как побочный продукт фильтрации.

Монофилетические Gymnomera (Haplopoda–Onychopoda). Эта группировка выглядит крайне надежной, она поддержана 15 синапоморфиями (их нумерация соответствует Табл. 13):

2. Пищевой желобок отсутствует.

7. Глаз с многочисленными омматидиями.

8. Глаз занимает всю переднюю часть головы.

11. Дорсальный орган большой.

12. Раковинка не покрывает торакальные конечности.

13. Постабдомен не сжат с боков, цилиндрический или конический.

14. Вооружение постабдомена в виде продольных рядов зубцов редуцировано.

15. Постабдоминальные коготки слиты с постабдоменом или отсутствуют у взрослого животного.

21. Мандибулы с колющими зубцами.

22. Проток максиллярной железы открывается латерально около основания торакопода I.

26. Торакоподы сегментированные.

27. Торакоподы без фильтрующих щетинок, с шипами.

28. Размер торакоподов резко уменьшается спереди назад.

29. Экзоподиты маленькие или отсутствуют.

30. Эпиподиты отсутствуют.

Рядом исследователей *Leptodora* (единственный род отряда Haplopoda), у которой из покоящегося яйца выходит личинка метанауплиус, а партеногенетические яйца проходят полное развитие в выводковой сумке, рассматривалась как переходная форма от "Conchostraca" к Cladocera (Eriksson, 1934; Wingstrand, 1978). Негря с соавторами (Negrea et al., 1999) даже предложили выделить *Leptodora* в специальный надотряд Leptodoridae, противопоставленный надотряду Cladocera. К тому же, *Leptodora* – это единственная Cladocera, сохранившая остатки метаморфоза. В отличие от эмбриона, развивающегося в выводковой сумке при партеногенезе (Olesen et al., 2003), у выходящего из ее покоящегося яйца метанауплиуса имеется *palpus mandibularis*, впоследствии исчезающий (Sebestyén, 1931, 1949). Этот придаток характерен и для личинок крупных Branchiopoda, но не встречается у эмбрионов Cladocera.

Особенностью *Leptodora*, которая могла бы быть расценена как свидетельство ее базального положения на филогенетическом дереве Cladocera, является уникальная антенна II с экзоподитом из четырех члеников, и эндоподитом – из пяти. Однако, у метанауплиуса этого рачка эндоподит трехчленистый, как у Onychopoda и части Anomopoda, что, скорее, говорит о вторичном увеличении числа члеников у взрослой *Leptodora*.

Многие авторы сомневаются в первичности типа онтогенеза *Leptodora* (Котов, 2007а-б; Fritsch, 2013), в первую очередь вследствие того, что по многим морфологическим и молекулярно-генетическим признакам *Leptodora* не может претендовать на базальное положение на филогенетическом дереве ветвистоусых ракообразных. В таком случае, личиночное развитие *Leptodora* должно рассматриваться как рекапитуляция к предковому состоянию.

Трибы Haplopoda и Onychopoda (будущие отряды) были объединены в дивизион Gymnomera еще Сарсом (Sars, 1865), который установил все эти

таксоны в рамках подотряда Cladocera. Если по типу развития из покоящегося яйца Haplopoda и Onychopoda различаются, то по многим морфологическим признакам они сходны. Вышеперечисленные признаки, бóльшая часть которых связана с хищным питанием, являются уникальными синапоморфиями группы Haplopoda – Onychopoda среди Cladocera и всех Branchiopoda, что сильно повышает их значимость в рамках филогенетического подхода. Даже, не принимая во внимание кладистическую логику и ссылаясь на необходимость вышеперечисленных преобразований для хищного питания, непросто объяснить конвергенцию сразу по пятнадцати важнейшим признакам. Версия об общем предке выглядит более предпочтительной.

Большинство предшествующих филогенетических реконструкций с использованием морфологических признаков (Martin, Cash-Clark, 1995; Olesen, 1998, 2000) свидетельствует о родстве Haplopoda и Onychopoda (Рис. 335). При этом членистая конечность Gymnomera выводится из филлоподии (Olesen et al., 2001). Версия о том, что членистая торакальная конечность появилась в ходе эволюционного развития ветвистоусых ракообразных единожды, представляется предпочтительной, особенно принимая во внимание их сходство у Onychopoda и Haplopoda (Sars, 1865).

Большинство молекулярно-генетических исследований привели к выводу о монофилии Gymnomera (Braband et al., 2002; Swain, Taylor, 2003; Su et al., 2006). Отметим, что группировка этих отрядов с использованием некоторых генов недостаточно надежна (Taylor et al., 1999; Richter et al., 2001). Особо интересным для исследования филогении Cladocera представляется "молекулярно-морфологический" подход: на основании определения последовательности нуклеотидов в гене, кодирующем малую субъединицу рибосомальной РНК, авторы (Swain, Taylor, 2003) реконструировали ее вторичную структуру и проследили эволюцию некоторых ее фрагментов в пределах Branchiopoda. У Cladocera РНК малой субъединицы имеет дополнительные петли в районах V4 и V7 (Crease, Taylor, 1998). Морфология этих петель различается у разных Cladocera, но у всех Gymnomera она сходна, что также позволяет говорить о монофилии этой группы (Swain, Taylor, 2003).

Исследования эмбрионального развития ветвистоусых ракообразных (Kotov, Boikova, 1998, 2001) не выявили каких-либо существенных различий в раннем морфогенезе зародышей разных отрядов. Это в полной мере относится и к *Leptodora* (Olesen et al., 2003; Boikova, 2008), эмбрионы которой на ранних стадиях развития похожи на таковых у других Cladocera. Отличительные признаки Haplopoda (например, членистые конечности и длинный абдомен, см.: Olesen et al., 2003; Boikova, 2008) появляются у эмбриона *Leptodora* на более поздних стадия его развития, что может свидетельствовать об их вторичности. К сожалению, развитие этого ракообразного из покоящегося яйца (Sars, 1874; Sebestyén, 1931, 1949) описано недостаточно для более детального анализа ее отличий от науплиусов крупных Branchiopoda.

Вторичность личинки у *Leptodora* сомнений не вызывает. Отметим, что возврат к личиночному развитию от прямого встречается у других ракообразных, например, Malacostraca (Scholtz, 2000). По мнению Макрушина (1985а), *Leptodora* обладает наиболее примитивным типом строения желтка как партеногенетических, так и покоящихся яиц, которые, в отличие от

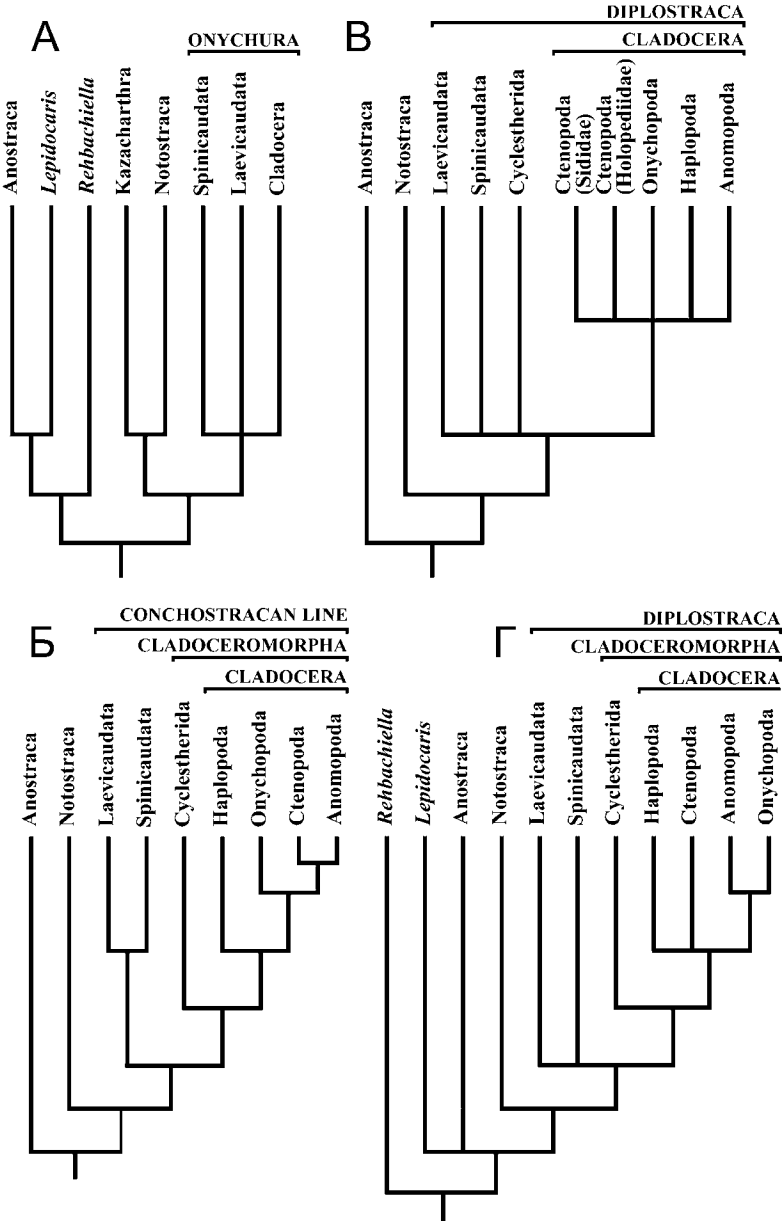


Рисунок 335. Варианты филогенетического дерева Branchiopoda, предложенные разными авторами:
А — Walossek, 1995; Б — Negrea et al., 1999; В — Olesen, 2000; Г — Olesen, 2003 (схематично). Заметьте, что некоторыми авторами в филогенетическую схему включены ископаемые *Lepidocaris* и *Rechbachiella*, в то время как другие авторы их не упоминают.

многих других Cladocera, весьма сходны друг с другом. Однако, такая ситуация также должна быть рассмотрена как вторичная. Предки Cladocera уже имели два типа яиц несколько (хотя и слабо!) различающихся типов. На ошибочность поляризации ряда изменений желтка у Cladocera Макрушиным также указала Бойкова (2012a).

Вингстранд (Wingstrand, 1978) поместил *Leptodora* в основание дерева Cladocera на основании того, что строение ее спермия отличается от такового остальных Cladocera. Однако автор сам пришел к выводу, что спермий *Leptodora* уникален и среди всех Branchiopoda (Wingsdtrand, 1978, P. 19; P. 56). Это означает, что эти признаки — аутапоморфии, неприменимые для определения ее позиции на филогенетическом дереве.

К сожалению, Кристеску и Эбер (Cristescu, Hebert, 2002), показавшие миоценовую дифференциацию таксонов Onychopoda, не включили в свой анализ Haplopoda, ближайших родственников первых. Тем же грешат и статьи Шу и др (Xu, 2011) и Милетта и др. (Milette et al. 2011), показавших миоценовую дифференциацию видов рода *Leptodora*. Время дивергенции двух отрядов Gymnomera осталось неоцененным. Вполне вероятно, что группа Gymnomera обособилась относительно недавно, в кайнозое, о чем, в частности, свидетельствует присутствие ее немногочисленных пресноводных представителей исключительно в северном полушарии.

Парафилетические "Calyptomera" (Anomopoda − Ctenopoda). Ctenopoda достоверно группируется с Gymnomera (см. выше), а не с Anomopoda. Отличия Anomopoda и Ctenopoda подробно проанализированы Фрайером (Fryer, 1987a-b), который специально акцентировал внимание на том, что строение торакальных конечностей Anomopoda не выводится из такового Ctenopoda, и обратно. Он же впервые обратил внимание на то, что общие признаки Anomopoda и Ctenopoda являются синплезиоморфиями в кладистическом понимании (Fryer, 1987b, P. 26). К аналогичным заключениям пришел и Ульсен (Olesen, 1998). Я полностью солидарен с данным заключением, поэтому не будем повторять здесь аргументы в пользу синплезиоморфности того или иного общего признака Anomopoda и Ctenopoda. Таким образом, триба Calyptomera — искусственное объединение, а не монофилетическая группа.

9.3. Ископаемый отряд Cryptopoda на филогенетическом дереве Cladocera

Включение вымершего отряда Cryptopoda в исследование определило его положение как сестринской группы клады Ctenopoda−Haplopoda−Onychopoda, противопоставленной Anomopoda (Цветная вкладка 9-Б). Полученное единственное наиболее экономное дерево следует признать "хорошим" по формальным показателям (TL = 44; CI = 0.955; RI = 0.964). Поскольку дерево, построенное в ходе бутстреп-теста (bootstrap 50% majority-rule consensus tree) не отличалось по характеру ветвления от единственного наиболее экономного дерева, то поддержка надежности клад представлена на той же кладограмме.

Однако следует отметить, что данное положение вымершего отряда может быть и артефактом многочисленных пробелов в имеющейся по нему информации. Группировка Cryptopoda с кладой Ctenopoda−Haplopoda−

Onychopoda поддержана единственной синапоморфией — крайне мощной антенной II (признак 18 в табл. 13-14). Однако в случае находок представителей Cryptopoda лучшей сохранности может оказаться, что мной были упущены другие важные признаки, конфликтующие с данной филогенетической гипотезой.

9.4. Гипотетический предок Cladocera

Таким образом, ветвистоусые ракообразные — это наиболее продвинутая монофилетическая группа Branchiopoda, произошедшая от "Conchostraca"-подобных предков, причем в качестве прототипа Cladocera следует рассматривать взрослую или ювенильную "Conchostraca", а никак не ее личинку. По моему мнению, для предков Cladocera были характерны:

1. Размер около 3-6 мм.

2. Относительно массивное, тяжелое тело. Относительно толстая кутикула (по меркам Cladocera), его покрывающая.

3. Голова с массивной головной капсулой (возможно, с форниксами), снабженная небольшими глазом (с немногочисленными омматидиями) и глазком. Дорсальный орган большой, округлый. Лабрум небольшой.

4. Большая (по меркам Cladocera, но не Branchiopoda в целом) раковинка, полностью скрывающая торакс с торакальными конечностями, абдомен, постабдомен в его подогнутом положении, однако, в отличие от "Conchostraca", не прикрывающая голову и антенны II. Выводковая сумка незамкнутая. Яйца, лежащие в выводковой сумке без связи с телом матери. Гонопоры самки, открывающиеся на спинной стороне под раковинкой.

5. Торакс из шести сегментов, абдомен из четырех сегментов, каждый из которых с небольшим спинным выростом. Постабдомен массивный, с массивными коготками, сочлененными с телом, и короткими постабдоминальными щетинками при основании. Пищевой желобок имеется. Кишка без петель.

6. Антенна I относительно длинная, с терминальным пучком чувствительных эстетасков, сдвинута от переднего края головы назад, как у "Conchostraca".

7. Антенна II относительно короткая и массивная. Коксальная часть с двумя чувствительными щетинками. Базальный членик антенны дистально с шипами на передней и задней поверхности. Обе ветви антенны четырехчлениковые. Каждый членик, снабженный многочисленными плавательными щетинками и единственным дистальным шипом, за исключением базального членика экзоподита, который мал и лишен вооружения.

8. Мандибулы анцестрального для Branchiopoda перетирающего типа.

9. Максиллы I небольшие, однако, снабженные многочисленными щетинками, максиллы II во взрослом состоянии крайне редуцированы.

10. Шесть пар торакальных конечностей в целом фильтрующего типа, однако, с развитыми щетинками переднего ряда, возможно, обеспечивающими соскребывание пищи с субстрата. Пять передних пар однообразно устроены, с относительно большими гнатобазами и с хорошо развитыми экзоподитами (несущими не менее 11 щетинок), эндоподитами и эпиподитами. Торакопод VI пары уменьшен в размере по сравнению с остальными парами, и несет заметно меньше щетинок.

11. Циклический партеногенез. Полное развитие партеногенетических яиц в выводковой сумке. Минимальные различия между партеногенетическими и гамогенетическими яйцами.

12. Отсутствие эфиппиума у гамогенетической самки в его современном виде, но, возможно, створки мертвой самки использовались для предохранения покоящихся яиц.

13. Минимальные различия между самцом и самкой. Хватательный крюк на торакоподе I самца.

14. Жизнь в небольших водоемах, более или менее ассоциированная с субстратом.

Гипотетическая про-Cladocera, изображенная на Рис. 333-Д, называемая мной "тяжелый" предок Cladocera, не сильно отличается от обсуждаемого выше (глава 7) "тяжелого" предка Anomopoda (Рис. 333-Г), который легко выводится из первого.

Глава 10. Происхождение Cladocera и ранняя дифференциация Anomopoda

10.1. Древность Branchiopoda

Хотя отдельными авторами (Linder, 1945; Ax, 1999) и высказывались сомнения в монофилии Branchiopoda, подавляющее большинство исследователей (Walossek, 1993; Spears, Abele, 2000; Giribet et al., 2001; Richter, 2002; Reiger et al., 2005), пришли к выводу об их строгой монофилии. Конечно же, молекулярно-генетические аргументы касаются только современных форм, мы не можем поместить на такие деревья ископаемых представителей. Ульсеном (Olesen, 2007) перечислены 11 синапоморфий Branchiopoda, но отметим, что он исходил из принадлежности к Branchiopoda ископаемых *Rechbachiella* и *Lepidocaris*, которая по моему мнению сомнительна. Аргументы "за" и "против" монофилии были также проанализированы Мартином и Дэвисом (Martin, Davis, 2001).

Branchiopoda — одна из древних групп животных. Валоссек (Wallosek, 1999) предположил, что Branchiopoda обособились в конце раннего кембрия как морская группа, это мнение основано на изучении таких ископаемых, как *Rechbachiella*. Однако, как уже говорилось в главе 7, последняя, видимо, не принадлежала к настоящим Branchiopoda. Большинство авторов вне окружения Валоссека (Walossek, 1993), пытавшихся провести реконструкцию филогении ракообразных (или всех членистоногих), также пришло к выводу, что *Rechbachiella* и *Lepidocaris* не являются ближайшими родственниками Branchiopoda. По Виллсу (Wills, 1997), *Lepidocaris* группируется с Cephalocarida, а *Rechbachiella* — с другим раннепалеозойским ископаемым, *Bredocaris*. В свою очередь, вся эта большая группа является родственниками Leptostraca, а не Branchiopoda. На филогенетическом дереве Шрама и Кёнемана (Schram, Koeneman, 2004a) Branchiopoda оказались более близкими родственниками насекомых, чем *Rechbachiella*. Сун и Янг (Sun, Young, 2006) исключили *Rechbachiella* из истинных ракообразных, такого же мнения придерживается и А.Г. Пономаренко (личное сообщение), который вообще не считает это животное истинным ракообразным. Недавно сами исследователи из группы Валоссека признали, что аргументы против рассмотрения *Rechbachiella* и *Lepidocaris* в пределах Branchiopoda заслуживают внимания (Haug et al., 2012). В своей последней статье по филогении Branchiopoda, Ульсен пришел к выводу, что нет ни одной реальной синапоморфии, объединяющей *Rechbachiella* с современными Branchiopoda, и что хотя "в эволюционном смысле крайне просто вывести морфологию Branchiopoda из таковой *Rechbachiella*, но это не обязательно означает, что они сестринские группы" (Olesen, 2009, P. 16). Анализ морфологии личиночных стадий современных и ископаемых ракообразных (Wolfe, Hegna, 2013) однозначно свидетельствует о неродственности *Rechbachiella* и Branchiopoda.

Среднекембрийское ракообразное *Branchiocaris*, ранее описанное Бриггсом (Briggs, 1976) из формации Бёрджес, Канада и названное Дюмоном и Негря (Dumont, Negrea, 2002) "предшественником" Branchiopoda также должно обсуждаться в связи с происхождением последних с большой осторожностью, я вообще его здесь не обсуждаю.

До самого последнего времени наиболее древними истинными Branchiopoda считались возможные Anostraca из Силура (Schram, 1986). Однако недавно найдены мандибулы и торакальные конечности из среднего-верхнего кембрия, принадлежащие Branchiopoda, скорее всего, также Anostraca (Harvey et al., 2012; Edgecombe, Legg, 2013). По всей видимости, Anostraca-подобным представителям Branchiopoda принадлежат и мандибулы и конечности из нижнего кембрия (Harvey, Butterfield, 2008). При этом показано, что основная диверсификация таксонов современных Anostraca различного ранга произошла уже в мезозое (Daniel et al., 2004), то есть, раннепалеозойские представители этого отряда могли очень сильно отличаться от современных. Но именно Anostraca, а не *Rechbachiella,* должны обсуждаться как примитивные Branchiopoda при рассуждениях о происхождении Cladocera.

Время расхождения Branchiopoda и Malacostraca по разным генам с использованием метода "молекулярных часов" колеблется от 551±19 до 670±58 миллионов лет назад (Pisani et al., 2004), то есть от нижнего кембрия до верхнего докембрия. По другим данным (Gaunt, Miles, 2002), дивергенция *Artemia*/Insecta относится к силуру (428-419 млн. лет назад), древность расхождения насекомых и ракообразных при этом выглядит несколько недооцененной. Отметим, что наиболее древние ракообразные, известные к настоящему времени, относятся к самому концу раннего кембрия (Budd et al., 2001).

Аладин (1996) заключил, что Branchiopoda дифференцировались в раннем девоне (около 400 млн. лет назад), но, методика этого расчета неясна. Время расхождения пары *Daphnia pulex*—*Artemia franciscana* оценивается как 498-485 млн. лет назад и 434-421 млн. лет назад по аминокислотным молекулярным часам и 420/424 млн. лет назад по нуклеотидным часам (Gaunt, Miles, 2002), то есть, от позднего кембрия до раннего девона. Это — время расхождения Anostraca и Phyllopoda (Notostraca, "Conchostraca" и Cladocera, плюс несколько небольших вымерших групп), выглядящее вполне реалистичным. Notostraca (или их ближайшие родственники) и Spinicaudata (или их ближайшие родственники) известны в ископаемом состоянии с девона-карбона (Wright, 1920; Люткевич, 1929; Copeland 1957; Новожилов, 1970; Vannier et al., 2003). Крайне примечательна относительно недавняя находка ракообразного *Castracollis wilsonae* (Fayers, Trewin, 2003) из девонской формации Райни, сочетающего в себе признаки "Conchostraca" и Notostraca. Собственно, это еще более подтверждает данные молекулярно-генетического анализа о монофилии Phyllopoda (Stenderup et al., 2006; Olesen, 2007).

Таким образом, Cladocera, как и их ближайшие родственники, "Conchostraca", принадлежат к одной из древнейших групп животных (Котов, 2007).

10.2. Правомочность взглядов о происхождении Cladocera от "Conchostraca" при принятии допустимости парафилетических таксонов

В учебниках середины XX века (Margalef, 1983) можно было прочитать, что Cladocera произошли от "Conchostraca". С филогенетической точки зрения, подобное утверждение означает, что "Conchostraca" не является

монофилетическим таксоном, поскольку одна из их ветвей дала другой таксон (Cladocera), на что, в частности, обратил внимание Шминке (Schminke, 1981). Еще Линдер (Linder, 1945) подразделил "Conchostraca" на две трибы, Spinicaudata и Laevicaudata. Впоследствии Фрайер (Fryer, 1987a, b) стал активным пропагандистом сборности как "Conchostraca" так и Cladocera. Согласно его представлениям, два ископаемых и восемь современных отрядов Branchiopoda (включая "Cladocera" – Anomopoda, Ctenopoda, Haplopoda, Onychopoda, и "Conchostraca" – Spinicaudata и Laevicaudata) не могут быть сгруппированы внутри Branchiopoda каким-либо образом. Если сборность Cladocera не получила подтверждения (см. далее), то сборность "Conchostraca" была поддержана последующими исследователями, причем Spinicaudata, в свою очередь, признаны сборной группой (Olesen, 1998, 2000, 2002).

Ранее молекулярно-генетическое исследование филогениии Branchiopoda с использованием информации о последовательности 250-267 пар нуклеотидов РНК 12S-субъединицы рибосомы привело к группировке Laevicaudata и Spinicaudata в монофилетическую группу (Hanner, Fugate, 1997). Однако авторы исследовали только по одному виду Spinicaudata и Laevicaudata. Напротив, все последующие филогенетические реконструкции с использованием информации о последовательности полностью сиквенированных консервативных генов (Braband et al., 2002; Spears, Abele, 2000) подтверждают парафилию "Conchostraca" (Рис. 335).

По многочисленным свидетельствам, полученным различными методами, Cladocera и "Conchostraca" формируют монофилетическую группу, называемую Diplostraca Gerstaecker, 1868, другое название – Onychura Eriksson, 1934 (Wingstrand, 1978; Wallosek, 1993; Olesen, 1998; Dumont, Negrea, 2002; Olesen, Richter, 2013) (Рис. 335). Высказываются различные аргументы в пользу правильности того или иного названия (см. Fryer, 1987a), и ситуация с ним не ясна, тем более, что названия таксонов ранга выше группы семейства не регламентируются Международным Кодексом Зоологической Номенклатуры (ICZN, 2000). Негря и др. (Negrea et al., 1999) назвали эту группу "конхостраковой линией". Мартин и Дэвис (Martin, Davis, 2001) рассмотрели Diplostraca в ранге отряда, включающего подотряды Spinicaudata, Laevicaudata, Cyclestherida и Cladocera. Фрайер (Fryer, 1987a) счел сближение этих отрядов в какую-либо группу необоснованным.

Бóльшая часть современных исследователей филогении Branchiopoda склоняется к принятию того, что в пределах Diplostraca имеется три основные ветви – отряды Spinicaudata и Laevicaudata (два отряда бывших "Conchostraca"), а также группа отрядов Cladoceromorpha. Помимо четырех отрядов Cladocera, в состав этой группы вошел еще один отряд бывших "Conchostraca"–Cyclestherida, с единственным семейством Cyclestheridae, объединяющим род *Cyclestheria* и сомнительный род *Paracyclestheria.* Последний скорее всего был установлен по ювенильным стадиям *Cyclestheria* (Olesen et al., 1996). Группировка Cyclestherida и Cladocera (Ax, 1999) в противовес остальным "Conchostraca" подтверждена авторами, конструировавшими филогенетическое дерево Branchiopoda с использованием молекулярно-генетических методов (Crease, Taylor, 1998; Taylor et al. 1999; Spears, Abele, 2000; Braband et al., 2002; Swain, Taylor, 2003; DeWaard et al., 2006; Stenderup et al., 2006; Sun et al., 2011) (Рис. 334). Аналогичные результаты дало детальное исследование морфологии жевательных повер-

хностей мандибул (Richter, 2004). По мнению Ульсена и Рихтера (Olesen, Richter, 2013), сестринской группой для Cladoceromorpha являются Spinicaudata, две эти ветви объединяются в группу Onychocaudata.

Отметим, что морфологи предвосхитили заключение молекулярных генетиков о существовании Cladoceromorpha. Уже давно было замечено (Sars, 1887; Margalef, 1949; Schminke, 1981), что *Cyclestheria* сходна с ветвистоусыми ракообразными морфологически и онтогенетически. Наиболее характерными сходными признаками являются: малое число торакальных сегментов и торакальных конечностей; полностью слитый сложный глаз, вторая антенна не более чем с 7 члениками в каждой ветви; чередование партеногенетического и гамогенетического размножения, "прямое" развитие (на самом деле, личиночные стадии Cladocera проходят в выводковой сумке, Бойкова, 2012б)) из партеногенетического, и, за единственным исключением, из гамогенетического яйца (Olesen, 2003).

Эти признаки могут быть рассмотрены как синапоморфии группы Cladoceromorpha (Cyclestherida — Cladocera). Отметим, однако, что партеногенетическое развитие появилось независимо в разных группах крупных Branchiopoda, так что его наличие не является уникальным для Cladoceromorpha. Партеногенетически размножаются некоторые популяции и облигатно партеногенетические виды *Artemia* (отряд Anostraca) (Dumont, Negrea, 2002). Еще более предсказуемо появление партеногенеза у Spinicaudata, в первую очередь, поскольку вынашивание потомства в выводковой сумке способствует его появлению (Hebert, 1987a-c; Lively, Johnson, 1994; Sassaman, 1995; Weeks et al., 2009). Наличие эфиппиума (линочной шкурки видоизмененной в контейнер для покоящихся яиц) у гамогенетической самки, предлагавшееся в качестве еще одной синапоморфии (Olesen et al., 1996; Olesen, 2003) — признак явно неудачный, поскольку эфиппиум отсутствует у трех отрядов Cladocera из четырех!

Ботнарук и Винья-Байес (Botnariuc, Vica Bayés, 1977) нашли, что в единственной кубинской популяции *Cyclestheria hislopi* из покоящихся яиц выходят личинки гелиофоры. В то же время, все прочие авторы сообщают о "прямом" развитии ее покоящихся яиц (Roessler, 1995). Заключение Ботнарука и Винья-Байеса о личиночном развитии *Cyclestheria* кажется сомнительным. Они не наблюдали за развитием рачков в лаборатории, не видели его покоящихся яиц, а сделали свой вывод на основании анализа фиксированных проб. По моему мнению (Котов, 2007а-б), личинки в пробе могли принадлежать и другому виду и роду "Conchostraca", который на момент отбора проб был представлен только личинками, а взрослые особи последнего в это время отсутствовали. Данной точки зрения придерживаются другие исследователи (Fritsch et al., 2013), которыми даже сделана попытка определить вид, к которому относятся описанные Ботнаруком и Винья-Байес личинки, по-видимому, это обычная в тропиках *Eulimnadia braueriana*.

Cyclestherida известны в ископаемом состоянии из верхней перми (Raymond, 1946; Gallego, Breitkreuz, 1994). При этом основная диверсификация рода *Cyclestheria* проходила в мезозое, в результате чего, на каждом современном континенте имеется как минимум один вид, морфологические отличия между которыми пока остаются неизвестными (Schwentner et al., 2012). Попытки найти отличия между популяциями с разных континентов пока представляются весьма наивными. Например, "отличительные признаки" двух южноамериканских популяций (Yashima et al., 2011) укла-

дываются в общий диапазон изменчивости, который я лично наблюдал у популяций из Азии. Некоторые акты диверсификации австралийских Cyclestherida относятся уже к миоцену, при этом, имел место перенос из Австралии в Азию или обратно (Schwentner et al., 2012). Кстати, сходство видов с разных континентов, которое до сих пор не позволяло их различить, используя морфологические признаки, подтверждает близость строения современных *Cyclestheria* к анцестральному для отряда и Cladoceromorpha в целом состоянию.

Отмечу, что ряд ученых пессимистически настроены по поводу представлений о ближайшем родстве Cladocera и Cyclestherida, например, мои ближайшие коллеги Н. М. Коровчинский и О. С. Бойкова, рассматривающие сходство этих двух групп как конвергенцию. Данное мнение существенным образом связано с неприятием ими группировки таксонов исключительно по синапоморфиям и других положений филогенетического подхода к систематике.

На Цветной вкладке 10-А-Б я попытался визуализовать эволюцию Diplostraca в виде последовательной серии усложнения уровня морфологической организации. Предки Diplostraca произошли от одной из ветвей про-Branchiopoda (первый уровень, покрашен голубым цветом). При этом эволюционно удачным оказался следующий уровень организации, уровень "Conchostraca" (коричневый). Необходимо отметить, что лишь немногие представители последних дожили до настоящего времени. От одной из эволюционных ветвей на данном уровне организации обособились предки Cladoceromorpha, давшие начало Cladocera (зеленый уровень). Cyclestherida — это рано отделившаяся группа, которая по большинству признаков (все они синплезиоморфии) ближе к "Conchostraca", в то же время, при принятии строгой монофилии и группировке исключительно по синапоморфиям — она должна быть признана ближайшим родственником (сестринской группой) Cladocera.

10.3. Изменение представлений о древности Cladocera и Anomopoda

По мнению Бенинга (1941, С. 40) "относительно нежные и быстро разлагающиеся створки и другие хитиновые придатки Cladocera плохо сохраняются в ископаемом состоянии, но это не значит, что они представляют собой только сравнительно молодую ветвь общего и весьма древнего ствола ракообразных". По Мануйловой (1964, С. 61) "происхождение всей группы Cladocera, очевидно, связано с возникновением пресноводных водоемов в начальные этапы исторического периода Земли". Следует принимать во внимание, что подобный вывод сделан во многом на основании наивных представлениях о биогеографии Cladocera, характерных для 60-х годов прошлого века: "Только древностью происхождения можно объяснить крайне широкое распространение многих видов, разорванность ареалов и специфику фауны различных зоогеографических областей" (Мануйлова, 1964, С. 61). Современные работы показывают, что во многих случаях перечисленные выше особенности фаун возникли в результате мезозойских, или даже еще более недавних событий. Никаких шансов найти свидетельства

происхождения Cladocera в паттернах их современного распространения нет. При этом, как будет показано ниже, Мануйлова (1964) в оценке возраста Cladocera была недалека от истины.

Однако в 60-е годы XX века в западной литературе ветвистоусые ракообразные рассматривались как эволюционно молодая кайнозойская группа (Tasch, 1969), в частности, поскольку к тому времени ископаемые Cladocera были известны лишь из кайнозойских отложений (Heidon, 1862; Hagen, 1870; Fritsch, 1910; Dickinson, Swain, 1967).

Фрай (Frey, 1967) первым усомнился в столь позднем обособлении Cladocera, решив, что они появились как минимум в мезозое. Впоследствии Смирновым были описаны ископаемые ветвистоусые ракообразные из перми (Смирнов, 1970б) (это было ошибочное сообщение), юры (Смирнов, 1971г) и, особо хорошо сохранившиеся, многочисленные и относительно разнообразные, с границы юры и мела (Smirnov, 1992a). Еще несколько мезозойских находок было добавлено другими авторами (Xingrong, 1990; Fryer, 1991a; Yan-Bin, Di-Ying, 2008). Также пополнялся, и пополняется по сей день, список кайнозойских местонахождений, в которых были найдены разнообразные Cladocera (Goulden, 1968; Shen, Huang, 1987; Richter, Baszio, 2001), иногда фантастически полной трехмерной сохранности (Leggitt, 2005).

Керфут и Линч (Kerfoot, Lynch, 1987) обсудили возможное обособление Cladocera на границе палеозоя и мезозоя, однако, вскоре эти представления были еще раз пересмотрены в сторону увеличения возраста Cladocera, рядом авторов было высказано предположение о том, что эта группа обособилась в среднем палеозое (Fryer, 1995; Dumont, Negrea, 2002).

Попытки оценить время расхождения отдельных родов Anomopoda касались преимущественно рода *Daphnia*, одного из модельных объектов молекулярно-генетических исследований, причем, в основном использовались данные по последовательности нуклеотидов в гене, кодирующем 12S субъединицу РНК. Все авторы были едины во мнении о мезозойской дифференциации подродов *Daphnia* и даже основных групп видов внутри данного рода (Табл. 8).

Древность Cladocera не вызывает сомнений у исследователей, использующих различные подходы к их изучению. Молекулярно-генетические данные однозначно свидетельствуют о палеозойской дифференциации отрядов. Однако разные современные авторы по-разному оценивают время происхождение группы. Швентнер и др. (Schwentner et al., 2012) предлагают самое консервативное понимание возраста дифференциации Cladocera (250 млн. лет для дифференциации Cladoceromorpha, то есть, примерно на границе палеозоя и мезозоя). Напротив, исследование филогении семейства Chydoridae (отряд Anomopoda) с помощью данных по последовательности нуклеотидов в нескольких генах разной степени консервативности (митохондриальных COI, 16S и ядерного 18S) привело авторов (Sacherová, Hebert, 2003) к выводу о том, что подсемейства Chydoridae обособились еще в среднем палеозое, около 400 млн. лет назад. Однако Chydoridae — это лишь одно семейство одного, хотя и самого обширного, из отрядов Cladocera. Так что, согласно подобной логике, Anomopoda и Cladocera в целом дифференцировались как минимум в среднем палеозое. Именно такой оценки возраста группы придерживается и автор данной книги.

10.4. Отказ от представлений о полифилии Cladocera

Эриксон (Eriksson, 1934) утверждал, что пары отрядов Anomopoda—Ctenopoda и Onychopoda—Haplopoda (то есть Calyptomera и Gymnomera) — это две независимые линии в пределах Branchiopoda. Лёпманн (Löpmann, 1937, Fig. 5, воспроизведен здесь на Рис. 336), в ходе рассуждений о неотеническом происхождении Cladocera, не исключал, что разные Cladocera (в первую очередь, с разным числом торакальных сегментов) произошли от личинок "Conchostraca" разных стадий, что предполагает полифилию. Мордухай-Болтовской (Mordukhai-Boltovskoi, 1968) отметил несоответствие строения торакальных конечностей Gymnomera диагнозу Branchiopoda.

Старобогатов (1986) поместил отряды Anomopoda—Ctenopoda и Onychopoda—Haplopoda в разные подклассы ракообразных, преимущественно принимая во внимание различия в строении их торакальных конечностей. Система Старобогатова базировалась на слишком общем анализе Crustacea, с привлечением ограниченного числа признаков и игнорированием многих других важных особенностей строения. В течение 80-90-х годов XX века ряд отечественных исследователей следовал системе Старобогатова (1986), но к настоящему моменту произошел полный отказ от нее. В других странах она и в прошлом не встречала какого-либо понимания. Вряд ли стоит считать ее удачной, как минимум, в части Cladocera и Branchiopoda в целом.

Наиболее последовательным пропагандистом идеи о полифилии ветвистоусых ракообразных стал Фрайер (Fryer, 1987a-b), один из виднейших исследователей Branchiopoda XX века. По его мнению (Fryer, 1987b), диагнозы группы Cladocera, приведенные различными авторами содержат больше упоминаний об исключениях или альтернативных состояниях признаков, чем об синапоморфиях ветвистоусых ракообразных. Особое внимание Фрайер уделил демонстрации различий между Anomopoda и Ctenopoda, а также между Haplopoda и Onychopoda (Fryer, 1987b) и различным недостаткам предшествующих попыток объединения отрядов Branchiopoda в какие-либо группы в рамках той или иной классификации (Fryer, 1987a). По предложенной им (Fryer, 1987a) макросистеме Branchiopoda, Anomopoda, Ctenopoda, Haplopoda и Onychopoda рассматриваются в статусе отдельных отрядов, наравне с отрядами ныне живущих крупных Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Laevicaudata и Spinicaudata.

Публикации Фрайера оказали значительное влияние на последующих исследователей, хотя большинство из них (Walossek, 1993; Martin, Cash-Clark, 1995; Olesen, 1998; Fritsch et al., 2013) и не приняло идею о полифилии Cladocera. Ныне подход Фрайера, согласно которому основные ветви Cladocera рассматриваются в статусе отрядов, широко используется исследователями, в том числе и вышеупомянутыми сторонниками монофилии Cladocera. Я также его поддерживаю.

Мартин и Кэш-Кларк (Martin, Cash-Clark, 1995) попытались сформулировать синапоморфии Cladocera, и это им в значительной степени удалось сделать, хотя некоторые из предложенных ими признаков явно непригодны для филогенетических реконструкций. Так, створки, не покрывающие голову и антенны II, характерны не только для Cladocera, но и для Laevicaudata. Сериальное сходство торакальных конечностей — также при-

знак, сформулированный слишком поверхностно: даже у Ctenopoda, с максимально выраженным сходством между торакоподами разных пар, первая и, особенно, шестая пары устроены особым образом. По моему мнению, дифференциация торакальных конечностей разных пар — общее направление эволюции Cladocera. Однако некоторые из предложенных вышеупомянутыми авторами синапоморфий Cladocera действительно убедительны (см. ниже).

На рубеже веков развернулась дискуссия между Ульсеном (Olesen, 1998, 2000, 2002) и Фрайером (Fryer, 1999, 2001, 2002) о филогении Branchiopoda, где полифилия Cladocera была одним из важных вопросов. После публикации первым (Olesen, 1998) работы, основанной на кладистическом анализе 56 морфологических признаков, Фрайер (Fryer, 1999) оспорил ряд заключений Ульсена, показав, что многие признаки, используемые им, не имеют значения для макросистемы Branchiopoda, а также выявил многочисленные неточности в матрице Ульсена. Я полностью согласен с Фрайером в том, что эта матрица была построена неаккуратно, а кодировка многих признаков для их последующего анализа была проведена неточно. Добавлю, что Ульсен (Olesen, 1998) не провел "внутренних" тестов, рекомендуемых в рамках кладистического подхода для проверки достоверности отдельных ветвей построенного филогенетического дерева, например, bootstrap или jackknife тест, реализуемых той же самой кладистической программой PAUP, которую он использовал (Swofford, 2000). Поэтому осталось неясным, насколько достоверно группирование тех или иных клад на его дереве. Из пяти предложенных синапоморфий Cladocera одна явно неудачна, а именно: карапакс покрывает только торакс (это "отличие" от "Conchostraca" выдуманное, к тому же, признак неприменим к Gymnomera). В то же время, Фрайер (Fryer, 1999) был (по моему мнению) неправ, когда сомневался в четырех других признаках, перечисленных Ульсеном как синапоморфии Cladocera:

1) число члеников в обеих ветвях антенны II сокращено до четырех (и менее);

2) число торакальных конечностей сокращено до шести (и менее);

3) яйца лежат в выводковой камере без связи с торакоподами;

4) гонопоры самки открываются на спинной стороне или латерально (то есть открываются в выводковую сумку).

Ульсен (Olesen, 2000) после выхода статьи Фрайера признал некоторые из своих ошибок, значительно переработал свою матрицу и получил новое дерево, с большим числом политомий, более низким индексом консистенции, но с основными монофилетическими группами на нем, повторяющими таковые на первом дереве. Вместе с тем, он отметил, что критика Фрайера была основана на априори сделанных выводах, в том числе о полифилии Cladocera, что неприемлемо в рамках кладистического подхода. Фрайер (Fryer, 2001) вновь нашел ряд ошибок в новой статье Ульсена, и (справедливо) назвал матрицы с многочисленными фактологическими ошибками "ахиллесовой пятой" кладистики. Дискуссия в журнале "Crustaceana" была продолжена в двух новых статьях (Olesen, 2001; Fryer, 2002), и в примечании к последней из них редакционная коллегия сообщила, что дискуссия закрыта, и более статей на эту тему публиковаться не будет. Отметим, что на последнем филогенетическом дереве Ульсена, построенном с учетом некоторых замечаний, Cladocera — опять-таки, монофилетическая группа.

Свое видение диагностических признаков Cladocera изложили также Н.М. Коровчинский и О.С. Бойкова (Korovchinsky, Boikova, 2008), являющиеся противниками их группировки с Cyclestherida. Они перечислили среди признаков, объединяющих Cladocera: (1) не более 11 сегментов тела; (2) не более шести сегментов в груди и не более трех сегментов в абдомене; (3) большую голову, не прикрытую сбоку створками карапакса; (4) единственный, внутренний глаз; (5) антенну I с девятью или меньшим числом дистальных эстетасков и единственной сенсорной щетинкой; (6) большую антенну II с массивным базиподитом и 2-4 (в единственном случае 5) члениками в каждой ветви; (7) двустворчатую раковинку, растущую кзади от заднего края головы; (8) не более шести торакоподов, последние из которых сильно отличаются о передних; (9) крупный постабдомен с постабдоминальными коготками и постабдоминальными щетинками. Большинство из этих признаков уже были обсуждены выше.

10.5. Вопрос о неотеническом происхождении Cladocera

По-видимому, первым исследователем, предложившим концепцию неотенического происхождения ветвистоусых ракообразных, был К. Клаус (Claus, 1876) — один из виднейших исследователей Branchiopoda XIX века. Эта идея была популярна в XX веке (Eriksson, 1934; Margalef, 1949; Remane, 1960; Schminke, 1981). Особенно детально неотеническое происхождение Cladocera было обсуждено Лёпманном (Löpmann, 1937, 1940) (см. Рис. 336). Однако в конце XX—начале XXI веков эта концепция подверглась серьёзной критике.

Маргалеф (Margalef, 1949) предположил, что партеногенетическое размножение Cladocera появилось как педоморфоз. По его мнению, когда личинки "Conchostraca" приобрели способность к размножению, этот способ размножения был особым, отличным от размножения взрослых животных. Последнее утверждение выглядит сомнительным. Эмбрион Cladocera при партеногенетическом размножении и в покоящемся яйце проходит одинаковые стадии развития (Vollmer, 1912). Из выводковой сумки и покоящегося яйца Anomopoda и Ctenopoda выходят сходные ювенильные животные.

У представителей отряда Onychopoda рачки первой генерации, вышедшие из покоящихся яиц, несколько отличаются от таковых вышедших из выводковой сумки матери при партеногенетическом размножении. Они немного недоразвиты: лишены некоторых щетинок на антеннах II, имеют короткий хвостовой придаток и первую торакальную конечность (Зозуля, 1977; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). Однако эти различия, скорее, следует объяснить тем, что у Onychopoda эмбрион в выводковой сумке получает питание от матери (за счет чего способен дольше продолжать развитие), а в покоящемся яйце он питается исключительно запасенным желтком (и развитие должно быть несколько сокращено вследствие ограниченности ресурса питания), чем независимым возникновением двух типов размножения. Животное первого возраста, вышедшее из покоящего яйца, быстро проходит еще одну дополнительную линьку, что отличает его от всех последующих партеногенетических поколений (Зозуля, 1977).

Гораздо более правдоподобно выглядит предположение о прямом выведении всех стадий развития партеногенетического яйца из соответствующих стадий покоящегося (гамогенетического) яйца. Этот путь и наиболее экономен (maximum parsimony), поскольку предполагает только один эволюционный шаг вместо серии шагов по теории Маргалефа (неотеническая эволюция — полный отказ от старого способа размножения — появление нового способа размножения).

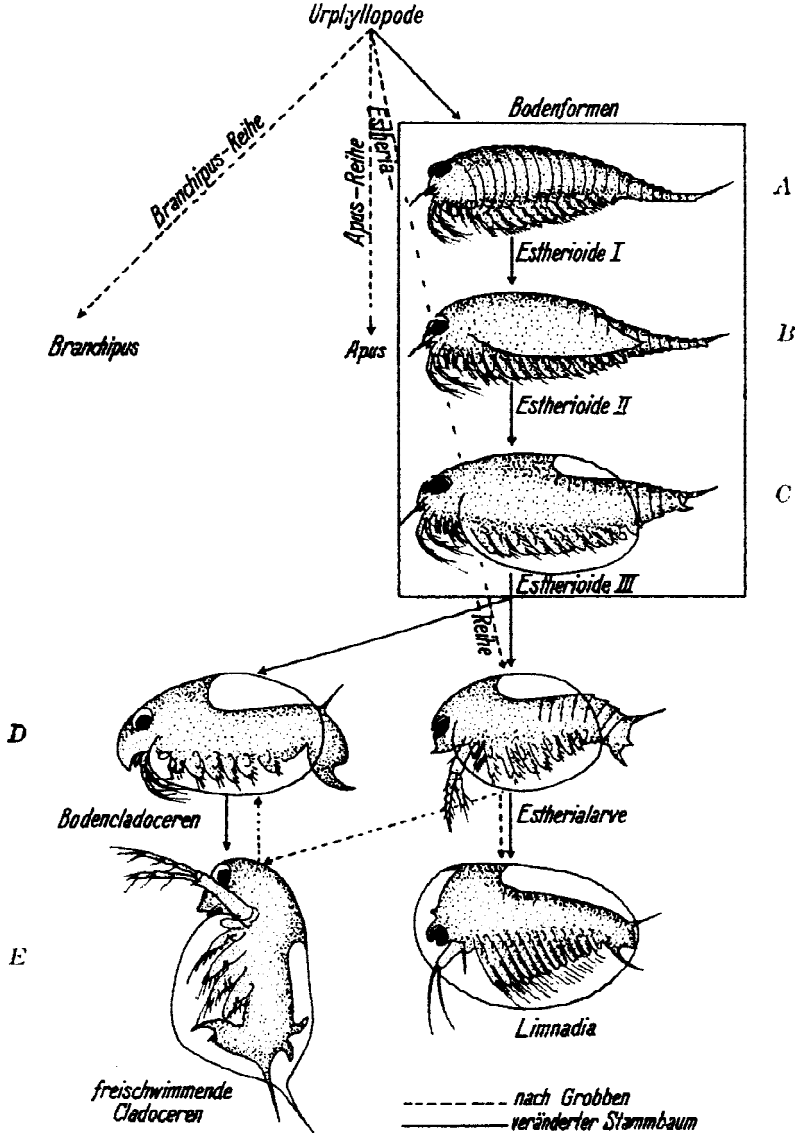


Рисунок 336. Неотеническое происхождение Cladocera по Лепману (Löpmann, 1937).

У ряда таксонов Cladocera судьба самки, вышедшей из яйца, уже определена — она станет либо партеногенетической, либо гамогенетической. Однако, у многих других ветвистоусых рачков, например *Daphnia*, партеногенетическая самка может перейти к гамогенетическому размножению, и наоборот (Макрушин, 1985а). Это доказывает, что один способ размножения прямо выводится из другого. Тем более что партеногенетические и гамогенетические яйца ветвистоусых ракообразных изначально были сходными по своему строению (Макрушин, 1985а). Единственной Cladocera с принципиально различным развитием партеногенетического и покоящегося яйца остается *Leptodora*, однако, подобный тип онтогенеза вторичен (см. выше).

По мнению Ульсена, (Olesen, 1999, 2003), признание Cyclestherida как "недостающего звена" между "Conchostraca" и Cladocera с точки зрения эволюции онтогенеза и генетического родства приводит к отвержению концепции о неотеническом происхождении Cladocera. У *Cyclestheria*, ближайшей родственницы Cladocera, партеногенетические яйца уже развиваются в выводковой сумке, из которой выходит ювенильное животное, весьма сходное со взрослым рачком. Так что представляется весьма вероятным, что уже на стадии обособления Cyclestherida и Cladocera (то есть у примитивных Cladoceromorpha) развитие партеногенетических яиц уже полностью протекало под створками, в выводковой сумке. При этом тип строения *Cyclestheria* легко выводится из строения примитивных "Conchostraca" (Olesen et al., 1996). Для неотенического происхождения Cladocera, по мнению Ульсена, места не остается. При объяснении происхождения Cladocera можно вполне обойтись и без идей о неотении, а прямо вывести взрослое животное из взрослого же *Cyclestheria*-подобного предка. При этом согласно принципу "бритвы Оккама", последнее, более простое объяснение является более вероятным.

Бойкова (2010) выступила в защиту гипотезы о неотеническом происхождении Cladocera. По ее мнению, признание Cladocera и Cyclestherida родственниками, и того, что их предок уже имел "прямое" развитие не противоречит гипотезе неотенического происхождения первых. "Чтобы ответить на этот вопрос необходимо разобраться в терминологии" (Бойкова, 2010). Скорее, говоря о конфликте гипотез, Ульсен имел в виду прогенез (ускорение полового развития при сохранении темпов соматического развития). В то время как неотения (замедление темпов развития и приостановка морфологической дифференциации органов) совершенно не противоречит прямому развитию предка, для приостановки не имеет значение, были ли эмбрионизованы личиночные стадии или нет. Бойковой (2010) при сопоставлении стадий развития Cyclestheria и Cladocera продемонстрирована приостановка развития ряда структур у вторых (по сравнению с первыми).

Отметим, что в своей более поздней работе Ульсен (Olesen, 2009, P. 36) уже более осторожно высказался по поводу отказа от неотенической теории: "Таким образом, я заключаю, что Cladocera, вероятно, не произошли от свободноплавающей личинки Spinicaudata посредством неотении, по крайней мере, тем путем, который обычно под этим понимался".

Формальное кладистическое попарное сравнение стадий в эмбриогенезе Cladocera разных отрядов и личиночном развитии крупных Branchiopoda (Fritsch et al., 2013) привело к выводу о том, что эволюция Cladoceromorpha была серией последовательных шагов, а не разовым событием, предпола-

гаемым неотенической теорией. При этом сами авторы отметили явную путаницу в применении терминов "неотения", "прогенез", и так далее.

Аргументы как с одной, так и другой стороны мне представляются весьма важными. Возможно, стоит вернуться к компромиссному мнению (Anderson, 1967) о выведении взрослых Cladocera из ювенильных "Conchostraca", а не из их личинок. По моему глубокому убеждению, предки Cladocera ни в коем случае не походили на личинок. Первые были гораздо менее подвижными, если хотите, неуклюжими, никак не похожими на личинку – расселительную стадию. Моя концепция "тяжелого" предка (см. выше) не отрицает его происхождения в результате замедления развития ювенильных "Conchostraca". Отметим, что это замедление развития имело место уже у общего предка Cladocera и Cyclestherida, это было начало пути к Cladocera.

Поскольку неотенические преобразования затрагивают далеко не все морфологические структуры, чем достигается мозаичность эволюции, и могли происходить разновременно (Fritsch et al., 2013), в целом лучше говорить о неотенических тенденциях в эволюции Cladocera, чем о всеобъемлющей неотении.

10.6. Континентальные водоемы как место возникновения Cladocera

Branchiopoda современного типа существуют исключительно в континентальных водоемах в настоящее время и в течение бóльшей части своей истории (Walossek, 1993; Аладин, 1996; Fryer, 1996a). При этом некоторые представители крупных Branchiopoda, якобы, не изменились за сотни миллионов лет, например, виды рода *Triops* существуют неизменными как минимум с перми (Suno-uchi et al., 1997; Dumont, Negrea, 2002) (хотя данное мнение спорно и должно быть проверено путем аккуратного морфологического анализа на современном уровне). Однако в каких водоемах произошли Branchiopoda?

Мнение о том, что Branchiopoda дифференцировались как исходно морская группа (Gross, 1934; Tasch, 1969; Старобогатов, 1970; Potts, Durning, 1980; Макрушин, 1992; Кауфман, 2005) было распространено в конце XX века. По мнению Валоссека (Walossek, 1993) (основанному на изучении *Rechbachiella,* которая обитала на дне моря, и которая, как я неоднократно упоминал, не являлась представителем Branchiopoda), жаброногие ракообразные возникли в морях в кембрии, но уже в девоне они переселились в континентальные водоемы и исчезли из морей. По мнению Бирштейна (1985), вселению различных групп животных в пресные воды из морей мог способствовать тот факт, что соленость мирового океана начала палеозоя была сильно ниже, чем в настоящее время, вследствие чего морская и пресноводная фауны были менее изолированы друг от друга.

Однако представления о ранних этапах формирования континентальных водоемов сильно изменились с тех времен. Хотя океан в раннем палеозое уже имел соленость, близкую к современной, "наиболее распространенными водоемами на континентальной коре были, если не по числу, то по площади, эпиконтинентальные моря. При слабой связи с океаном (если уже существовал океан) они часто должны были опресняться. Озера,

наоборот, в прошлом гораздо чаще, чем ныне становились конечными водоемами стока и осолонялись. ... Провести границу между разными типами водоемов на континентальной коре весьма трудно и тем труднее, чем глубже мы продвигаемся в геологическую историю" (Пономаренко, 2012, С. 94). Последнее утверждение в наибольшей степени касается именно кембрия. Отметим, что при этом континентальные кембрийские водоемы по своей биоте еще в целом почти не отличались от морских (Пономаренко, 2012).

Имеются возражения против первично морского происхождения Branchiopoda. Например, в случае использования формального подхода - картирования на филогенетическом дереве Branchiopoda типов обитания у разных их групп — оказывается, что все рано ответвившиеся группы (Anostraca, вымерший *Castracollis*, Notostraca, Kazacharthra) — обитатели временных континентальных водоемов, из чего, согласно формальной кладистической логике, следует предположить, что их общий предок жил там же (Olesen, 2007). Однако ископаемые находки несколько подрывают такую (еще раз заметим — формальную) точку зрения, поскольку в среднем палеозое немало Branchiopoda жило и в морях.

Аладин (1996, С. 179) заключил, что "самые древние Branchiopoda жили в пресных и олигогалинных водоемах по окраинам морских бассейнов", и это похоже на правду. Однако, даже "вопрос о морской или пресноводной природе многих палеозойских водных позвоночных остается открытым, несмотря на многолетнюю дискуссию" (Пономаренко, 2012). Я сомневаюсь, что имеется какой-либо другой путь понять, где произошли Branchiopoda, за исключением поиска новых палеозойских ископаемых.

"Conchostraca" — также весьма древняя группа. Тэш (Tash, 1969) предполагал, что карбон был временем, когда "Conchostraca" перешли из морей в пресные водоемы. Действительно, в это время они встречаются совместно как с типично пресноводными обитателями, так и с явно морскими животными (Kummerow, 1939). Однако Conchostraca встречаются, хотя и более редко, и в более поздних морских местонахождениях (А.Г. Пономаренко, личное сообщение). Ульсен (Olesen, 2007) справедливо отметил, что, поскольку "Conchostraca" парафилетичны, среди них могут оказаться и формы, занимающие более базальное положение на филогенетическом дереве, чем все современные Phyllopoda. Поскольку "Conchostraca" встречаются в раннем палеозое и в морях и в континентальных водоемах, то без дополнительных исследований ископаемых форм с хорошо сохранившимися конечностями преждевременно говорить о месте происхождения Phyllopoda, как и о месте происхождения ранних Branchiopoda.

От происхождения Branchiopoda, затем "Conchostraca", я перехожу к вопросу о происхождении Cladocera. Макрушин (1990, 1991a), проанализировав строение желтка партеногенетических и покоящихся яиц Cladocera, пришел к ряду выводов об их ранней эволюции. По его мнению, предки ветвистоусых ракообразных обитали в море, "размножение при помощи латентных и субитанных яиц — вторичное явление", возникшее "при вселении из моря в пресные воды в эстуариях или уже в пресных водах как адаптация к специфическим условиям обитания в континентальных водоемах" (Макрушин, 1991a, С. 64). Более того, Макрушин (1992) заключил, что Cladocera проникали в пресные воды неоднократно и что Moinidae, Daphniidae, Chydoridae, Macrothricidae, Bosminidae и Latonini являются па-

леолимническими семействами, в то время как Leptodoridae, Holopediidae, Sididae, Cercopagidae и Polyphemidae — мезолимническими, следуя терминологии Мартинсона (1967) и Старобогатова (1970).

Мнение о Cladocera как исходно морской группе (Кауфман, 2005), как и неспособность про-Cladocera откладывать покоящиеся яйца (Макрушин, 1991а), мне представляется ошибочным. Принимая предположение о среднепалеозойском (Dumont, Negrea, 2002) происхождении ветвистоусых ракообразных, следует отметить, что морские представители крупных Branchiopoda к тому времени уже были относительно редки, а таковые из континентальных водоемов — весьма многочисленны. Некоторые другие возражения против гипотезы о морском происхождении Cladocera приведены Бойковой (2012а).

Однако, относя происхождение Cladocera к девону, следут принимать во внимание, что это был период установления различий между морской и пресноводной биотами. До девона существовали лишь околоморские прибрежные амфибиотические ландшафты без выраженной береговой линии (Еськов, 2004). Девонские озера были многочисленными, относились к различным типам. "Большинство озер девона образовалось на континентальных окраинах и в тектонических бассейнах, которые время от времени сообщались с морем" (Пономаренко, 2012, С. 109). Относя происхождение Cladocera к более позднему периоду (что мне представляется менее убедительным), следует однозначно принять версию о том, что эти события происходили в континентальных водоемах.

Попробуем найти доказательства происхождения Cladocera в континентальных водоемах, анализируя особенности биологии их современных представителей. Еще Гибитс (Gibitz, 1922) предположил, что современная морская фауна Cladocera произошла из пресноводной путем вноса с речными стоками, и это мнение было поддержано рядом отечественных и зарубежных исследователей (Мануйлова, 1964; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987; Аладин, 1996; Fritsch, 2013). Версия об исходной пресноводности Cladocera также поддержана Фраем (Frey, 1991a, 1993).

Все немногочисленные истинные обитатели мирового океана среди Cladocera (то есть виды, постоянно живущие там и способные к размножению в морской воде, а не выжившие после вынесения в море реками), такие как *Penilia* (Ctenopoda), несколько видов семейства Podonidae (Onychopoda) (при этом, хотя Podonidae встречаются и в отдалении от берега, они, все же, тяготеют к прибрежным водам), а также *Bosmina coregoni maritima*, выглядят недавними вселенцами из континентальных водоемов (Gibitz, 1922; Аладин, 1996).

Бóльшая часть современных Onychopoda — это эндемики Каспийского моря (Мордухай-Болтовской, 1968; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987), континентального водоема, по ошибке называемого "морем" а не озером. Каспийское озеро играло важную роль в истории Onychopoda. Согласно молекулярно-генетическим данным, все современные таксоны отряда Onychopoda дифференцировались в Понто-Каспийском бассейне (причем всего около 12 млн. лет назад), откуда уже проникли в мировой океан в позднем миоцене — раннем плейстоцене, когда бассейн соединялся со Средиземным морем (Cristescu, Hebert, 2002). При этом представители Onychopoda, обитающие в мировом океане, относятся только к наиболее продвинутому семейству Podonidae. Семейства Polyphemidae и Cercopagidae,

занимающие базальное положение на филогенетическом дереве Onychopoda, представлены только пресноводными (*Polyphemus* и *Bythotrephes*) или изначально понто-каспийскими (*Cercopagis*) родами.

Конец XX века был отмечен экспансией Onychopoda из Понто-Каспийского бассейна в различные районы мира благодаря активности человека. Этому способствовало соединение бассейнов рек каналами, создание новых водоемов в виде обширных водохранилищ в непосредственной близости от впадения больших рек в Черное, Азовское и Каспийское моря, а также перенос рачков в балластных водах. Onychopoda-вселенцы появились в бассейнах Дуная и Днепра, водоемах бассейна Волги, Великих Озерах Северной Америки и Балтийском море (Литвинчук, 2005; Ривьер, 2005). Та легкость, с которой Onychopoda из Понто-Каспийского бассейна акклиматизируются в различных водоемах (как морях, так и пресноводных озерах и водохранилищах), свидетельствует об их недавнем происхождении. Район их аборигенного проживания имеет сложную геологическую историю, Понто-Каспийский бассейн неоднократно соединялся с мировым океаном, а также имел связи с бассейнами рек, с которыми ныне эта связь отсутствует (Аладин, 1996). Если бы эндемичные Onychopoda к тому времени уже существовали, они имели бы хороший шанс расселиться более широко в прошлом, подобно тому, как это случилось в последнее время. Однако подобного расселения не произошло.

Penilia не может претендовать на базальное положение на филогенетическом дереве отряда Ctenopoda, хотя этот род и выделен в особое подсемейство Penilinae семейства Sididae (Аладин, Коровчинский, 1984; Коровчинский, 2004). Мало того, мезозойские Ctenopoda имеют мало общего с *Penilia*, и, к тому же, явно были пресноводными животными. Несомненно, что Ctenopoda — исходно пресноводная группа.

Обитающая в Балтийском море *Bosmina coregoni maritima* не принадлежит к самостоятельному виду, как считалось ранее, а представляет собой популяцию *B. coregoni* (D. Taylor, личное сообщение). Причем она проникла в Балтийское море недавно, уже после того, как данный регион освободился от ледового щита, всего около 10 тысяч лет назад.

Ряд видов ветвистоусых ракообразных, в первую очередь Anomopoda, являются в целом пресноводными животными, но при этом проникают в прибрежные районы морей с относительно низкой соленостью (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Alona* sp.) (Flössner, 1972). Лилльеборг (Lilljeborg, 1901) нашел, что из 42 видов семейства Chydoridae, известных (к тому времени) из Швеции, 11 встречаются в Ботническом заливе, Флёсснер (Flössner, 1972) привел даже большую долю видов Chydoridae, проникающих в Балтийское море, 25 из 43, известных для Германии. Однако факт наличия рачков в прибрежных бухтах не свидетельствует о том, что они там живут постоянно и способны к размножению в морской воде. Описаны специфические виды Anomopoda, якобы обитающие в морских эстуариях и бухтах (например, *Alona taraporevalae*, найденная при солености до 22‰), но до конца неясно, не были ли вынесены эти рачки в море реками.

Процесс формирования морской фауны Cladocera, видимо, продолжается и поныне. Многие из "пресноводных" Anomopoda способны проникать и в солоноватоводные, и даже очень соленые внутренние водоемы (Frey, 1991a, 1993). При этом многие виды там обитают постоянно и размножаются, в первую очередь *Moina* и часть видов *Daphnia* ("*Daphniopsis*").

Описаны эндемики внутренних водоемов со значительной соленостью, например, австралийский *Celsinotum* (Frey, 1991a), обитающий при 14‰. Отметим, что проникновение Cladocera во внутренние солоноватоводные водоемы выглядит гораздо более затрудненным, чем в морские, поскольку первые обладают весьма различным и варьирующим в течение сезона солевым составом, в то время как солевой состав морей относительно стабилен (Frey, 1993).

По моему мнению, крайне важен тот факт, что все современные истинные обитатели морских бассейнов (то есть виды, встречающиеся на значительном отдалении от берегов и способных к размножению в морской воде) среди Cladocera — животные планктонные, и произошли они от планктонных же пресноводных предков. При этом для про-Cladocera планктонный образ жизни не был характерен (см. далее). Гипотеза о морском происхождении Cladocera должна быть отвергнута, и принята версия об их происхождении в континентальных водоемах.

10.7. Анцестральный образ жизни Cladocera

Таким образом, Cladocera появились в континентальных водоемах (на континентальных окраинах в девоне, или в более поздних водоемах другого типа), но какой образ жизни для них был первичен? У многих специалистов они ассоциируются, прежде всего, с планктоном. Однако для большинства Cladocera (большинства родов отряда Anomopoda и некоторых родов отряда Ctenopoda), как раз напротив, характерно обитание в зоне зарослей, или придонный и истинно бентосный образ жизни. Смирнов (1975, С. 33) отметил, что жизнь на субстрате — филогенетически более древний образ жизни для ветвистоусых ракообразных, при этом бóльшая часть ветвистоусых ракообразных его сохранила. Фрайер (Fryer, 1987b) пришел к аналогичному заключению. Родственники Cladocera, "Conchostraca" живут не только в придонном слое, но и, как минимум, постоянно касаются субстрата (Tasch, 1964).

Среди палеозойских водоемов были как временные, так и постоянные, о чем свидетельствует присутствие в них моллюсков, не выносящих пересыхания (Еськов, 2004). Однако и те и другие вряд ли были очень крупными и глубокими. В таких водоемах чаще всего невозможно разделить биотопы на планктонные и бентосные, прибрежные и пелагические. Их обитателей также невозможно разделить на планктонные и бентосные, прибрежные и пелагические формы. Именно такими по моим представлениям были ранние Cladocera, в том числе и те из них, которые дали современных Anomopoda. Они вели придонный образ жизни и сочетали фильтрующее питание с добычей пищи с субстрата, то есть, были малоспециализированы. Вообще, "на ранних стадиях эволюции в континентальных водоемах планктонных организмов известно мало" (Пономаренко, 2012, С. 104).

Вейсман (Weismann, 1876-1879) и его многочисленные последователи (Ekman, 1904; Wagler, 1927, 1937; Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964) считали, что Cladocera произошли во временных водоемах, где обитали их предки, "Conchostraca". Способность откладывать покоящиеся яйца и связь гамогенеза с откладкой покоящихся яиц, скорее, характерна для животных из мелких водоемов с нестабильным гидрологическим режимом. Однако, при попытках "поселить" предков Cladocera во временные водоемы следует

помнить, что большая часть их фауны произошла от фауны постоянных водоемов, а не наоборот (Wiggins et al., 1980). Прочие возражения против гипотезы о происхождении Cladocera во временных водоемах приведены Бойковой (2012a).

Представляется вероятным, что предки Cladocera изначально заселяли относительно мелкие палеозойские водоемы, как постоянные, так и временные, которые образовывали единый пространственно-временной континуум. Однако палеозойские водоемы, как временные так и постоянные, были совершенно непохожи на водоемы современного типа, и эта ситуация сохранялась и в раннем-среднем мезозое, до развития макрофитов-покрытосеменных, коренным образом преобразовавших не только "морфологию" литоральной зоны, но и пути трансформации органического вещества в пределах всего водоема (Blindow et al., 2013). Недаром Н.С. Калугина, характеризуя экосистемы огромных мезозойских озер, назвала их "лужами у дороги" за небольшую глубину и отличный от современного тип регуляции экосистем, который ныне, скорее, характерен для временных водоемов (А. Г. Пономаренко, личное сообщение).

10.8. Уход "Conchostraca" во временные водоемы и магистральное направление экологической эволюции Cladocera

Керфут и Линч (Kerfoot, Lynch, 1987) связали происхождение ветвистоусых ракообразных с появлением в конце палеозоя — начале мезозоя специализированных пресноводных костистых рыб, пресс которых явился определяющим фактором в эволюции Branchiopoda в мезозое и привел к радикальным изменениям в составе фауны континентальных водоемов, в том числе: 1) к обособлению ветвистоусых ракообразных как группы наиболее мелких Branchiopoda, менее уязвимых для рыб и 2) уходу "Conchostraca" во временные водоемы. Однако современные данные полностью опровергают эту точку зрения. Уязвимость для критики предположения о связи происхождения Cladocera с возникновением костистых рыб была обсуждено в главе 7. Да и время происхождения ветвистоусых ракообразных было оценено Керфутом и Линчем явно неверно.

В части "Conchostraca" это предположение также неверно. В течение всего палеозоя, всего мезозоя, и даже раннего кайнозоя крупные Branchiopoda, в первую очередь Spinicaudata и Laevicaudata были крайне обычны в больших водоемах. Бóльшая часть ископаемых остатков происходит как раз из отложений крупных озер, а небольшие временные водоемы в палеонтологической летописи почти не представлены. "Conchostraca" в течение всего этого времени являются важнейшей стратиграфической группой, доминантами во многих местонахождениях.

При этом мезозойские континентальные водоемы, особенно поздние, уже населяло множество костистых рыб современного типа (Nakatani et al., 2011). Но мел — это период интенсивнейшей радиации "Conchostraca" (Chen et al., 2007), а совсем не вымирания. Даже в раннекайнозойском озере Мессель "Conchostraca" были многочисленны и сосуществовали с многочисленными рыбами, действительно, составляя часть рациона последних (Richter, Baszio, 2001; Richter, Wedmann, 2005). Уход "Conchostraca" из

постоянных водоемов во временные в кайнозое, уже через десятки миллионов лет после массового развития костистых рыб в первых, пока не получил должного объяснения. Вопреки гипотезе Керфута и Линча, он никак не связан по времени и с происхождением Cladocera, имевшим место за сотни миллионов лет до ухода "Conchostraca" во временные водоемы.

Иногда современные крупные Branchiopoda и обитают в больших и постоянных озерах, лишенных их главных врагов — рыб. Но подавляющее их большинство населяет временные водоемы, иногда в аридных районах с тяжелыми условиями для пресноводных животных. Крупные Branchiopoda при этом могут быть в целом классифицированы как патиенты по Раменскому (1938), в то время как Cladocera — в целом как виоленты. Отметим, что мой подход отличается от такового Романовского (Romanovsky, 1984, 1985), впервые предложившего применять классификацию Раменского к планктонным животным, но указывавшего как виолентов, так и патиентов среди Cladocera.

Магистральное направление экологической эволюции Cladocera может быть, по моему мнению, описано как движение из относительно мелких прото-водоемов, с одной стороны, в крупные и глубокие (где и обитает бульшая часть современных видов и родов, будучи адаптированной к жизни в различных биотопах а пределах одного водоема), с другой стороны, во временные водоемы современного типа (Цветная вкдадка 11). Вселение в крупные и глубокие водоемы явно происходило неоднократно в течение исторического развития ветвистоусых ракообразных. По-видимому, вселение и во временные водоемы современного типа также происходило неоднократно, и было никак не результатом "отступления" под давлением каких-либо хищников, а, наоборот, "наступлением", экспансией в незанятые местообитания.

Эти взгляды прямо противоположны таковым Старобогатова (1970) и Макрушина (1979, 1991). По мнению Макрушина (1991, С. 71), Cladocera с желтком неэуфиллоподного типа, обитающие ныне преимущественно в крупных водоемах — это "немногие сохранившиеся древние формы, реликты того времени, когда вселение Cladocera в пресные воды только началось".

Среди современных Cladocera лишь немногочисленные виды адаптированы к жизни во временных водоемах, в первую очередь, это виды рода *Moina* (но не все!) и некоторые *Daphnia*. В случае признания того, что Cladocera появились именно во временных водоемах, тезис о том, что современные их обитатели "сохранили исходный образ жизни" выглядит абсолютно неверным, поскольку эти представители Anomopoda — не реликты, а весьма эволюционно успешные группы. Условия во временных водоемах сильно изменились со времен палеозоя и даже мезозоя. В ряде случаев, образ жизни Cladocera из временных водоемов явно далек от предполагаемого анцестрального, например, у эндемичных австралийских родов (*Plurispina*) и видов (*Macrothrix hardingi*) обитающих в наскальных лужах, эндемиков соленых озер (*Celsinotum*), обитателей экстремально-аридных территорий (*Dumontia*).

Некоторые виды других родов отряда Anomopoda встречаются во временных водоемах, иногда в заметных количествах (*Chydorus, Archepleuroxus, Alona, Simocephalus, Macrothrix, Ilyocryptus*), но эти животные — эврибионты, которые могут быть встречены и в больших постоянных водоемах.

Современные Anomopoda обитают в водоемах различных типов, от маленьких луж и воды в пазухах листьев тропических бромелий, до крупных озер и рек. Но при этом они гораздо более многочисленны в постоянных водоемах (Fryer, 1985b).

Среди Anomopoda есть как относительные эвритопы, так и виды и роды, узкоспециализированные к обитанию в определенных микро-биотопах. Поскольку в крупных и глубоких водоемах разнообразие биотопов значительно больше (в случае мелких водоемов даже невозможно говорить о "планктоне" и "бентосе"), вселение Cladocera в них сопровождалось адаптацией к обитанию в разных условиях в пределах одного водоема. Ниже особо будет рассмотрен переход к планктонному образу жизни.

10.9. Неоднократность выхода Cladocera в планктон

Распространение планктонного образа жизни среди Cladocera. Планктонными являются все Gymnomera (Onychopoda и Haplopoda), причем, среди них только стаи *Polyphemus* часто держатся в прибрежной зоне, все прочие виды — обитатели пелагиали больших континентальных водоемов, в том числе, Каспийского озера, а также морей. Преимущественно в планктоне обитает большинство видов Ctenopoda, однако, ряд родов семейства Sididae из последнего отряда (*Latonopsis*, *Sarsilatona*) встречается в прибрежье, а *Latona* — истинно бентосный род (Коровчинский, 2004). При этом, в пределах обеих триб подсемейства Sidinae, Sidini и Latonini, имеются как планктоные формы, так и обитатели зоны прибрежных зарослей.

В пелагическом планктоне встречаются многочисленные представители рода *Daphnia* (хотя среди последних есть и ряд видов, обитающих исключительно во временных водоемах), некоторые тропические виды родов *Ceriodaphnia*, *Moina* и все Bosminidae — животные весьма далекие филогенетически от Daphniidae—Moinidae.

Происхождению планктона посвящена обширная литература, среди которой, в первую очередь, отметим обзор Киселева (1969), в котором подробнейшим образом обсуждены взгляды на эту проблему многих ученых XIX-середины XX веков, начиная с Фореля (Forel, 1892-1904), впервые поставившего вопрос о генезисе планктона. Планктонный образ жизни вторичен как для Cladocera, так и для других групп пресноводных животных. Кстати, одним из главных возражений против рассмотрения Cladocera как исходно планктонной группы является "разноногость" наиболее рано ответвившегося отряда Anomopoda. Специализация разных пар конечностей для выполнения разных функций — признак, несомненно, непланктонного происхождения.

Среди современных Branchiopoda, только для небольшого числа таксонов Cladocera характерен планктонный образ жизни. Традиционно считается, что последние проникли в планктон крупных водоемов из прибрежной зоны (Woltereck, 1913, 1920; Löpmann, 1940; Fryer, 1995). Однако это утверждение представляется мне верным только для части Cladocera, в то время как для других групп оно не верно. Я полагаю, что переход к планктонному образу жизни мог происходить двумя способами.

Часть Cladocera (Bosminidae, *Indialona*) попала в планктон путем упомянутого выше вселения из прибрежья. В их строении можно найти некото-

рые черты, "доставшиеся в наследство" от литоральных предков (например, толстые и прочные покровы). Этот способ возникновения планктонного образа жизни был характерен для более поздних этапов формирования кладоцерного планктона.

На более ранних этапах освоения планктона крупных водоемов происходило непосредственное вселение в планктон неспециализированных видов из мелких прото-водоемов, прародины современных ветвистоусых ракообразных. Это мнение схоже с таковым Вольтерека (Woltereck, 1913), который выводил планктонных Cladocera из форм, ползающих в мелких водоемах. Отметим, что при втором способе вселения в планктон попадали виды, которые никогда в своей эволюционной истории не были адаптированы к жизни в прибрежье крупных водоемов.

Как мне представляется, три группы Cladocera вселились в планктон крупных водоемов непосредственно из протоводоемов, минуя какие-либо стадии, адаптированные к жизни в прибрежье, в ассоциации с субстратом — это Gymnomera (Onychopoda + Haplopoda), часть Ctenopoda и Daphniidae (Anomopoda).

Можно также предположить, что Gymnomera проникли в планктон единожды, и уже будучи планктерами (то есть активными и легкими животными) перешли к хищничеству. Отметим, что Вольтерек (Wolterteck, 1913) выстроил ряд *Sida* — *Diaphanosoma* — *Leptodora*, выводя Haplopoda из Ctenopoda. Хотя подобная гипотеза не может быть принята в рамках принятия строгой монофилии таксонов (поскольку предполагает полифилию Ctenopoda), по моему мнению, Вольтерек был прав, выводя Gymnomera из Ctenopoda-подобного предка (см. выше обсуждение родства Ctenopoda и Gymnomera).

Большинство видов Ctenopoda, в первую очередь, рода *Diaphanosoma*, включающего большинство видов отряда, ведет планктонный образ жизни (Коровчинский, 2004). Но среди современных Ctenopoda можно также указать формы, обитающие в прибрежье и на дне крупных водоемов, и во временных водоемах (*Latona*, *Latonopsis*, *Pseudosida*, *Sarsilatona*). Коровчинский (2004) назвал образ жизни таких Ctenopoda "донно-фитофильным". На аналогичные формы можно указать и среди Anomopoda, в первую очередь, *Simocephalus*, встречающегося в разных биотопах литоральной зоны водоемов самых разных типов и даже иногда выходящего в планктон (Rammner, 1937). По моему мнению, этот образ жизни очень близок к предковому для всех Cladocera. В то же самое время, прибрежные Chydoridae — Macrothricidae — Ilyocryptidae уже значительно более узко специализированны.

Отметим также, что среди *Daphnia*, являющихся примером планктонных животных во всех учебниках по зоологии и гидробиологии, есть как истинные обитатели пелагического планктона, так и виды из мелких, временных луж (в первую очередь, виды подрода *Ctenodaphnia*). Однако даже самые примитивные *Daphnia* уже предпочитают жить в небольших водоемах в отрыве от субстрата, они уже гораздо более специализированны к свободному плаванию, чем все виды *Simocephalus* и большинство видов *Ceriodaphnia*, их ближайших родственников.

Вольтерек (Woltereck, 1920) непосредственно вывел Bosminidae из продвинутых Chydoridae подсемейства Chydorinae (*Chydorus*). Это предположение уязвимо для критики, поскольку по многим морфологическим призна-

кам (особенно это касается торакальных конечностей) Bosminidae являются более архаичными по сравнению с Chydoridae (Kotov, 1997b). Однако Bosminidae, действительно, произошли от хидоридоподобных Anomopoda (см. главу 7), и в отношении данной группы ранее упомянутая гипотеза о происхождении планктона от прибрежных и донных форм представляется вполне обоснованной.

Род *Indialona*, единственный представитель трибы Indialonini подсемейства Aloninae, — также облигатный обитатель планктона (Petkovski, 1966; Kotov, 2000d), видимо, также произошел от прибрежного предка. Среди продвинутых Chydoridae подсемейств Chydorinae и Aloninae имеются виды, периодически выходящие в массовом количестве из прибрежной зоны в планктон (Смирнов, 1971a; Fernando et al., 1990). Некоторые Chydoridae с толстыми покровами постоянно присутствуют в прибрежном планктоне (Rybak et al., 1964). Широко известен пример *Chydorus sphaericus* — эвритопа, который обычен в зарослях, в прибрежном планктоне, и периодически выходит в пелагический планктон, и даже доминирует в нем (Fryer, 1968).

Среди Cladocera, проникающих в планктон из литоральной зоны, имеются как виды, ищущие в пелагиали какой-либо субстрат, например, различные плавающие предметы (*Sida*), так и виды, не стремящиеся к поселению на нем (*Chydorus*). Коровчинский (1981) изучил присутствие прибрежных Cladocera в пелагиали озера Глубокого и выявил там 11 видов (из которых 10 относится к Anomopoda) и указал, что это присутствие не случайно, а имеет явный биологический смысл. Таким образом осуществляется расселение прибрежных видов и обмен между разными районами литорали одного озера. Проникая в пелагиаль в довольно значительном количестве, прибрежные виды могут играть там заметную роль. Сходным образом могли произойти современные истинно планктонные виды (Woltereck, 1920; Thomas, 1963).

По моему мнению, Cladocera неоднократно переходили к обитанию в планктоне, независимо в пределах разных отрядов, семейств и даже родов. Возможно, некоторые виды Anomopoda находятся в стадии проникновения в планктон ныне.

10.10. Раннее обособление Anomopoda

Молекулярно-генетические данные свидетельствуют о монофилиии Anomopoda (Stenderup, 2006; Richter et al., 2007). Среди Anomopoda имеется много продвинутых и узкоспециализированных форм. Однако, именно среди представителей этого отряда:

1) относительно много обитателей мелких водоемов;

2) большинство видов ведет более древний образ жизни, ассоциированный с субстратом;

3) имеются представители с толстыми покровами и массивным телом, небольшим числом омматидиев в составе сложного глаза, с наиболее массивным постабдоменом, относительно короткой антенной II, и т.д. (Цветная вкладка 12).

Вышеперечисленные особенности — это анцестральные признаки, доставшиеся в наследство от "тяжелого" предка Cladocera (Рис. 333).

Коровчинский (2004) заключил, что Ctenopoda — это группа, сохранившая наибольшее число примитивных черт про-Cladocera. Предок Anomopoda,

реконструированный Фрайером (Fryer, 1995), напоминает представителя Ctenopoda. Однако все сказанное мной выше свидетельствует в пользу того, что именно Anomopoda являются наиболее рано обособившейся ветвью Cladocera. Семейства Anomopoda обособились уже как минимум в среднем палеозое (Swain, Taylor, 2003), в то время как семейства некоторых других отрядов — явно более молоды. Например, современные Onychopoda — это очень молодая группа, согласно молекулярно генетическим данным (Cristescu, Hebert, 2002), современные семейства этого отряда дифференцировались только в миоцене, около 12 миллионов лет назад. Однако не исключено, что в составе этого отряда имелись другие таксоны, дифференцировавшиеся гораздо ранее и вымершие к настоящему времени.

Таким образом, я солидарен с авторами предыдущих филогенетических реконструкций, использовавшими генетические методы и заключившими, что среди современных Cladocera Anomopoda являются наиболее рано ответвившейся группой (Swain, Taylor, 2003). Однако не совсем правильно называть их базальной ветвью Cladocera. На Цветной вкладке 9-В я изобразил филогенетическое дерево современных отрядов Cladocera, на концах ветвей которого помещены прямоугольники, ширина которых пропорциональна числу видов в каждом отряде. Такое дерево может быть истолковано и с точностью до наоборот: все Cladocera помимо Anomopoda — это небольшая, рано ответвившаяся от основного ствола (Anomopoda) группа!

Палеозойский "эксперимент" по полному отказу от сериального сходства торакальных конечностей, приведший к обособлению отряда Anomopoda, был весьма удачным. При типе строения торакальных конечностей животного, когда каждая из их пар непохожа на другую, достигается разнообразие типов питания, недоступное для других отрядов с сериально сходными придатками. Это стало решающим фактором для эволюционной успешности Anomopoda, наиболее богатой видами группы современных Cladocera. В данной книге я рассмотрел диверсификацию конечностей у представителей разных семейств и родов.

Важно отметить, что продольная диверсификация торакальных конечностей Anomopoda имеет некоторые аналогии с таковой торакальных и абдоминальных конечностей высших ракообразных. Однако если у последних имеются сильные отличия между конечностями разных тагм тела, то у Anomopoda диверсифицировались придатки одной тагмы — торакса.

10.11. Мои данные в контексте обсуждения реликтового статуса Cladocera

Мезозойская фауна Cladocera значительно отличалась от современной. Мной описано несколько вымерших таксонов ранга отряда, семейства и рода. Число отрядов нехищных ветвистоусых ракообразных в мезозое было больше, чем в настоящее время (как минимум три против двух современных). В то же время, уже как минимум на границе юры и мела древние таксоны, вымершие к настоящему времени, сосуществовали с ныне живущими родами и даже подродами. Совокупность новых данных подтверждает гипотезу (Korovchinsky, 2006) о том, что современные таксоны Cladocera — реликты, оставшиеся от некогда гораздо более разнообразной фауны после ее массового вымирания.

Ни в коем случае нельзя назвать Cladocera "живыми ископаемыми", поскольку они не удовлетворяют ни одному из критериев последних (Гиляров, 1985). Cladocera и ныне являются успешной и разнообразной группой, несмотря на то, что в прошлом их эволюционная история прошла через несколько "бутылочных горлышек" вымирания. Впрочем, представления о "живых ископаемых" в пределах других групп животных и растений в последнее время значительно видоизменяются. Например, показано молекулярно-генетическими методами, что хотя Notostraca — "классический" пример "живых ископаемых" обособились в раннем палеозое (силуре?), но обособление современных родов произошло в юре, а диверсификация на видовом уровне, несомненно, имела место уже в кайнозое (Mathers et al., 2013).

Интересен тот факт, что во всех исследованных водоемах юрского периода Anomopoda не были найдены, хотя они, несомненно, уже существовали к тому времени, в пользу чего говорят два факта. Во-первых, молекулярно-генетические исследования свидетельствуют о палеозойском происхождении Anomopoda. Во-вторых, в самом древнем местообитании с ископаемыми представителями отряда (Хотонте) уже присутствуют остатки представителей родов, существующих и поныне, причем эфиппиумы *Daphnia* принадлежат к двум подродам, что говорит об уже прошедшей внутри рода дифференциации. Не представляется натянутым предположение о том, что более архаичные представители семейств и родов, не доживших до нашего времени, появились задолго до таких продвинутых и эволюционно успешных родов, как *Daphnia* и *Simocephalus*, в палеозое.

Следует отметить разную сохранность Anomopoda в отложениях, что известно из анализа голоценовых-плейстоценовых осадков. Фрагменты представителей разных семейств и родов представлены непропорционально, поскольку обладают покровами разной прочности. Поэтому требует объяснения, в первую очередь, отсутствие Chydoridae в юрских-меловых отложениях.

Бóльшая часть видов современных Chydoridae — обитатели прибрежной зоны, наиболее обильные и разнообразные в прибрежных зарослях. Возможно, что на протяжении большей части палеозоя и нижнего-среднего мезозоя предки Chydoridae обитали в маргинальных биотопах (например, в небольших водоемах, фрагменты из которых практически не сохраняются в палеонтологической летописи), в то время как в крупных водоемах доминировали Ctenopoda, Daphniidae (практически не сохраняющиеся в осадках озер), а также другие группы (отряды?) Cladocera, к настоящему времени вымершие. Массовое вселение Chydoridae в крупные озера, возможно, связано с развитием там многочисленных водных и полуводных цветковых растений в позднем мезозое-раннем кайнозое и формированием там зоны прибрежных зарослей покрытосеменных макрофитов — наиболее густонаселенного и богатого видами современного биотопа.

Глава 11. Макросистема

11.1. Отряд Proanomopoda ord. nov. и подотряды Anomopoda

В отличие от Дюмона и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998), объединивших хидоридоподобных (надсемейство Eurycercoidea) и макротрицидоподобных (надсемейство Macrothricoidea) Anomopoda в специальный подотряд Radopoda в противовес прочим семействам отряда, я считаю, что хидоридоподобная группа должна включать в себя и Bosminidae (см. Рис. 188), именно в таком виде последняя станет естественной. При этом диагноз Radopoda должен быть пересмотрен, поскольку наличие скребущих щетинок на торакоподах II-IV, постулированное авторами данного подотряда как основной диагностический признак, не характерно для Bosminidae.

Принятие Radopoda в таком виде предполагает также установление специальных подотрядов не только для Daphniidae—Moinidae, но и Ilyocryptidae и Dumontiidae, что выглядит несколько избыточным. Наиболее простое решение в данной ситуации — расширить состав Radopoda за счет Bosminidae, Dumontiidae и Gondwanotrichidae и присвоить ранг подотряда группе Moinidae—Daphniidae. Таким образом, два подотряда современных Anomopoda включают две эволюционные ветви, неоднократно упоминавшиеся выше.

При этом Prochydoridae явно не принадлежат к Anomopoda и, принимая во внимание все сказанное в главе 5, должны быть вынесены в отдельный (шестой) отряд Cladocera, Proanomopoda ord. nov., что и сделано ниже. Макросистема Cladocera выглядит таким образом:

Отряд Anomopoda Sars, 1865

Диагноз. Тело относительно высокое, массивное. Покровы относительно толстые и прочные. Голова относительно мала, головная капсула имеется, головной щит имеется или отсутствует. Карапакс хорошо развит, его створки полностью покрывают туловище и торакальные конечности. Пищевой желобок имеется. Антенна II относительно короткая. Экзоподит антенны II трех- или четырехчлениковый, эндоподит — всегда трехчлениковый. На члениках антенны II помимо апикальных не более одной щетинки; на апикальных члениках три (очень редко две) щетинки. Пять-шесть пар листовидных, нечленистых торакоподов, с невытянутыми дистальными частями, без сериального сходства и, как следствие, без метахронального ритма работы. Выталкивающие крюки на торакоподе I (один или оба редуцированы у единичных видов). Эпиподиты и экзоподиты грудных конечностей хорошо развиты. Не более двух задних щетинок на дистальных эндитах внутренней части торакоподов II-V. Дистальное вооружение гнатобаз III-V из коротких щетинок (не более четырех), более или менее редуцировано. Эндиты торакопода IV сильно редуцированы или полностью слиты. Эфиппиум имеется.

Типовое семейство. Daphniidae Straus, 1820 emend. Schoedler, 1858.

Подотряд Aradopoda subord. nov.

Диагноз. Торакальные сегменты III-IV закладываются изначально большими, чем I-II и V. Торакопод I узкий и вытянутый. Передние щетинки эндитов торакоподов II-IV, помимо самых дистальных из них, сильно упрощены или отсутствуют. Задние щетинки гнатобазы II дифференцированы по длине и вооружению. Чистящая щетинка на эндите 1 (гнатобазе) торакопода II длинная. Гнатобазы III-IV увеличены, с многочисленными щетинками заднего ряда, число которых зависит от внешних условий. Нет щели между задними щетинками на эндите 1 (гнатобазе) и 2 торакопода III, то есть, задние щетинки не разделены на две группы. Экзоподит торакопода IV дистальный. Эндиты II-V торакопода IV редуцированы. Эфиппиум с воздушными камерами. Первичные фильтраторы.

Типовое семейство. Daphniidae Straus, 1820 emend. Schoedler, 1858.
Семейства:
1. Daphniidae Straus, 1820;
2. Moininae Goulden, 1968.

Подотряд Radopoda Dumont et Silva-Briano, 1998 emend.nov.
Диагноз. Все торакальные сегменты закладываются сходными по размеру. Торакопод I массивный и широкий. Передние щетинки как дистальных так и прочих эндитов торакоподов II-IV хорошо развиты, у большинства представителей скребущего типа. Задние щетинки гнатобазы II короткие, не дифференцированы по длине и вооружению. Чистящая щетинка на эндите 1 (гнатобазе) торакопода II укорочена. Гнатобазы III-V относительно невелики, с относительно небольшим, видоспецифическим числом щетинок заднего ряда. Имеется щель между задними щетинками на эндите 1 (гнатобазе) и 2 торакопода III, то есть, задние щетинки разделены на две группы. Экзоподит торакопода IV латеральный. Эндиты торакоподов III-IV полностью слиты в плоскую лопасть. Эфиппиум обычно без воздушных камер (хотя есть немногочисленные исключения). Вторичные фильтраторы или вовсе не способны к фильтрации.

Типовое семейство. Chydoridae Dybowski et Grochowski, 1894.
Семейства:
3. Ilyocryptidae Smirnov, 1976 emend. Smirnov, 1992;
4. Dumontiidae Santos-Flores et Dodson, 2003;
8. Acantholeberidae Smirnov, 1976 emend. Dumont et Silva-Briano, 1998;
7. Ophryoxidae Smirnov, 1976 emend. Dumont et Silva-Briano, 1998;
8. Gondwanotrichidae Van Damme, Dumont et Shiel, 2007;
9. Macrothricidae Norman et Brady, 1867 emend. Dumont et Silva-Briano, 1998;
10. Bosminidae Baird, 1845 emend. Sars, 1865;
11. Eurycercidae Kurz, 1875 (non Alonso, 1996);
12. Chydoridae Dybowski et Grochowski, 1894:
A. Подсемейство Sayciinae Frey, 1967;
B. Подсемейство Chydorinae Dybowski et Grochowski, 1894 emend. Frey, 1967;
C. Подсемейство Aloninae Dybowski et Grochowski, 1894 emend. Frey, 1967.

Отряд Proanomopoda ord.nov.

Диагноз. Тело высокое, массивное, покровы толстые и прочные. Голова относительно мала, головная капсула прочная, покрыта головным щитом. Карапакс хорошо развит, его створки полностью покрывают туловище и торакальные конечности. Антенна II относительно длинная, экзоподит и эндоподит трехчлениковые. На члениках антенны II помимо апикальных не более одной щетинки, за исключением проксимального членика экзоподита с многочисленными щетинками, на апикальных члениках три щетинки. Торакоподы, видимо, листовидные. Эфиппиум, по-видимому, отсутствует.

Типовое (единственное) семейство. Prochydoridae Smirnov, 1992.

11.2. Целесообразность выделения отдельных семейств

Moinidae. Это группа, в отношении которой проходят главные дебаты относительно ее таксономического статуса. Установленное Голденом (Goulden, 1968) семейство Moinidae было принято одними авторами (Смирнов, 1976; Kotov et al., 2005a), в то время как другие сомневаются в необходимости подобного шага (Fryer, 1991b; Dumont, Negrea, 2002). В последнем руководстве по Cladocera, авторы (Dumont, Negrea, 2002) предложили рассматривать Moinidae в ранге подсемейства, наравне с подсемействами Daphniinae и Scapholeberinae. Отметим, что с точки зрения Международного Кодекса Зоологической номенклатуры (ICZN, 2000) разница между таксоном ранга семейства и подсемейства непринципиальна.

Многие авторы солидарны во мнении, что клада *Moina* – *Moinodaphnia* (Moinidae) является сестринской группой клады *Daphnia* – *Ceriodaphnia* – *Simocephalus* – *Scapholeberis* – *Megafenestra* (Daphniidae). Поэтому, по мнению Ульсена (Olesen, 1998, P. 530), придание или не придание Moinidae статуса отдельного семейства – дело вкуса исследователя.

По моему мнению, Moinidae должны рассматриваться в ранге семейства. Не вызывает сомнений их базальное положение на филогенетическом дереве "дафнидной" группы. Синапоморфии Moinidae широко известны, назовем только редуцированную головную капсулу, утонченные покровы тела, особенно раковинки (за счет чего она способна растягиваться), замкнутую выводковую сумку с "плацентой", постабдомен с конической постанальной частью, редукцию экзоподита торакальной конечности I пары у самки, хватательные антенны I самца с крюками на концах.

К синапоморфиям Daphniidae, противопоставляющимпоследних Moinidae, следует отнести выраженность задне-спинного угла, укороченные антенны I, отсутствие на эндите 2 торакопода II большой щетинки переднего ряда, примыкающей к гнатобазе.

Для признания Moinidae, располагающихся базально на филогенетическом дереве "дафнидной" группы необходимо лишь подтвердить, что они имеют особенности ранга семейства, отличающие их от Daphniidae. Таковыми, по моему мнению, являются:

1) Длинные антенны I у самки и самца (синплезиоморфия Moinidae, противопоставляющая их Daphniidae).

2) Хватательные антенны I самца, несущие дистальные крюки. Как мне представляется, статус признаков самцов у Anomopoda в настоящее время недооценен. Наличие уникальных хватательных приспособлений на антеннах I Moinidae должно быть рассмотрено как признак ранга семейства.

По мнению ряда авторов (Fryer, 1991b; Dumont, Silva-Briano, 1998; Elmoor-Loureiro, 2004), торакальные конечности Daphniidae и Moinidae устроены по одному плану, что позволяет говорить о принадлежности обеих групп к одному семейству. Однако, это не убедительный аргумент, поскольку у всех Chydoridae и Macrothricidae торакальные конечности тоже сходны, и иногда очень сильно (см. главу 3), но при этом первых и вторых все авторы относят к разным семействам.

Дюмон с коллегами (Dumont et al., 2013) отделили от рода *Moina* два других: *Exomoina* Hudec, 2010 и *Micromoina* Dumont, Rietzler et Kalapothakis, 2013. Это заключение основано на результатах анализа последовательностей единственного гена COI для крайне ограниченного числа видов и не подкреплено полноценной морфологической ревизией рода. Данный шаг выглядит, как минимум, небесспрорным.

К сожалению, к настоящему времени немногие представители семейства описаны в соответствии с современным уровнем, поэтому разнообразие строения различных частей тела в пределах Moinidae может быть сильно недооценено. Лишь после полноценной ревизии можно будет что-либо сказать о филогении и системе Moinidae.

Ilyocryptidae. Фраер (Fryer, 1974) продемонстрировал существенные отличия *Ilyocryptus* от других родов семейства Macrothricidae. Выделение Ilyocryptidae (с единственным родом *Ilyocryptus*) в отдельное подсемейство (Смирнов, 1976), а потом и в отдельное семейство (Smirnov, 1992b) было поддержано многими исследователями (Dumont, Negrea, 2002; Kotov, Štifter, 2006). Моя реконструкция филогении Anomopoda еще раз подтверждает этот вывод. Ilyocryptidae — наиболее базальная группа "хидоридной" ветви, далекая от Macrothricidae, в состав которых они были исходно помещены.

Dumontiidae. Семейство Dumontiidae также является архаичной группой "хидоридной" ветви. Морфология единственного рода *Dumontia* Santos-Flores, Dodson, 2003 была описана недостаточно для адекватного понимания гомологии некоторых структур. К сожалению, более подробное изучение этого семейства не было возможным. Со времени их первой находки в типовом местообитании, в пустыне Орегона, воды ни разу не было (D.J. Taylor, личное сообщение), хотя впоследствии *Dumontia* была найдена еще и в единственном водоеме в Калифорнии (Van Damme et al., 2008b).

Acantholeberidae, Ophryoxidae, Gondwanotrichidae. Выделение в отдельные семейства Acantholeberidae и Ophryoxidae также поддерживается мной, как и статус отдельного семейства для недавно найденных Gondwanotrichidae. Предыдущая группировка родов *Acantholeberis* и *Ophryoxus* с Macrothricidae обосновывалась признаками, являющимися синплезиоморфиями (см. выше), в то время как надежные синапоморфии этих двух семейств и Macrothricidae s. str. не найдены.

Macrothricidae s. str. и невалидность "Neothricidae". Широко распространенные ранее представления о "примитивности" Macrothricidae после выведения из их состава в качестве отдельных семейств Ilyocryptidae, Acantholeberidae и Ophryoxidae не кажутся столь убедительными. Macrothricidae представляются специализированной группой, они находятся в со-

стоянии биологического прогресса, занимают разнообразные экологические ниши.

Конечности истиных Macrothricidae, в отличие от Acabtholeberidae и Ophryoxidae, весьма продвинуты и специализированны. Естественность группы Macrothricidae в современном понимании была поставлена под сомнение (Dumont, Silva-Briano, 1998), но по моему мнению, в данный момент времени нельзя сделать окончательного вывода по этому вопросу. Следует также подождать данных молекулярно-генетического анализа. Данные Стендерупа и др. (Stenderup et al., 2006) об отсутствии поддержки в группировке Macrothricidae против Chydoridae неубедительны, поскольку приведенные авторами деревья не имеют достаточного разрешения в отношении группировки семейств Anomopoda.

Семейство Neothricidae было предложено для единственного рода *Neothrix* (с тремя видами), принимая во внимание отсутствие у самки и самца последнего постабдоминальных коготков и выталкивающих крюков на торакоподе I (оба признака рассматриваются как диагностические для отряда Anomopoda). Однако оба эти признака являются аутапоморфиями, не дающими представления о положении группы на эволюционном дереве. К тому же, редукция одного из выталкивающих крюков отмечена для других групп Anomopoda (роды *Macrothrix* и *Ilyocryptus*), причем для них это признак имеет невысокий таксономический ранг (см. главу 3).

По моему мнению, положение рода *Neothrix* среди Macrothricidae совсем не базальное, о чем, в частности, свидетельствуют редукция мягких щетинок на торакоподе II, маленькие экзоподиты торакальных конечностей II и III пар. Напротив, *Neothrix* имеет ряд сходных признаков с некоторыми родами Macrothricidae. Особенно проблематичными для его отнесения к особому семейству выглядят его явные синапоморфии с типовым родом семейства, *Macrothrix*, в первую очередь, сильно уменьшенный в размере экзоподит торакопода IV, сильно смещенный к основанию и несущий всего две дистальные щетинки. По моему убеждению, род *Neothrix* — один из терминальных таксонов Macrothricidae.

Eurycercidae. Eurycercidae — ближайшие родственники Chydoridae, сестринская группа последних. Число щетинок на их экзоподитах и гнатобазах больше, чем у большинства Chydoridae, но оно не представляется мне признаком ранга семейства (см. обсуждение Sayciinae ниже). Гораздо более важным признаком представляется наличие полного ряда задних ("мягких") щетинок на торакоподе II, плезиоморфный признак, характерный для ограниченного числа родов "хидоридной" группы (Acantholeberidae, Gondwanotrichidae и, возможно, Dumontiidae). У Ophryoxidae и Bosminidae этот ряд разорван.

Другой (плезиоморфный) признак, отличающий Eurycercidae и Chydoridae (и всех Anomopoda) — это наличие на торакоподе I двух внешних щетинок (остатков проксимальной части экзоподита), расположенных на специальном бугорке.

Наконец, дистальное положение ануса на постабдомене — это также "хороший" признак Eurycercidae. Внутри центральной секции "хидоридной" группы это признак ранга семейства (в отличие, например, от Ilyocryptidae с положением постабдомена, сильно варьирующим у разных видов семейства). Среди хидоридоподобных животных Eurycercidae уникальны также пильчатым преанальным краем постабдомена.

Отметим также, что *Eurycercus glacialis* обладает плезиоморфными, относительно длинными антеннами I (Hann, 1990), в то время как у большинства видов рода они более коротки. Как мне представляется, варьирование длины антенн I у Eurycercidae — свидетельство их более базального положения на дереве хидоридоподобных Anomopoda, у большей части которых они укорочены.

Chydoridae. Базальное положение Sayciinae на филогенетическом дереве Chydoridae предполагалось неоднократно (Fryer, 1968; Смирнов, 1971a; Dumont, Silva-Briano, 1998; Sacherová, Hebert, 2003). Действительно, прочие Chydoridae (подсемейства Chydorinae и Aloninae) имеют ряд важных синапоморфий: гораздо меньшее число щетинок на экзоподитах III-V и "фильтрующих пластинках" гнатобаз торакоподов II-V (Смирнов, 1971a). Однако, как это неоднократно подчеркивалось мной выше, редукция числа щетинок на экзоподитах и гнатобазах торакальных конечностей шла независимо в разных группах Anomopoda. Поэтому сами по себе отличия в числе щетинок на последних мной не рассматриваются как признаки ранга семейства. В отличие от Eurycercidae, Sayciinae имеют постабдомен весьма сходный с таковым у некоторых алонин (*Monospilus*, *Armatalona*).

Поэтому выделение специального семейства Sayciidae (Dumont, Silva-Briano, 1998) признано мной нецелесообразным. Отметим, что у Saiciinae, базальной группы Chydoridae, число щетинок на гнатобазах торакоподов II-V превышает таковое у Eurycercidae, хотя последние и являются более базальной группой на дереве хидоридоподобных Anomopoda. То есть у Eurycercidae и Chydoridae сокращение числа щетинок на гнатобазах проходило независимо.

Bosminidae. Как уже сообщалось выше, Мейснер (1903) предложил выделить род *Bosminopsis* в специальное семейство Bosminopsidae. Хотя эта идея и не была поддержана последующими авторами, мной было проведено специальное исследование торакальных конечностей двух родов Bosminidae с целью проверки их монофилии. В строении торакоподов I-II найдено несколько особенностей, сближающих роды *Bosmina* и *Bosminopsis* и противопоставляющих их всем Chydoridae и Macrothricidae s.lat. Следующие признаки свидетельствуют о монофилии Bosminidae:

1) Упрощенность торакопода I. Это главная особенность торакоподов Bosminidae. Эндит 5 (внутренняя дистальная доля) торакопода I самки *Bosmina* очень мал, а щетинки на нем отсутствуют. У *Bosminopsis* вообще нет внутренней дистальной доли. У Chydoridae и Macrothricidae она обычно несет 3-4 щетинки, причем у самца часто имеется таковая, дополнительная по сравнению с самкой. Эндит 5 у Chydoridae имеет большое значение для их передвижения по нитчатым водорослям (Fryer, 1963, 1968), пелагическим Bosminidae он не нужен. Тенденция к полному слиянию эндитов на торакальных конечностях "хидоридной" ветви распространяется у Bosminidae и на торакопод I самки. Аналогичное упрощение торакопода I среди Anomopoda наблюдается лишь у далеких от Bosminidae Ilyocryptidae.

2) Единая схема видоизменения торакопода I у самца по сравнению с самкой. У самца развивается крупная внутренняя дистальная доля (эндит 5) с крюком и одной (*Bosmina*) или двумя (*Bosminopsis*) щетинками. Субдистальная доля обособляется у *Bosmina* и сильно увеличивается у *Bosminopsis*. Столь резкое различие строения торакопода I самки и самца не наблюдается у других Anomopoda.

3) Строение торакопода II. Наиболее внутренние щетинки эндита 2 направлены внутрь, а ближайшая к гнатобазе щетинка переднего ряда особо велика. По границе гнатобазы и эндита 2 проходит глубокая борозда. Рядом с основанием гнатобазы располагается задняя (мягкая) щетинка эндита 2, являющаяся продолжением ряда задних щетинок эндита 1 (фильтрующей пластинки гнатобазы). Сохранение в более (*Bosmina*) или менее (*Bosminopsis*) редуцированном виде остатков ряда мягких щетинок на торакоподе II — плезиоморфный признак, отличающий Bosminidae от эволюционно продвинутых групп семейств Chydoridae и Macrothricidae.

Однообразие строения торакальных конечностей разных видов *Bosminopsis* и *Bosmina* есть прямое следствие однообразия выполняемыми ими функций, что есть (в свою очередь) следствие однообразия условий обитания. Хотя по функциональной морфологии Bosminidae имеются лишь отрывочные сведения (Мейснер, 1903; Graf, 1930; Fryer, 1995), механизм работы их конечностей, видимо, сходен: все они типичные обитатели открытой воды, отфильтровывающие фитопланктон в качестве пищи. Слабые различия в строении торакоподов различных видов, сильно отличающихся по форме тела и ряду других признаков, наблюдаются и у Daphniidae — другой группе Anomopoda, первоначально адаптированных к обитанию в открытой воде.

Такие черты морфологии, как расположение на антеннах I эстетасков в два ряда, причленение мандибул к особому выступу на внешней поверхности покровов, присутствие субтерминальных коготков, сходных по размеру с терминальными, двух пальцевидных выростов на эпиподите торакопода I у *Bosminopsis*, наличие дистального выроста на антенне I *Bosmina* являются аутапоморфиями этих родов, не имеющими филогенетической ценности.

В данной книге я не рассматриваю таксоны рангом ниже семейств. Поэтому я могу высказать лишь сугубо предварительные суждения о целесообразности выделения тех или иных семейств, эти заключения должны быть подкреплены филогенией для таксонов ранга рода, что есть задача на будущее.

Общее заключение

Еще раз подчеркну, что данная книга — это не столько обзор предшествующей литературы, сколько изложение оригинальных данных (глава 3) с привлечением лишь некоторых заведомо надежных результатов, полученных другими морфологами-систематиками, эмбриологами и палеонтологами. В последующих главах я попытался просуммировать информацию по разным аспектам изучения морфологии Anomopoda, хотя некоторым из них, возможно, было уделено недостаточное внимание. Особенно это касается результатов, полученных не систематиками, а специалистами "неморфологических" направлений, в первую очередь, экологами. Литература по этим вопросам достаточно обширна и, несомненно, лучше освещена в специальных книгах по экологии (Киселев, 1969; Гиляров, 1987, 1990; Lampert, 2011, и др.) и прочим дисциплинам (Smirnov, 2013). Я не стремился воспроизвести здесь многочисленные рассуждения предыдущих авторов по поводу "размерной элективности", причин цикломорфозов, индуцирования защитных структур кайромонами хищников у планктонных Anomopoda, а пытался взглянуть на морфологию тех же самых рачков с другой стороны. Возможно, прочитав данную книгу, и экологи найдут в ней нечто неизвестное им и полезное для их деятельности. В частности, хорошее знание морфологии Cladocera может уберечь от явных "детских" ошибок, как в случае с работами по питанию *Bosmina*, обсужденными в Главе 1.

Цель написания данной книги будет достигнута, если, прочитав ее, начинающий или "маститый" биолог, не являющийся морфологом и систематиком, сделает для себя вывод о том, что морфология — это весьма разнообразное по набору возможных тем направление научных исследований, имеющее право на существование и в XXI веке. Оно ждет своих исследователей. Огромный интерес представляют работы по различным аспектам морфологии, проводимые специалистами других направлений, с привлечением их методов и подходов. Абсолютно правомерны упреки в адрес морфологов-систематиков в явно недостаточном внимании к биологии видов (см. например Болдина, 2013, С. 174). Однако следует с прискорбием заключить, что у крайне малочисленной группы исследователей Cladocera в данной области никогда не хватит времени на подобные работы, и наша цель — заинтересовать других исследователей проблемами биологии тех или иных видов и показать, что именно морфология зачастую является ключом к пониманию тех или иных особенностей последней.

Изложение моего мнения по вопросам филогении Anomopoda и Cladocera в целом, а также происхождения ветвистоусых ракообразных (Главы 8-10) кому-то может показаться излишне спекулятивным и плохо проработанным. Однако, таково современное состояние дел в изучении данных проблем. Никакой консенсусной точки зрения по вышеупомянутым вопросам в науке еще не достигнуто, и мной представлено далеко не последнее слово в этой области. Видимо, заметным вкладом в реконструкцию филогении могут стать сравнения геномов представителей различных семейств и родов, но это задача будущих исследований, не имеющих прямого отношения к морфологии. Однако заранее стоит предостеречь биоинформатиков от игнорирования результатов по филогении групп ветвистоусых ракооб-

разных различного ранга, полученных в результате анализа морфологических признаков.

При этом приходится констатировать факт, что отряд Anomopoda все еще является слабо изученной группой в части морфологии. Некоторые проблемы функциональной морфологии ряда семейств, установления гомологий тех или иных структур, и т.д. были разобраны или упомянуты в вышеприведенном тексте. Некоторые возможные темы для обсуждения мной были пропущены, в том числе, поскольку "нельзя объять необъятное". В области изучения морфологии Anomopoda (как и многих других групп животных) еще много работы для будущих исследователей (к счастью, а не к сожалению?).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аладин Н.В., 1996. Соленостные адаптации Ostracoda и Branchiopoda // Тр. ЗИН 265: 1-206.

Аладин Н.В., Коровчинский Н.М., 1984. Основание разделения семейства Sididae (Crustacea, Cladocera) на два подсемейства // Зоол. журн. 63(9): 1329-1336.

Балашов Ю.С., Леонович С.А., 1984. Методы применения растровой электронной микроскопии в зоологии - Л.: Наука - 71 с.

Беккер Е.И., 2011. Морфологические основы систематики семейства Eurycercidae Kurz, 1875 sensu Dumont et Silva-Briano, 1998 (Cladocera: Anomopoda) // Изв. РАН., Сер. Биол. № 5: 557-568.

Беккер Е.И., 2012 Морфология, систематика и филогения ветвистоусых ракообразных рода *Eurycercus* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Eurycercidae) мировой фауны. Диссертация ... к.б.н. - М.: ИПЭЭ РАН - 242 с.

Беклемишев В.Н., 1964а. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. 3-е изд. - М: Наука - 432 с.

Беклемишев В.Н., 1964б. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Органология. 3-е изд. - М: Наука - 446 с.

Беклемишев В.Н., 1994. Методология систематики - М.: КМК Press - 250 с.

Бенинг А.Л., 1941. Кладоцера Кавказа - Тбилиси: Грузмедгиз - 384 с.

Бирштейн Я.А., 1985. Генезис пресноводной, пещерной и глубоководной фаун - М.: Наука - 247 с.

Бирштейн Я.А., Заренков Н.А., 1988. Надотряд Эвкариды (Eucarida) // Пастернак Р.К. (ред.), Жизнь животных. Т. 2 - М.: Просвещение - С. 385-412.

Бойкова О.С., 2012а. В каких водоёмах происходила начальная эволюция Cladocera? // Крылов А.В. (ред.), Материалы Международной школы-конференции “Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод”, ИБВВ РАН, Борок - С. 145-149.

Бойкова О.С., 2012б. Периодизация эмбриогенеза Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) // Зоол. журн. 91(12): 1465-1481.

Болдина И.К., 2013. Жизнь, судьба, наука. - Ярославль: Филигрань - 320 с.

Бронштейн З.С., 1922. К биологии зимних яиц дафнид // Русс. гидроб. журн. 1(7): 200-206.

Бронштейн З.С., 1947. Ostracoda пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 2. № 1 - Л.: Изд. АН СССР - 339 с.

Буторина Л.Г., 1965. Наблюдения над поведением *Polyphemus pediculus* и функцией его конечностей в процессе питания // Штегман Б.К. (ред.), Экология и биология пресноводных беспозвоночных - М.-Л: Наука - С. 44-53.

Буторина Л.Г., 1995. К морфологии *Polyphemus pediculus* (Crustacea, Branchiopodiodes, Polyphemiformes). 1. Органы движения, размножения, чувств // Зоол. журн. 74(8): 42-55.

Буторина Л.Г., 1996. К морфологии *Polyphemus pediculus* (Crustacea, Branchiopodiodes, Polyphemiformes). 2. Органы питания и чистки тела // Зоол. журн. 74(10): 25-38.

Быкова Л.П., Маркевич Г.И., 1979. Об интересном случае гинандроморфизма у *Daphnia longispina* (Cladocera, Daphniidae) // Зоол. журн. 58(9): 1407-1409.

Васильева Г.Л., Смирнов Н.Н., 1969. Chydoridae (Cladocera) Байкала // Зоол. журн. 48(2): 184-196.

Верзилин Н. Н., Калмыкова Н. А., 1993. Цеолитовые мезозойские отложения юго-восточной Монголии - СПб.: Изд. СПб Унив. - 160 с.

Винберг Г.Г., 1975. Гидробиология // Бляхер Л.Я. (отв. ред.), История биологии (с начала XX века до наших дней) - М.: Наука - С. 231-248.

Воронцов Н.Н., 1963. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций // Зоол. журн. 48(9): 1289-1305.

Гаевская Н.С., 1938. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. II. Методы получения бактериологически чистых Cladocera, Ostracoda, Copepoda и Rotatoria // Зоол. журн. 17(6): 1003-1017.

Геодакян В.А., Смирнов Н.Н., 1968. Половой диморфизм и эволюция низших ракообразных // Воронцов Н.Н. (ред.), Проблемы эволюции. Т. 1 - Новосибирск: Наука - С. 30-36.

Гиляров А.М., 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных - М.: Наука - 191 с.

Гиляров А.М., 1990. Популяционная экология - М.: Изд. МГУ - 191 с.
Гиляров М.С., 1985. О “живых ископаемых” // Ж. общ. биол. 44(2): 190–200.
Глаголев С.М., 1983а. Морфология конечностей некоторых видов рода *Daphnia* и ее значение для систематики рода // Смирнов Н.Н. (ред.), Биоценозы мезотрофного озера Глубокого - М.: Наука - С. 61-93.
Глаголев С.М., 1983б. Структура поверхности эфиппиума Daphniidae (Crustacea, Cladocera) по данным сканирующей электронной микроскопии // Зоол. журн. 62(9): 1422-1425.
Глаголев С.М., 1984. Половой диморфизм и морфологическая продвинутость ветвистоусых (Cladocera, Crustacea) // Ж. общ. биол. 45(1): 59-65.
Глаголев С.М., 1986. Морфология, систематика и географическое распространение ветвистоусых ракообразных рода *Daphnia* Евразии. Дисс. ... канд. биол. наук - М.: ИЭМЭЖ АН СССР - 226 с.
Глаголев С.М., 1995. Род *Daphnia* // Алексеев В.Р. (ред.), Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные - СПб.: Изд. ЗИН - С. 48-58.
Догель В.А., 1936. Олигомеризация гомологичных органов как один из процессов эволюции животных организмов // Арх. Анат., Гист. Эмбр. 15(3); 101–114.
Догель В.А., 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных - Л.: Изд-во ЛГУ - 368 с.
Докинс Р., 2010. Расширенный фенотип: длинная рука гена - М.: Астрель - 512 с.
Ельфимов А.С., Зевина Г.Б., Шалаева Е.А., 1995. Биология усоногих раков - М.: Изд. МГУ - 128 с.
Ермаков Н.В., 1927. Регенерация пресноводных Cladocera и учение об организационных центрах (первое сообщение) // Русс. Гидроб. Журн. 6: 213-223.
Ермаков Н.В., 1929. Регенерация пресноводных Cladocera и учение об организационных центрах (второе сообщение) // Русс. Гидроб. Журн. 8: 54-62.
Еськов К.Ю., 2004. История Земли и жизни на ней. От хаоса до человека - М.: Изд. НЦ ЭНАС - 312 с.
Жаворонкова О.Д., 2009. Некоторые данные по водяным клещам (Acariformes, Hydracarinida) озера Глубокого с замечаниями по морфологии и экологии некоторых видов // Тр. Гидробиол. Ст. на Глубоком оз. 10: 118-147.
Жерихин В.В., 1985. Другие группы ракообразных // Расницын А.П. (ред.), Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий - М.: Наука - С. 100.
Жерихин В.В., 2003. Избранные труды по палеоэкологии и фитоценологии - М: КМК - 542 с.
Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П., 2008. Введение в палеоэнтомологию - М.: КМК - 371 с.
Заренков Н.А., 1982. Членистоногие. Ракообразные. Ч. 1 - М.: Изд. МГУ - 192 с.
Заренков Н.А., 1983. Членистоногие. Ракообразные. Ч. 2 - М.: Изд. МГУ - 198 с.
Зозуля С.С., 1977. Особенности первой генерации *Bythotrephes*, развившейся из латентных яиц / / Инф. Бюл. Биол. Внутр. Вод. 30: 34-38.
Иванова-Казас О.М., 1979. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Т. 5. Членистоногие - М.: Наука - 224 с.
Иванова-Казас О.М., 1995. Эволюционная эмбриология беспозвоночных - С-Пб.: Наука - 565 с.
Кауфман З.С., 2005. Происхождение биоты континентальных водоемов - Петрозаводск: Карельский научный центр РАН - 258 с.
Кирдяшева А.Г., Котов А.А., 2013а. Морфология и возрастная изменчивость *Daphnia galeata* Sars (Cladocera: Daphniidae) в двух близлежащих водоемах Кольского полуострова // Изв. РАН, Сер. Биол. №2: 174-185.
Кирдяшева А.Г., Котов А.А., 2013б. Шейные шипики у представителей рода *Daphnia* O.F. Mueller (Cladocera: Daphniidae) при раздельной и совместной встречаемости видов. // Зоол. журн. 92(12): 1403-1416.
Киселев И.А., 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Т.1 - Л.: Наука - 657 с.
Коровчинский Н.М., 1981. Распространение прибрежных ракообразных в пелагической зоне озера Глубокого // Гидробиол. журн. 17(3): 25-31.
Коровчинский Н.М., 1992. Современное состояние проблемы систематики ветвистоусых ракообразных. // Смирнов Н.Н. (ред.), Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных - С.-Пб.: Гидрометеоиздат - С. 4-45.

Коровчинский Н. М., 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Ctenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография) - М.: КМК - 410 с.
Коровчинский Н.М., 2012. Краткий очерк систематико-фаунистических исследований ракообразныз внутренних водоемов России. // Крылов А.В. (отв. ред.). Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. Материалы лекций и докладов международной школы-конференции, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия, Борок, 5–9 ноября 2012 г. - С. 38-54.
Котов А.А., 1995а. Развитие головных и торакальных придатков в позднем эмбриогенезе *Eurycercus lamellatus* (Daphniiformes, Chydoridae) // Зоол. журн. 74(9): 39-50.
Котов А.А., 1995б. Семейство Bosminidae // Алексеев В.Р. (ред.), Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные - С-Пб.: Изд. ЗИН - С. 66-67.
Котов А.А., 1996. Фронтальная головная пора у примитивных представителей семейств Chydoridae и Macrothricidae (Anomopoda, Crustacea) // Зоол. журн. 75(11): 1603-1607.
Котов А.А., 1997. Обрастание эпибионтными микроорганизмами зародышей в выводковых сумках рачков отрядов Anomopoda и Ctenopoda (Branchiopoda, Crustacea) и значение обрастания для их биологии // ДАН 354(3): 413-415.
Котов А.А., 1998. Строение жевательных пластинок и анализ работы мандибул *Eurycercus lamellatus* (Anomopoda, Crustacea) // Зоол. журн. 77(5): 548-557.
Котов А.А., 2001. Перспективы применения методов сканирующей электронной микроскопии для изучения эмбрионов Anomopoda (Crustacea, Branchiopoda, Cladocera) // Зоол. журн. 80(8): 929-936.
Котов А.А., 2006а. Адаптации ветвистоусых ракообразных отряда Anomopoda (Cladocera) к бентосному образу жизни // Зоол. журн. 85(9): 1043-1059.
Котов А.А., 2006б. О гомологии каудального отдела тела Cladoceromorpha (Crustacea: Branchiopoda) // ДАН 406(3): 422-424.
Котов А.А., 2007. Происхождение Cladocera (Branchiopoda, Crustacea): Обзор. Сообщение 1 // Зоол. журн. 86 (5): 526-536; Сообщение 2 // Зоол. журн. 86(6): 643-653.
Котов А.А., Гололобова М.А., 2005. Возрастные изменения мандибул *Daphnia magna* Straus и *D. galeata* Sars (Cladocera: Anomopoda) // Тр. Гидробиол. ст. Глуб. оз. им. Н. Ю. Зографа 9: 168-179.
Котов А.А., Синев А.Ю., 2011. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская Область, Российская Федерация). 2. Описания новых таксонов // Зоол. журн. 90(3): 272-284.
Котов А.А., Синев А.Ю., Коровчинский Н.М., Смирнов Н.Н., Беккер Е.И., Шевелева Н.Г., 2011. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская Область, Российская Федерация). 1. Новые таксоны для фауны России // Зоол. журн. 90(2): 131-142.
Литвинчук Л.Ф., 2005. *Evadne anonyx* Sars, 1897 (Cladocera, Polyphemoidea, Podonidae) - новый представитель фауны Балтийского моря // Ривьер И.К., Щербина Г.Х., Крылов А.В. (ред.), Биологические рессурсы пресных вод: беспозвоночные - Рыбинск: ОАО “Рыбинский дом печати” - С. 240-248.
Лукашевич Е.Д., 1996. Новые хаобориды мезозоя Монголии (Diptera: Chaoboridae) // Палеонтол. журн. №4: 55-60.
Любарский Г.Ю., 1996. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике // Сб. тр. Зоол. Муз. МГУ 35: 1-434.
Любищев А.А., 1969а. Об ошибках в применении математики в биологии. I. Ошибки от недостатка осведомленности // Ж. общ. биол. 30(5): 572-584.
Любищев А.А., 1969б. Об ошибках в применении математики в биологии. II. Ошибки, связанные с избытком энтузиазма // Ж. общ. биол. 30(6): 715-723
Люткевич Е.М., 1929. Phyllopoda среднего девона Северо-Западной области // Изв. Геол. Ком., Ленинград 48(5) 137–143.
Макаров Р.Р., 1978. Каудальная тагма высших ракообразных (Crustacea: Malacostraca), ее биологическая специфика и происхождение // Ж. общ. биол. 39(6): 927-939.
Макрушин А.В., 1970. Изменения в организме самок некоторых Cladocera при переходе к гамогенезу // Зоол. журн. 49(10): 1573-1575.

Макрушин А.В., 1976. Некоторые особенности воспроизводительной системы Cladocera // Зоол. журн. 55(8): 1143-1148.
Макрушин А.В., 1979. Адаптации первичноводных животных к обитанию в континентальных водоемах (на примере Cladocera) // Ж. общ. биол. 40(5): 698-705.
Макрушин А.В., 1985а. Ангидробиоз первичноводных беспозвоночных: сохранение жизнеспособности в высушенном состоянии - Л.: Наука - 104 с.
Макрушин А.В., 1985б. Разнообразие в строении эфиппия у Macrothricidae (Crustacea, Cladocera) и вопрос о естественности этого семейства // Зоол. журн. 64(2): 212-214.
Макрушин А.В., 1989. Устойчивость к высушиванию латентных яиц *Bosmina obtusirostris* (Cladocera, Crustacea) и их реактивация // Зоол. журн. 68(10): 132-134.
Макрушин А.В., 1990. О причине и следствиях эмбриональной диапаузы у первичноводных беспозвоночных и асцидий // Ж. общ. биол. 51(4): 476-482.
Макрушин А.В., 1991а. Значение некоторых особенностей структуры желтка латентных яиц для процветания ветвистоусых ракообразных в пресных водах // Ж. общ. биол. 52(1): 62-74.
Макрушин А.В., 1991б. Об эфиппии *Echinisca capensis* (Cladocera, Crustacea) // Зоол. журн. 70(2): 136-138.
Макрушин А.В., 1992. Эволюция воспроизводительной системы ветвистоусых ракообразных // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных - СПб.: Гидрометеоиздат - С. 46-64.
Макрушин А.В., Маркевич Г.И., 1982. Об образовании эфиппия у некоторых Cladocera (Crustacea) // Зоол. журн. 61(9): 1425-1428.
Макрушин А.В., Чиркова З.Н., 1983. О строении эфиппия у *Ilyocryptus vitali* (Crustacea, Cladocera) // Зоол. журн. 62(5): 799-801.
Мануйлова Е.Ф., 1964. Ветвистоусые рачки фауны СССР - Определители по фауне СССР. Т. 88 - М.-Л.: Наука - 327 с.
Маркевич Г.И., 1980. Морфо-биологические особенности *Bunops serricaudata* (Daday, 1888) (Cladocera, Macrothricidae) // Тр. Инст. Биол. Внутр. Вод 41(44): 103-118.
Мартинсон Г.Г., 1967. Проблема происхождения файны Байкала // Зоол. журн. 46(10): 1594-1597.
Мейен С.В., 2006. Принцип сочуствия: Размышления об этике и научном познании - М.: Геос - 212 с.
Мейснер В.И., 1903. Материалы к фауне низших ракообразных реки Волги // Ежегод. Волж. Биол. ст. 1: 159-201.
Мирабдуллаев И.М., 1992. *Moina weismanni* (Crustacea, Cladocera) – новый представитель фаун России и Средней Азии // Зоол. журн. 71(11): 136-139.
Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А., 1994. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине: Методическое руководство - СПб.: Наука - 400 с.
Монаков А.В., 1998. Питание пресноводных беспозвоночных - Москва: ИПЭЭ РАН - 320 с.
Мордухай-Болтовской Ф.Д., 1968. Отряд ветвистоусые. Cladocera // Бирштейн Я.А. (ред.), Атлас беспозвоночных Каспийского моря - М.: Пищ. Пром. - С. 120-160.
Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К., 1987. Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae, Leptodoridae фауны мира - Л.: Наука - 182 с.
Новожилов Н., 1970. Вымершие лимнадиоидеи Conchostraca – Limnadioidea - М.: Наука - 238 с.
Орлова-Беньковская М.Я., 1993. Сравнительная морфология торакальных конечностей ветвистоусых ракообразных рода *Simocephalus* (Crustacea, Daphniiformes, Daphniidae) Северной Палеарктики // Зоол. журн. 72(3): 35-44.
Орлова-Беньковская М.Я., 1995. Ревизия группы видов *Simocephalus* (*serrulatus*) (Crustacea, Anomopoda, Daphniidae) // Зоол. журн. 74(8): 57-71.
Орлова-Беньковская М.Я., 1996. Морфология, систематика и географическое распространение ракообразных рода *Simocephalus* (Crustacea, Daphniiformes). Дисс. ... к.б.н. - М.: ИПЭЭ РАН - 242 с.
Павлов В.Я., 1992. Планы строения пищедобывательных аппаратов свободноживущих ракообразных и система членистых (Articulata). Дисс. ... д.б.н. - М: ВНИРО - 382 с.
Павлинов Я.И., 2005. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект) - М: КМК - 391 с.

Перельман Я.И., 1967. Живая математика. 8-е изд - М.: Наука - 160 с.
Пономаренко А.Г., 1993. Основные события в эволюции биосферы - Проблемы доантропогенной эволюции биосферы - М.: Наука - С. 15-25.
Пономаренко А.Г., 2004. Артроподизация и ее экологические последствия // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы 6: 7-22.
Пономаренко А.Г., 2012. Ранние этапы эволюции экосистем континентальных водоемов // Рожнов С.В. (отв. ред.). Ранняя колонизация суши. Серия "Гео-биологические системы в прошлом" - М.: ПИН РАН - С.92-119.
Поппер К., 1983. Логика и рост научного знания - М: Прогресс - 606 с.
Раменский Л.Г., 1938. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель - М: Наука - 620 с.
Расницын А.П. (ред.), 1985. Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий - М.: Наука - 200 с.
Расницын А.П. (ред.), 1990. Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья - М.: Наука - 200 с.
Расницын А.П., 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русс. энтомолог. общ. 73: 1-108.
Расницын А.П., 2005. Избранные труды по эволюционной биологии - М.: КМК - 347 с.
Ривьер И.К., 2005. Успехи изучения сем. Polyphemoidae (Cladocera, Onychopoda) в лаборатории экологии водных беспозвоночных // Ривьер И.К., Щербинак Г.Х., Крылов А.В. (ред.), Биологические рессурсы пресных вод: беспозвоночные - Рыбинск: ОАО "Рыбинский дом печати" - С. 291-310.
Россолимо Л.Л., 1927. Атлас остатков животных в торфах и сапропелях - М.: Жизнь и Знание - 48 с.
Рылов В.М., 1923. О животных остатках Толпоповского болота // Изв. Сапропел. комитета, Петроград, Вып. 1: 131-137.
Рылов В.М., 1950. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) // Жадин В.И. (ред.), Жизнь пресных вод. Т. 1 - М.-Л.: Изд. АН СССР - С. 331-357.
Рэфф Э., Кофмен Т., 1986. Эмбрионы, гены и эволюция - М.: Мир - 404 с.
Северцов А.Н., 1939. Морфологические закономерности эволюции - М.-Л.: Изд. АН СССР - 610 с.
Семенова Л.М., 1970. К морфологии ранних стадий развития самцов *Bosmina coregoni* Baird // Биол. Внутр. Вод, Информ. бюлл. 7: 50-52.
Сент-Илер К., 1860. Материалы для монографии семейства дафнид (диссертация на степень магистра зоологии) - СПб.: СПб Университет - 95 с.
Сергеев В.Н., 1970. Механизм питания *Ophryoxus gracilis* G.O.Sars (Macrothricidae, Cladocera) // Гидроб. журн. 6(2): 80-87.
Сергеев В.Н., 1971. Поведение и механизм питания *Lathonura rectirostris* (Cladocera, Macrothricidae) // Зоол. журн. 50(7): 1002-1010.
Сергеев В.Н., 1972. Способы питания некоторых макротрицид (Cladocera, Macrothricidae) // Биол. Внутр. Вод., Информ. бюлл. 16: 29-34.
Сергеев В.Н., 1981. Сравнительная морфология самцов и самок *Bosmina (Eubosmina) coregoni maritima* (Bosminidae, Cladocera) // Зоол. журн. 60(1): 145-148.
Сергеева Н.Г., 2004. *Pseudopenilia balhyalis* gen. n., sp. n. (Crustacea, Branchiopoda, Ctenopoda) - обитатель сероводородной зоны Черного моря // Вест. зоол. 38(3): 37-42.
Синев А.Ю., 2002. Ключ для определения ветвистоусых ракообразных рода *Alona* (Anomopoda, Chydoridae) Европейской части России и Сибири // Зоол. журн. 81(8): 926-939.
Смирнов Н.Н., 1967. О сенсиллах ног ветвистоусых ракообразных // Зоол. журн. 46: 286-288.
Смирнов Н.Н., 1969а. Морфо-функциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. I. Функциональный комплекс, обеспечивающий добывание пищи и газообмен хидорид // Зоол. журн. 48(1): 64-73.
Смирнов Н.Н., 1969б. Морфо-функциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. II. Функциональный комплекс хидорид, обеспечивающий переваривание пищи // Гидробиол. журн. 5(6): 42-46.
Смирнов Н.Н., 1970а. Морфо-функциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. IV. Дыхательные адаптации хидорид // Ж. общ. биол. 31(1): 94-98.

Смирнов Н.Н., 1970б. Cladocera (Crustacea) из пермских отложений Восточного Казахстана // Палеонтол. журн. №3: 95-100.
Смирнов Н.Н., 1971а. Chydoridae фауны мира - Фауна СССР. Ракообразные Т. 1(2) - Л.: Наука - 531 с.
Смирнов Н.Н., 1971б. Морфо-функциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. VI. Закон гомологических рядов у Cladocera Calyptomera // Ж. общ. биол. 32(1): 82-86.
Смирнов Н.Н., 1971в. Морфо-функциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. VII. Функциональный комплекс, обеспечивающий перемещение хидорид по субстрату // Зоол. журн. 50(1): 495-506.
Смирнов Н.Н., 1971г. Новый вид рода *Archedaphnia* (Cladocera, Crustacea) из юрских отложений Забайкалья // Палеонтол. журн. №.3: 119-121.
Смирнов Н.Н., 1975. Биология ветвистоусых ракообразных - Зоология беспозвоночных. Т. 3. Итоги науки и техники - М.: ВИНИТИ АН СССР - 116 с.
Смирнов Н.Н., 1976. Macrothricidae и Moinidae фауны мира - Фауна СССР. Ракообразные. Т. 1(3) - Л.: Наука - 237 с.
Смирнов Н.Н., 1977а. Морфо-функциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. VIII. Акинез у Cladocera // Зоол. журн. 56(3): 471-472.
Смирнов Н.Н., 1984. Зоологический анализ грунта континентальных водоемов. Зоология беспозвоночных. Т. 8 - Итоги науки и техники - М: ВИНИТИ АН СССР - 148 с.
Смирнов Н.Н., 2010. Историческая биоценология пресноводных зооценозов - М.: КМК - 225 с.
Смирнов Н.Н., Глаголев С.М., Коровчинский Н.М., Котов А.А., Орлова-Беньковская М.Я., Ривьер И.К., 1995. Ветвистоусые раки // Алексеев В.Р. (ред.), Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные - СПб.: Изд. ЗИН РАН - С. 34-74.
Старобогатов Я.И., 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование пресноводных водоемов - Л.: Наука - 371 с.
Старобогатов Я.И., 1986. Система ракообразных // Зоол. журн. 65(12): 1769-1781.
Сукачев В.Н., 1906. Материалы к изучению болот и торфяников озерной области // Сукачев В.Н., 1973. Избранные труды Т.2 - С. 25-76.
Тахтаджян А.Л., 1966. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука - 611 с.
Трофимова М.Г., 1979. Некоторые патоморфологические изменения у *Daphnia magna* под влиянием банлена // Гос. научн.-иссл. инст. озерн. речн. рыбн. хоз., Сб. научн. труд. 144: 102-109.
Уотсон Д., 2010. Избегайте занудства. Уроки жизни, прожитой в науке. - М.: Астрель - 463 с.
Хлебович В.В., 2009. Дискретные адаптивные нормы: механизмы и роль в эволюции // Тр. ЗИН, 2009 (Приложение 1): 219-231.
Хлебович В.В., Аладин Н.В., 1976. Гипотоническая регуляция у морских ветвистоусых ракообразных *Evadne nordmanni* и *Podon leucarti* // Ж. Эвол. Биохим. Физиол. 12(6): 591-592.
Хлебович В.В., Дегтярев А.В., 2005. Механизм образования морф у *Daphnia pulex* (Cladocera, Daphniidae) // ДАН 404(1): 139-141.
Чиркова З.Н., 1984. Палеарктические виды *Ilyocryptus* (Cladocera, Macrothricidae) - Апатиты: Изд. Мурманского мор. биол. инст. - 105 с.
Шорников Е.И., 1981. Остракоды Bythocytheridae дальневосточных морей - М.: Наука - 200 с.
Abatzopoulos T.J., Beardmore J.A., Clegg J.S., Sorgeloos P., 2002. *Artemia*: Basic and Applied Biology - Dordrecht: Kluwer Academic Publisher - 286 pp.
Abzhanov A., Kaufman T.C., 1999. Homeotic genes and the arthropod head: expression patterns of the *labial, proboscipedia*, and *Deformed* genes in crustaceans and insects // Proc. Nat. Acad. Sci. USA 96: 10224-10229.
Adamowicz S.J., Purvis A., 2006. From more to fewer? Testing an allegedly pervasive trend in the evolution of morphological structure // Evolution 60: 1402-1416.
Adamowicz S.J., Purvis A., Wills M.A., 2008. Increasing morphological complexity in multiple parallel lineages of the Crustacea // PNAS 105: 4786-4791.
Adamowicz S.J., Sacherová V., 2006. Testing the directionality of evolution: the case of chydorid crustaceans // J. Evol. Biol. 19: 1517-1530.
Adamowicz S.J., Petrusek A., Colbourne J.K., Hebert P.D.N., Witt J.D.S., 2009. The scale of divergence: a phylogenetic appraisal of intercontinental allopatric speciation in a passively dispersed freshwater zooplankton genus // Mol. Phylogen. Evol. 50: 423-436.

Agar W.E., 1908. Note on the early development of a Cladoceran (*Holopedium gibberum*) // Zool. Anz. 33: 420-427.
Agar W.E., 1930. A statistical study of regeneration in two species of Crustacea // Brit. J. Exp. Biol. 7: 349-369.
Agar W.E., 1950. The swimming setae of *Daphnia carinata* // Quar. J. Micros. Sci. 91: 353-368.
Akeret B., 1995. Specific density of resting eggs and adult morphology of *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) (Cladocera) // Crustaceana 68: 751-758.
Aladin N.V., 1991. Salinity tolerance and morphology of the osmoregulation organs in Cladocera with special reference to Cladocera from the Aral Sea // Hydrobiologia 225: 291-299.
Allen R.A., 2007. Measuring and modeling dispersal of adult zooplankton // Oecologia 153: 135-143.
Alonso M., 1987. Morphological differentiation of two new *Ephemeroporus* species (Cladocera, Chydoridae) belonging to the barroisi complex: *E. margalefi* and *E. epiaphantoii*, in Spain // Hydrobiologia 145: 131-146.
Alonso M., 1988. *Chydorus pizarri* sp. nov. a new chydorid (Cladocera) from Western Spain // Limnetica 4: 27-40.
Alonso M., 1990. *Estatheroporus gauthieri*, new genus, new species (Cladocera: Chydoridae), from Mediterranean countries // J. Crust. Biol. 10: 148-161.
Alonso M., 1996. Crustacea, Branchiopoda. Fauna Iberica 7 - Madrid: CSIC - 486 p.
Altermatt F., Ebert D., 2008. The influence of pool volume and summer desiccation on the production of the resting and dispersal stage in a *Daphnia* metapopulation // Oecologia 157: 441-452.
Anderson B.G., 1933. Regeneration in the carapace of *Daphnia magna*. I. The relation between the amount of regeneration and the area of the wound during single adult instars // Biol. Bull. 64: 70-85.
Anderson B.G., 1945. The toxicity of DDT to *Daphnia magna* // Science 102: 539.
Anderson B.G., Brown L.A., 1930. A study of chitin secretion in *Daphnia magna* // Physiol. Zool. 3(4): 485-493.
Anderson D.T., 1967. Larval development and segment formation in the branchiopod crustaceans *Limnadia stanleyana* and *Artemia salina* // Austral. J. Zool. 15: 47-91.
Anderson D.T., 1973. Embryology and phylogeny in annelids and Arthropods - Oxford: Pergamon Press - 495 p.
Anderson L.I., Crighton W.R.B., Hass H., 2004. A new univalve crustacean from the Early Devonian Rhynie chert hot-spring complex // Trans. Roy. Soc. Edinburgh: Earth Sci. 94: 355-369.
Austin T.S., 1942. Appendix I. The fossil species of *Bosmina* // Amer. J. Sci. 240: 325-331.
Ax P., 1999. Phyllopodomorpha // Das System der Metazoa II. Ein Lehrbuch der phylogenetischen Systematik - Mainz: G. Fischer - P. 156-168.
Baldass. F., 1941. Die Entwicklung von *Daphnia pulex* // Zool. Jahrb. Anat. 67: 1-60.
Banta A.M. 1939. Studies on the physiology, genetics, and evolution of some Cladocera - Washington, D.C.: Carnegie Inst. - 285 pp.
Bayly I.A.E., 1993. The fauna of athalassic saline waters in Australia and the Altiplano of South America: comparisons and historical perspectives // Hydrobiologia 267: 225-231.
Barry M.J., 2002. Progress toward understanding the neurophysiological basis of predator-induced morphology in *Daphnia* pulex // Physiol. Biochem. Zool. 75(2): 179-186.
Beaton M.J., Hebert P.D.N., 1997. The cellular basis of divergent head morphologies in *Daphnia* // Limnol. Oceanogr. 42: 346-356.
Beauchamp P. de, 1952. Un facterur de la variabilité chez les rotifères du genre *Brachionus* // C. R. Acad. Sci. Paris 234: 573-575.
Behning A.L., 1912. Studien über die vergleichende Morphologi sowie über temporale und Lokalvariation der Phyllopodenextremitäten // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 4 (suppl): 1-70.
Behning A.L., 1925. Studien über Crustaceen des Wolgabassins. 1. *Simocephalus lusaticus* O. Herr im Wolgabassin // Arch. Hydrobiol. 15(4): 526-535.
Bekker E.I., Kotov A.A., Elmoor-Loureiro L., 2010. The genus *Eurycercus* Baird, 1843 (Cladocera: Eurycercidae) in the Neotropics // J. Nat. Hist. 44: 2481-2508.
Bekker E.I., Kotov A.A., Taylor D.J., 2012. A revision of the subgenus *Eurycercus* (*Eurycercus*) Baird, 1843 emend. nov. (Cladocera: Eurycercidae) in the Holarctic with the description of a new species from Alaska // Zootaxa 3206: 1-40.

Belk D., 1989. Identification of species in the conchostracan genus *Eulimnadia* by egg-shell morphology // J. Crust. Biol. 9: 115-125.
Benesch R., 1969. Zur Ontogenie und Morphologie von *Artemia salina* // Zool. Jahrb. Anat. Ontogen. 86: 307-458.
Bentley D., Keshishian H., Shankland M., Toroian-Raymond A., 1979. Quantitative staging of embryonic development of the grasshopper, *Schistocerca nitens* // J. Embryol. Exp. Morphol. 54: 47-74.
Benzie J.A.H., 1986a. *Daphnia occidentalis*, new species (Cladocera: Daphniidae) from Western Australia: new evidence of the evolution of the North American *D. ambigua – D. middendorffiana* group // J. Crust. Biol. 6: 232-245.
Benzie J.A.H., 1986b. Phylogenetic relationships within the genus *Daphnia* (Cladocera, Daphniidae) in Australia, determined by electrophoretically detectable protein variation // Austr. J. Mar. Freshwat. Res. 37: 251-260.
Benzie J.A.H., 1987. The biogeography of Australian *Daphnia*: clues of an ancient (> 70 m.y.) origin for the genus // Hydrobiologia 145: 51-65.
Benzie J.A.H., 1988a. The systematics of Australian *Daphnia* (Cladocera: Daphniidae). Electrophoretic analyses of the *Daphnia carinata* complex // Hydrobiologia 166: 183-197.
Benzie J.A.H., 1988b. The systematics of Australian *Daphnia* (Cladocera: Daphniidae). Multivariate morphometrics // Hydrobiologia 166: 163-182.
Benzie J.A.H., 1988c. The systematics of Australian *Daphnia* (Cladocera: Daphniidae). Species description and keys // Hydrobiologia 166: 95-161.
Benzie J.A.H., 2005. The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*) (Anomopoda: Daphniidae) // Dumont H.J. (ed.), Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 21 - Ghent: Kenobi Productions & Leiden: Backhuys Publishers - 376 p.
Berg K., 1929-1930. A faunistic and biological study of Danish Cladocera // Vidensk. Medd. Dansk. Naturh. Foren. Kobenhavn 88: 31-112.
Bern L., 1990. Postcapture particle size selection by *Daphnia cucullata* (Cladocera) // Limnol. Oceanogr. 35: 923-926.
Berner D.B., 1985. Morphological differentiation among species in the *Ceriodaphnia cornuta* complex (Crustacea, Cladocera) // Verh. Int. Verein. Limnol. 22: 3099-3103.
Berner D.B., 1986. Taxonomy of *Ceriodaphnia* (Crustacea: Cladocera) in U.S. Environmental Protection agency Cultures - Cincinnati: Center for Env. Res. Inform. - 34 p.
Berner D.B., 1987. Significance of head and carapace pores in *Ceriodaphnia* (Crustacea, Cladocera) // Hydrobiologia 145: 75-84.
Berner D.B., Rakhmatullaeva G., 2001. A new species of *Ceriodaphnia* from Uzbekistan and Kazakhstan // Hydrobiologia 442: 29-39.
Berril M., Henderson C., 1972. The embryonic development of the swimming behavior of *Daphnia pulex* (Crustacea: Cladocera) // Can. J. Zool. 50: 969-973.
Bertolani R., Rebecchi L., Claxton S., 1996. Phylogenetic significance of egg shell variation in tardigrades // Zool. J. Linn. Soc. 116: 139-148.
Binder G., 1931. Das Muskelsystem von *Daphnia* // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 26(1-2): 54-111.
Biswas S., 1964. A new species of the Cladoceran genus *Latona* Straus, 1820 from Rajasthan, India // Proc. Zool. Soc. India 17: 149-152.
Black R.W., 1980. The nature and causes of cyclomorphosis in a species of the *Bosmina longirostris* complex // Ecology 61: 1122-1132.
Blanckenhorn W.U., 2000. The evolution of body size: What keeps organisms small? // Quart. Rev. Biol. 75: 385-407.
Blindow I., Hargeby A., Hilt S., 2013. Facilitation of clear-water conditions in shallow lakes by macrophytes: differences between charophyte and angiosperm dominance // Hydrobiologia, on-line. DOI 10.1007/s10750-013-1687-2.
Boikova O.S., 2008. Comparative investigation of the late embryogenesis of *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) (Crustacea: Branchiopoda), with notes on types of embryonic development and larvae in Cladocera // J. Nat. Hist. 42: 2389-2416.
Botnariuc N., Viña Bayés N., 1977. Contribution a la connaissance de la biologie de *Cyclestheria hislopi* (Baird), (Conchostraca: Crustacea) de Cuba // Rés. expéd. biospéolog. Cubano-Roumaines a Cuba, Bucuresti 2: 105-115.

Bottrell H.H., Newsome T., 1976. Body length, size and identification of the ephippia of *Ceriodaphnia megalops* and *Ceriodaphnia pulchella* // Freshwat. Biol. 6: 405-408.
Bowman T.E., 1971. The case of the nonubiquitous telson and the fraudulent furca // Crustaceana 21: 165-175.
Boxshall G.A., 1982. On the anatomy of the misophrioid copepods, with special reference to *Benthomisophria palliata* // Phil. Trans. R. Soc. London (B) 297: 125-181.
Boxshall G.A., 2004. The evolution of arthropod limbs // Biol. Rev. 79: 253-300.
Braband A., Richter S., Hiesel R., Scholtz G., 2002. Phylogenetic relationships within the Phyllopoda (Crustacea, Branchiopoda) based on mitochondrial and nuclear markers // Mol. Phyl. Evol.: 229-244.
Braet F., De Zanger R., Wisse E., 1997. Drying cells for SEM, AFTM and TEM by hexamethyldisilazane: a study on hepatic endothelial cells // J. Micr. 186: 84-87.
Brancelj A., 1996. *Chydorus 'mutilus'* Kreis 1921 – a postephippial form of *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1785) // Hydrobiologia 323: 45-59.
Brancelj, A., 1997. *Alona stochi* n. sp. – the third cave-dwelling cladoceran (Crustacea: Cladocera) from the Dinaric region // Hydrobiologia 360: 47-54.
Brandl Z., 2005. Freshwater copepods and rotifers: predators and their prey // Hydrobiologia 546: 475-489.
Brandorff G.O., 1976. A new species of *Bosminopsis* (Crustacea, Cladocera) from the Rio Negro // Acta Amazonica 6: 109-114.
Braudo R., 1987. Ecotoxicological testing with *Daphnia* // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 45: 461-482.
Brauer F., Redtenbacher J., Ganglbauer L., 1889. Fossile Insekten aus der Jura-formation Ost-Siberiens // Mém. Acad. Imper. Sci. Saint-Pétersbourg, 7th Ser. 36: 1-22.
Brehm V., 1913. Cladoceren // Ergeb. zweiten deutsch. Zentral Africa-Exped. 1910-1911. l, Zoologie, Teil l, Leipzig: 35-40.
Brehm V., 1925. Beiträge zur Kenntnis der japanischen Süsswässerfauna // Annot. Zool. Jap. 10(7): 265-275.
Brehm V., 1928. Fresh-water fauna of New Zealand. Nos. 2-6 // Trans. N. Z. Inst. 5: 793-812.
Brehm V., 1934. II. Cladoceren. Voyage de Ch. Alluaud & P.A. Chappius en Afrique Française // Arch. Hydrobiol. 26: 50-90.
Brehm V., 1938. Dritter Bericht über die von Dr. O. Schubart in Brasilien gesammelten Onychura // Zool. Anz. 122: 94-103.
Brehm, V., 1939. Die Cladoceren der Wallacea-Expedition // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograp. 38: 99-123.
Brendelberger H., Herbeck M., Lang H., Lampert W., 1987. *Daphnia's* filters are not solid walls // Arch. Hydrobiol. 107: 197-202.
Brendonck L., 1995. An updated diagnosis of the branchiopodid genera (Branchiopoda: Anostraca, Branchipodidae) with reflections on the genus concept by Dubois (1988) and the importance of genital morphology in anostracan taxonomy // Arch. Hydrobiol., Suppl. 107: 149-186.
Brendonck L., Belk D., 1997. On potentials and relevance of the use of copulatory structures in anostracan taxonomy // Hydrobiologia 359: 83-92.
Brendonck L., Riddoch B.J., 1999. Wind-borne short-range dispersal in anostracans (Crustacea: Branchiopoda) // Biol. J. Linn. Soc. 67: 109-118.
Brewer M.C., 1996. *Daphnia* swimming behavior and its role in predator-prey interactions. Ph.D. Thesis - Univ. Wisconsin-Milwaukee - 155 pp.
Brewer M.C., 1998. Mating behaviours of *Daphnia pulicaria*, a cyclic parthenogen: Comparisons with copepods // Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 353: 805-815.
Briggs D.E.G., 1976. The arthropod *Branchiocaris* n.gen., Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia // Geol. Surv. Canada Bull. 264: 1-29.
Brooks J.L., 1947. Turbulence as an environmental determinant of relative growth in *Daphnias* // Proc. Nat. Acad. Sci, Washington 33: 41-148.
Brooks J.L., 1953a. A re-description of typical *Daphnia clathrata* Forbes and *Daphnia arcuata* Forbes // Amer. Midland Nat. 49: 193-209.
Brooks J.L., 1953b. Re-descriptions of *Daphnia pulex* var. *pulicaria* Forbes, *D. thorata* F., and *D. dentifera* F. // Amer. Midland Nat. 49: 722-800.

Brooks J.L., 1957. The systematics of North American *Daphnia* // Mem. Connecticut Acad. Arts Sci. 13: 1-180.
Brooks J.L., 1959. Cladocera // Edmondsom W.T. (ed.), Freshwater Biology - New York: Wiley - P. 587-656.
Browne W.E., Patel N.H., 2000. Molecular genetics of crustacean feeding appendage development and diversification // Seminars Cell. Dev. Biol. 11: 427-435.
Budd, G. E., 2002. A palaeontological solution to the arthropod head problem // Nature 417: 271-275.
Cáceres C.E., Soluk D.A., 2002. Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates // Oecologia 131: 402-408.
Calman W.T., 1909. Crustacea // Lankester R. (ed.), A treatise on Zoology 7 (3) - London: A. & C. Black - 346 p.
Cannon H.G., 1921. The early development of the summer eggs of the cladoceran (*Simocephalus vetulus*) // Q. J. micr. Sci. 65: 627-642.
Cannon H.G., 1933. On the feeding mechanism of the Branchiopoda // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 222: 267-339.
Cannon H.G., Leak F.M.C, 1933. On the mouth part of the Branchiopoda // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 222: 340-352.
Carmona M.J., Snell T.W., 1995. Glycoproteins in daphnids: Potential signals for mating? // Arch. Hydrobiol. 134: 273-279.
Casanova B., 1991. Origine protocephalique antennarie de la carapace chez les Leptostraces, Mysidaces, Eucarides (Crustaces) // C. R. Acad. Sci., Ser. 3. 312: 461-468.
Casanova B., 1993. L'origine protocephalique de la carapace chez les Thermosbaenaces, Tanaidaces, Cumaces et Stomatopodes // Crustaceana 65: 114-150.
Cervantes-Martínez A., Gutiérrez-Aguirre M., Elías-Gutiérrez M., 2000. Description of *Ilyocryptus nevadensis* (Branchiopoda, Anomopoda), a new species from a high altitude crater lake in the volcano Nevado de Toluca, Mexico // Crustaceana 73: 311-321.
Chatterjee T., Kotov A.A., Van Damme K., Chandrasekhar S.V.A., Padhye S., 2013. An annotated checklist of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) from India // Zootaxa 3667: 1-89.
Chen P., Li G., Batten J., 2007. Evolution, migration and radiation of late Mesozoic conchostracans in East Asia // Geol. J. 42: 391-413.
Chiambeng G.Y., Dumont H.J., 1999. New semi-terrestrial chydorids from the tropical rainforest of southwest Cameroon (Africa): *Nicsmirnovius camerounensis* n.gen. n.sp. and *Bryospilus africanus* n.sp (Crustacea: Anomopoda) // Hydrobiologia 391: 259-270.
Chiambeng G.Y., Dumont H.J., 2004. The genus *Pleuroxus* Baird, 1843 (Crustacea: Anomopoda: Chydoridae) in Cameroon, Central-West Africa // Anls. Limnol. 40: 211-229.
Chiambeng G.Y., Dumont H.J., 2005. The Branchiopoda (Crustacea: Anomopoda, Ctenopoda and Cyclestherida) of the rain forests of Cameroon, West Africa: low abundances, few endemics and a boreal-tropical disjunction // J. Biogeogr. 32: 1611-1620.
Chiang S.C., Du N.S., 1979. Freshwater Cladocera. Fauna Sinica. Crustacea - Peking: Science Press, Academia sinica - 297 pp.
Ciros-Pérez J., Elías-Gutiérrez M., 1997. *Macrothrix smirnovi*, a new species (Crustacea: Anomopoda: Macrothricidae) from Mexico, a member of the *M. triserialis*-group // Proc. Biol. Soc. Washington 110: 115-127.
Ciros-Pérez J., Silva-Briano M., Elías-Gutiérrez M., 1996. A new species of *Macrothrix* (Anomopoda: Macrothricidae) from Central Mexico // Hydrobiologia 319: 159-166.
Cisne J.L., 1974. Evolution of world fauna of aquatic free-living arthropods // Evolution 28: 337-366.
Claus C., 1873. Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus cancriformis* // Arb. König. Gesell. wiss. Gött. 18: 93-136.
Claus C., 1876. Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren // Z. wiss. Zool. 27: 362-402.
Claus C., 1877. Zur Kenntnis des Baues und der Organisation der Polyphemiden // Denkschr. K. Akad. Wiss., Wien. 37: 137-160.
Claus C., 1886. Untersuchungen über die Organization und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* nebst vergleichenden Bemerkungen uber andere Phyllopoden // Arb. zool. Inst. Univer. Wien zool. Stat. Triest 6: 267-370.

Cohen A.C., Morin J.G., 2010. Two new bioluminescent ostracode genera, *Enewton* and *Photeros* (Myodocopida: Cypridinidae), with three new species from Jamaica // J. Crust. Biol. 30: 1-55.
Colbourne J.K., Hebert P.D.N., 1996. The systematics of North American *Daphnia* (Crustacea: Anomopoda): a molecular phylogenetic approach // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 351: 349-360.
Colbourne J.K., Hebert P.D.N., Taylor D.J., 1997. Evolutionary origins of phenotypic diversity in *Daphnia* // Givnish T.J., Sytsma K.J. (eds.), Molecular Evolution and Adaptive Radiation – Cambridge: Cambridge University Press - P. 163-189.
Colbourne J.K., Wilson C.C., Hebert P.D.N., 2006. The systematics of Australian *Daphnia* and *Daphniopsis* (Crustacea: Cladocera): a shared phylogenetic history transformed by habitat-specific rates of evolution // Biol. J. Linn. Soc. 89: 469-488.
Colbourne J.K., Pfrender M.E., Gilbert D. et al., 2011. The Ecoresponsive Genome of *Daphnia pulex* / / Science 331: 555-561.
Copeland M.J., 1957. The arthropod fauna of the Upper Carboniferous rocks of the Maritime Provinces // Geol. Surv. Canada Mem. 286: 1-110.
Copf T., Schröder R., Averof M., 2004. Ancestral role of caudal genes in axis elongation and segmentation // PNAS 101: 17711-17715.
Cotterman C.W., 1982. On water fleas and some famous biologists who studied them // Unpublished manuscript from the Department of Medical Genetics, University of Wisconsin, July 1982. 25 p. Kept at the collection of D. G. Frey
Crease T.J., Taylor D.J., 1998. The origin and evolution of variable-region helices in V4 and V7 of the small-subunit ribosomal RNA of branchiopod Crustaceans // Mol. Biol. Evol. 15: 1430-1446.
Criel G.R.J., Macrae T.H., 2002. *Artemia* morphology and struscure // Abatzopoulos T.J., Beardmore J.A., Clegg J.S., Sorgeloos P.(eds), *Artemia*: Basic and Applied Biology - Dordrecht: Kluwer Academic Publisher. - P. 1-37.
Cristescu M.E.A., Hebert P.D.N., 2002. Phylogeny and adaptive radiation in the Onychopoda (Crustacea, Cladocera): evidence from multiple gene sequences // J. Evol. Biol. 15: 838-849.
Crittenden R.N., 1981. Morphological characteristics and dimension of the filter structures from three species of *Daphnia* (Cladocera) // Crustaceana 41: 233-248.
Cromer L., Gibson, J.A.E., Swadling K., Hodgson D.A., 2006. Evidence for a lacustrine faunal refuge in the Larsemann Hills, East Antarctica, during the Last Glacial Maximum // J. Biogeogr. 33: 1314-1323.
Daday E. von., 1905. Untersuchungen über die Süsswasser-Mikrofauna Paraguays // Zoologica 44: 1-369.
Dahl E., 1991. Crustacea Phyllopoda and Malacostraca: a reappraisal of cephalic and thoracic shield and fold system and their evolutionary significance // Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 334: 1-26.
Dahm E., 1976. The carapace of Cladocera – a morphological comparison of Cladocera and Ostracoda // Abh.Verh. Natur-wiss. Ver. Hamburg 18-19 (Suppl.): 331-335.
Dahm E., 1977. Morphologische Untersuchungen an Cladoceren unter besonderer Berucksichtigung der Ultrastruktur des Carapax // Zool. Jb. Anat. 97: 68-126.
Daniels S.R., Hamer M., Rogers C., 2004. Molecular evidence suggests an ancient radiation for the fairy shrimp genus *Streptocephalus* (Branchiopoda: Anostraca) // Biol. J. Linn. Soc. 82: 313-327.
Thompson D.W., 1917. On growth and form. - Cambridge: University Press - 400 p.
Darwin C., 1859. On the Origin of the Species by Means of Natural Selection: Or, The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life - London: John Murray - 502 p.
Davis G.K., 2012. Cyclical parthenogenesis and viviparity in aphids as evolutionary novelties // J. Exper. Zool. B: Mol. Dev. Evol. 318: 448-459.
Dawkins R. 2004. The ancestor's tale. A pilgrimage to the dawn of life - Boston-New York: A Mariner Book, Houghton Mifflin Company - 673 p.
Deevey E.S., Deevey G.B., 1971. The American species of *Eubosmina* Seligo (Crustacea, Cladocera) / / Limnol. Oceanogr. 16: 201- 218.
De Guerne M.J., 1888. Sur la dissemination des organismes d'eau douce par les Palmipèdes // Soc. Biol. 8: 294–298.
De la Vaulx R. 1920. Les cladocères intersexués et les récentes théories du gynandromorphisme // Bull. Soc. Zool. Fr. 45: 38-44.

De Melo R., Hebert P.D.N., 1994. A taxonomic reevaluation of North American Bosminidae // Can. J. Zool. 72: 1808-1825.
De Mott W.R., 1985. Relations between filter mesh-size, feeding mode, and capture efficiency for cladocerans feeding on ultrafine particles // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 21: 125-134.
De Mott W.R., Kerfoot W.C., 1982. Competition among cladocerans: nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia* // Ecology 63: 1949-1966.
Dennell R., 1960. Integument and exosceleton // Waterman T.H. (ed.), The physiology of Crustacea 1: 449-472.
Dejdar E., 1927. Zur Biologie von *Bunops serricaudata* (Daday) // Zool. Anz. 70(3-6): 100-104.
Dejdar E., 1930. Die Korrelationen zwischen Kiemensackchen und Nackenshild bei Phyllopoden // Z. wiss. Zool. 136(3/4): 423-452.
DeWaard J.R., Sacherová V., Cristescu M.E.A., Remigio E.A., Crease T.J., Hebert P.D.N., 2006. Probing the relationships of the branchiopod crustaceans // Mol. Phyl. Evol. 39: 491-502.
Dickinson K.A., Swain F.M., 1967. Late Cenozoic freshwater Ostracoda and Cladocera from northeastern Nevada // J. Paleontol. 41: 335-350.
Dodson S.I., 1974. Adaptive change in plankton morphology in response to size-selective predation: A new hypothesis of cyclomorphosis // Limnol. Oceanogr. 19: 721-729.
Dodson S.I., 1989. The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-induced morphology in *Daphnia* // Oecologia 78: 361-367.
Dogiel V.A., 1929. Polymerisation als ein Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoen // Biol. Zentr. 49: 451-469.
Dollo L., 1893. Les lois de l'évolution // Bull. Soc. belge Géeol. Paléont. Hydrol. 7: 164-166.
Dumont H.J., 1997. Cladoceran studies: where do we go from here? // Hydrobiologia 360: 301-303.
Dumont H.J., Brancelj A., 1994. *Alona alsafadiii* n.sp. from Yemen, a primitive, groundwater-dwelling member of the *A. kaura* group // Hydrobiologia 281: 57-64.
Dumont H.J., Negrea S.V., 2002. Introduction to the class Branchiopoda // Dumont H.J. (ed.), Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 19 - Leiden: Backhuys Publishers - 398 p.
Dumont H.J., Pensaert J., 1983. A revision of the Scapholeberinae (Crustacea: Cladocera) // Hydrobiologia 100: 3-45.
Dumont H.J., Silva-Briano M., 1997. Sensory and glandular equipment of the trunk limbs of the Chydoridae and Macrothricidae (Crustacea: Anomopoda) // Hydrobiologia 360: 33-46.
Dumont H.J., Silva-Briano M., 1998. A reclassification of the anomopod families Macrothricidae and Chydoridae, with the creation of a new suborder, the Radopoda (Crustacea: Branchiopoda) // Hydrobiologia 384: 119-149.
Dumont H.J., Silva-Briano M., 2000. *Karualona* n.gen. (Anomopoda: Chydoridae), with a description of two new species, and a key to all known species // Hydrobiologia 435: 61-82.
Dumont H.J., Smirnov N.N., 1996. Reinstatement of the genus *Paralona* Šrámek-Hušek et al., 1962, and assessment of morphological variability in the *Paralona pigra*-group // Hydrobiologia 333: 29-36.
Dumont H.J., Van de Velde I., 1976. Some types of head-pores in the Cladocera as seen by scanning electron microscopy and their possible functions // Biol. Jb. Dodonaea 44: 135-142.
Dumont H.J., Nandini S., Sarma S.S.S., 2002. Cyst ornamentation in aquatic invertebrates: a defence against egg-predation // Hydrobiologia 486: 161-167.
Dumont H.J., Rietzler A.C., Kalapothakis E., 2013. *Micromoina arboricola* n. gen., n. spec. (Crustacea: Cladocera), a new moinid living in a forest tree-hole in Minas Gerais, Brazil // Zootaxa 3652: 533-546.
Dumont H.J., Silva-Briano M., Babu K.K.S., 2002. A re-evaluation of the *Macrothrix rosea-triserialis* group, with the description of two new species (Crustacea Anomopoda: Macrothricidae) // Hydrobiologia 467: 1-44.
Dybowski B., Grochowski M., 1894. O Lynceidach czyli Tonewkach fauny krajowe // Kosmos 19: 376-383.
Dybowski B., Grochowski M., 1898. O czutkach drugiej pary u Tonewek (Lynceidae) i Eminkyw (Eurycercidae) // Kosmos 23: 25-73.

Dzialowski A.R., O'Brien W.J., Swaffar S.M., 2000. Range expansion and potential dispersal mechanisms of the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi* // J. Plankt. Res. 22: 2205-2223.
Ebert D., 2011. A genome for the environment // Science 331: 539–540.
Edgecombe G.D., Legg D.A., 2013. The arthropod fossil record // Minelli A., Boxshall G.A., Fusco G. (eds), 2013. Arthropod biology and evolution: molecules, development, morphology - Springer-Verlag: Berlin and Heidelberg. - P. 393-416.
Edgecombe G.D., Richter S., Wilson G.D.F., 2003. The mandibular gnathal edges: Homologous structures throughout Mandibulata? // Afr. Invert. 44: 115-135.
Edmondson W.T., 1987. *Daphnia* in experimental ecology: notes on historical perspectives // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 45: 11-30.
Edwards C., 1980. The anatomy of *Daphnia* mandibles // Trans. Amer. micros. Soc. 99: 2-24.
Eimer T.D.H., 1888. Die Entstehung der Arten. Auf Grud von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens - Leipzig: Gustav Fischer - 461 pp.
Ekman S., 1904. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nordschwedischen Hochgebirge. Ein Beitrag zur Tiergeographie, Biologie und Systematik der arktischen, nord-und mittel-europäien Arten // Zool. Jahrb. Syst. 21(1): 1-170.
Elías-Gutiérrez M., Smirnov N.N., 2000. *Macrothrix marthae*, a new species (Crustacea: Anomopoda: Macrothricidae), a highly specialized macrothricid from Mexico // Proc. Biol. Soc. Washington 113: 652-660.
Elías-Gutiérrez M., Ciros-Pérez J., Suárez-Morales E., Silva-Briano M., 1999. The freshwater Cladocera (Orders Ctenopoda and Anomopoda) of Mexico, with comments on selected taxa // Crustaceana 72: 171-186.
Elías-Gutiérrez M., Kotov A.A., Garfías-Espejo T., 2006. Cladocera (Crustacea: Ctenopoda, Anomopoda) from southern Mexico, Belize and northern Guatemala, with some biogeographical notes // Zootaxa 1119: 1-27.
Elías-Gutiérrez M., Smirnov N.N., Suárez-Morales E., Dimas-Flores N., 2001. New and little known cladocerans (Crustacea: Anomopoda) from southeastern Mexico // Hydrobiologia 442: 41-54.
Elmoor-Loureiro L.M.A., 2004a. Morphological abnormalities in the cladoceran *Ilyocryptus spinifer* (Apipucos Reservoir, Pernambuco State, Brazil) // Braz. J. Zool. 64: 53-58.
Elmoor-Loureiro, L. M. A., 2004b. Phylogenetic relationships among families of the order Anomopoda (Crustacea, Branchiopoda, Cladocera) // Zootaxa 760: 1-26.
Elmoor-Loureiro L.M.A., 2005. A cladisctic analysis of the genera of Macrothricidae Norman & Brady (Crustacea, Cladocera, Radopoda) // Rev. Bras. Zool. 22: 735-741.
Elmoor-Loureiro L.M.A., 2006. Male claspers and lobes homology of the first thoracopod among cladocerans (Branchiopoda) // Nauplius 13: 19-22.
Elofsson R., 1966. The nauplius eye and frontal organ of the non-malacostraca (Crustacea) // Sarsia. 25: 1-128.
Elofsson R. 2006. The frontal eyes of crustaceans // Arthropod Struct. Dev. 35: 275–291.
Eriksson B.J., Ungerer P., Stollewerk A., 2013. The function of Notch signalling in segment formation in the crustacean *Daphnia magna* (Branchiopoda) // Dev. Biol., on-line, http://dx.doi.org/10.1016/j.ydbio.2013.09.021.
Eriksson S., 1934. Studien über die Fangapparate der Branchiopoden nebst einigen phylogenetischen Bermerkungen // Zool. Bidr. Uppsala 15: 23-287.
Erwin D.H., 2006. The Developmental Origins of Animal Bodyplans // Xiao S., Kaufman A.J. (eds), Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology - New York: Plenum - P. 159-197.
Essl̆ová M., 1959. Embryonální vývoj parthenogenethických vajíček perloočky *Daphnia pulex* // Vést. Česk. spolec. Zool. 23: 80-88.
Eyden D., 1923. specific gravity as a factor in the vertical distribution of plankton // Proc. Cambridge Phil. Soc. Biol. Sci. 1: 49-55.
Faustová M., Sacherova V., Sheets H.D., Svensson J.E., Taylor D.J., 2010. Coexisting cyclic parthenogens comprise a Holocene species flock in *Eubosmina* // PLOS ONE 5(7): e11623.
Fayers S.R., Trewin N.H., 2003. A new crustacean from the Early Devonian Rhynie chert, Aberdeenshire, Scotland // Trans. Roy. Soc. Edinburgh: Earth Sci. 93: 355-382.
Fernando C.H., Mengestou S., Belay S., 1990. The chydorid crustacean *Alona diaphana* (King), limnetic in lakes Awasa and Zwai, Ethiopia, with a discussion of littoral and limnetic zooplankton // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 75: 15-25.

Fernando C.H., Paggi J.C., Rajapaksa R., 1987. *Daphnia* in tropical lowlands // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 45: 245-284.
Ferrari F.D., 2012a. Ecdysozoans, articulates, and the needle in a haystack // Crustaceana 85: 1013-017.
Ferrari F.D., 2012b. Importance of models of development for determining homologies // Crustaceana 85: 617-620.
Ferrari F.D., Dahms H.-U., 2007. Post-embryonic development of the Copepoda // Crustaceana Monogr. 8: 1-229.
Ferrari F.D., Grygier M.J., 2003. Comparative morphology among trunk limbs of *Caenestheriella gifuensis* and *Leptestheria kawachiensis* (Crustacea: Branchiopoda: Spinicaudata) // Zool. J. Linn. Soc. 139: 547-564.
Figuerola J., Green A.J., 2002. How frequent is external transport of seeds and invertebrate eggs by waterbirds? A study in Docana, SW Spain // Arch. Hydrobiol. 155: 557-565.
Figuerola J., Green A.J., Michot T.C., 2005. Invertebrate eggs can fly: Evidence of waterfowl-mediated gene flow in aquatic invertebrates // Amer. Natur. 165: 274-280.
Flössner D., 1972. Krebstiere, Crustacea (Kiemen- und Blattfüßer, Branchiopoda, Fischläuse, Branchiura) // Die Tierwelt Deutschlands 60: 1-499.
Flössner D., 2000. Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas - Leiden: Backhuys - 428 p.
Flössner D., Horn W., Paul M., 2005. Notes on the cladoceran and copepod fauna of the Uvs Nuur Basin (Northwest Mongolia) // Internat. Rev. Hydrobiol. 90: 580-595.
Forel F.A., 1892-1904. Le Leman // Monograhie limnologique 1-3: 1-540: 1-408: 1-305.
Forró L., Urban A., 1997. Mating behaviour in *Moina brachiata* (Crustacea, Anomopoda) // Hydrobiologia 360: 153-159.
Forró L., Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Petrusek A., 2008. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater // Hydrobiologia 595: 177-184.
Fortey R.A., Hughies N.C., 1998. Brood pouch in trilobites // J. Paleontol. 72: 638-649.
Fox H.M., 1948. The haemoglobin in *Daphnia* // Proc. Roy. Soc. (B) 135: 195-212.
Franke H., 1925. Der Fangapparat von *Chydorus sphaericus* // Z. wiss. Zool. 125: 271-298.
Freeman J.A. 1993. The crustacean epidermis during larval development // Horst M.N., Freeman J.A. (eds.), The crustacean integument: morphology and biochemistry - Boca Raton: CRC Press - P. 194-219.
Freidenfelt T., 1913. Zur Biologie von *Daphnia longiremis* G. O. Sars und *Daphnia cristata* G. O. Sars // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph. 6(2-3): 229-242.
Frenzel P., 1983. The attachment of the ephippium of *Acantholeberis curvirostris* O. F. Müller (Cladocera: Macrothricidae) // Hydrobiologia 107: 255-259.
Frey D.G., 1959. The taxonomic and phylogenetic significance of the head pores of the Chydoridae (Cladocera) // Int. Rev. ges Hydrobiol. 44: 27-50.
Frey D.G., 1960. The ecological significance of Cladocera remains in lake sediments // Ecology 41: 790-795.
Frey D.G., 1962a. Cladocera from the Eemian interglacial of Denmark // J. Palaeontol. 6: 1133-1154.
Frey D.G., 1962b. Supplement to: The taxonomic and phylogenetic significance of the head pores of the Chydoridae (Cladocera) // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 47: 603-609.
Frey D.G., 1964. Remains of animals in Quarternary lake and bog sediments and their interpretation // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 2: 1-114.
Frey D.G., 1965. Gynandromorphism in the chydorid Cladocera // Limnol. Oceanogr., Suppl. 10: 103-114.
Frey D.G., 1967. Phylogenetic relationships in the family Chydoridae (Cladocera) // India: Symposium on Crustacea - P. 29-37.
Frey D.G., 1971. Worldwide distribution and ecology of *Eurycercus* and *Saycia* (Cladocera) // Limnol. Oceanogr. 16 (2): 254-308.
Frey D.G., 1973. Comparative morphology and biology of three species of *Eurycercus* (Chydoridae, Cladocera), with a description of *Eurycercus macracanthus* sp. nov. // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 58: 221-267.
Frey D.G, 1975. Subgeneric differentiation within *Eurycercus* (Cladocera, Chydoridae) and a new species from Northern Sweden // Hydrobiologia 46: 263-300.

Frey D.G., 1980a. On the plurality of *Chydorus sphaericus* (O. F. Mueller) (Cladocera, Chydoridae) and designation of a neotype from Sjaelso, Denmark // Hydrobiologia 69: 83-123.
Frey D.G., 1980b. The non-swimming chydorid Cladocera of wet forests, with descriptions of a new genus and two new species // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 65: 613-641.
Frey D.G., 1982a. Contrasting strategies of gamogenesis in northern and southern populations of Cladocera // Ecology 63: 223-241.
Frey D.G., 1982b. Honeycombing of the carapace in the Chydorid Cladocera: the elusive male of *Chydorus faviformis* // J. Crust. Biol. 2: 469-476.
Frey D.G., 1982c. Questions concerning cosmopolitanism in Cladocera // Arch. Hydrobiol. 93: 484-502.
Frey D.G., 1982d. Relocation of *Chydorus barroisi* and related species (Cladocera, Chydoridae) to a new genus and description of two new species // Hydrobiologia 86: 231-269.
Frey D.G., 1982e. The reticulated species of *Chydorus* (Cladocera, Chydoridae): two new species with suggestions of convergence // Hydrobiologia 93: 255-279.
Frey D.G., 1982f. The honeycombed species of *Chydorus* (Cladocera, Chydoridae): comparison of *C. bicornutus* and *C. bicollaris* n.sp. with some preliminary comments on *flaviformis* // Can. J. Zool. 60: 1892-1916.
Frey D.G., 1985. A new species of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera, Chydoridae) from Western Montana // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 70: 3-20.
Frey D.G., 1986. Cladocera analysis // Berglund B.E. (ed.), Handbook of Holocene paleoecology and paleohydrology 32 - J. Wiley & Sons Ltd. - P. 667-692.
Frey D.G., 1987a. The non-cosmopolitanism of chydorid Cladocera: implications for biogeography and evolution // Gore R.H., Heck K.L. (eds), Crustacean biogeography (Crustacean issues 4) - Rotterdam: A.A.Balkema - P. 237-256.
Frey, D. G., 1987b. The North American *Chydorus faviformis* (Cladocera, Chydoridae) and the honeycombed taxa of other continents // Phil. Trans. R. Soc. London (B) 315: 353-402.
Frey D.G., 1987c. The taxonomy and biogeography of the Cladocera // Hydrobiologia 145: 5-17.
Frey D.G., 1988a. Separation of *Pleuroxus laevis* Sars, 1861 from two species in North America: *Pleuroxus straminius* Birge, 1879 and *Pleuroxus chiangi* n.sp. (Cladocera, Chydoridae) // Can. J. Zool. 66: 2534-2563.
Frey D.G., 1988b. *Alona weinecki* Studer on the subantarctic islands, not *Alona rectangula* Sars (Chydoridae, Cladocera) // Limnol. Oceanogr. 33: 1386-1411.
Frey, D. G., 1991a. A new genus of alonine chydorid cladocerans from athalassic saline waters of New South Wales, Australia // Hydrobiologia 224: 11-48.
Frey D.G., 1991b. First subfossil records of *Daphnia* headshield and shells (Anomopoda, Daphniidae) about 10000 years old from nothernmost Greenland, plus *Alona guttata* (Chydoridae) // J. Paleolimnol. 6: 192-197.
Frey D.G., 1991c. The species of *Pleuroxus* and of three related genera (Anomopoda, Chydoridae) in Southern Australia and New Zealand // Rec. Austral. Mus. 43: 291-372.
Frey D.G., 1993a. Species of *Pleuroxus* (Anomopoda, Chydoridae) from the subantarctic islands and southernmost South America: a partial unravelling of the *Pleuroxus aduncus* problem // Hydrobiologia 262: 145-188.
Frey D.G., 1993b. The penetration of cladocerans into saline waters // Hydrobiologia 267: 233-248.
Frey D.G., 1995. Changing attitudes toward chydorid anomopods since 1769 // Hydrobiologia 307: 43-55.
Frey D.G., 1998. Expanded description of *Leberis aenigmatosa* Smirnov (Anomopoda: Chydoridae): a further indication of the biological isolation between western and eastern Australia // Hydrobiologia 367: 31-42.
Fritsch A. 1910. Miscellanea Palaeontologica. II. Mesozoica - Prague: Selbstverlag - 26 p.
Fritsch M., Richter S., 2012. Nervous system development in Spinicaudata and Cyclestherida (Crustacea, Branchiopoda) – Comparing two different modes of indirect development by using an event pairing approach // J. Morphol. 273: 672–695.
Fritsch M., Kaji T., Olesen J., Richter S., 2013. The development of the nervous system in Laevicaudata (Crustacea, Branchiopoda): insights into the evolution and homologies of branchiopod limbs and 'frontal organs'// Zoomorphology DOI 10.1007/s00435-012-0173-0.

Fryer G., 1962. Secretion of the labral and trunk limb glands in the cladoceran *Eurycercus lamellatus* // Nature 195: 97-99.
Fryer G., 1963. The functional morphology and the feeding mechanism of the chydorid cladoceran *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller) // Trans. Roy. Soc. Edinb. 65: 335-381.
Fryer G., 1966. *Branchinecta gigas* Lynch, a non filter-feeding raptatory Anostracan, with notes on the feeding habits of certain other Anostraca // Proc. Linn. Soc. London. 177: 19-55.
Fryer G., 1968. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study of comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 254: 221-385.
Fryer G., 1972. Observation on the ephippia of certain macrothricid cladocerans // Zool. J. Linn. Soc. 51: 79-96.
Fryer G., 1974. Evolution and adaptive radiation in the Macrothricidae (Crustacea : Cladocera) : a study of comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 269: 137-274.
Fryer G., 1983. Functional ontogenetic changes in *Branchinecta ferox* Milne Edwards (Crustacea, Anostraca) // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 303: 229-343.
Fryer G., 1985a. Crustacean diversity in relation to the size of water bodies: some facts and problems / / Freshwat. Biol. 15: 347-361.
Fryer G., 1985b. Structure and habits of living branchiopod crustaceans and their bearing on the interpretation of fossil form // Trans. Roy. Soc. Edinb. 76: 103-113.
Fryer G., 1987a. A new classification of the branchiopod Crustacea // Zool. J. Linn. Soc. 91: 357-383.
Fryer G., 1987b. Morphology and the classification of the so-called Cladocera // Hydrobiologia 145: 19-28.
Fryer G., 1987c. The feeding mechanisms of the Daphniidae (Crustacea: Cladocera): recent suggestions and neglected considerations // J. Plankt. Res. 9: 419-432.
Fryer G., 1988. Studies on the functional morphology biology of the Notostraca (Crustacea, Branchiopoda) // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 321: 27-124.
Fryer G., 1991a. A daphniid ephippium (Branchiopoda: Anomopoda) of Cretaceous age // Zool. J. Linn. Soc. 102: 163-167.
Fryer G., 1991b. Functional morphology and the adaptive radiation of the Daphniidae (Branchiopoda: Anomopoda) // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 331: 1-99.
Fryer G., 1995. Phylogeny and adaptive radiation within the Anomopoda: a preliminary exploration // Hydrobiologia 307: 57-68.
Fryer G., 1996a. Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans // Hydrobiologia 320: 1-14.
Fryer G., 1996b. The carapace of the branchiopod Crustacea // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 351: 1703-1712.
Fryer G., 1999. A comment on a recent phylogenetic analysis of certain orders of the branchiopod Crustacea // Crustaceana 72: 1039-1050.
Fryer G., 2001. The elucidation of branchiopod phylogeny // Crustaceana 74:105-114.
Fryer G., 2002. Branchiopod phylogeny: Facing the facts // Crustaceana 75: 85-88.
Fryer G., 2006. The brine shrimp's tale: a *topsy turvy* evolutionary fable // Biol. J. Linn. Soc. 88: 377-382.
Fryer G., Boxshall G., 2009. The feeding mechanisms of *Lynceus* (Crustacea: Branchiopoda: Laevicaudata), with special reference to *L. simiaefacies* Harding // Zool. J. Linn. Soc. 155: 513-541.
Fryer G., Frey D.G., 1981. Two-egged ephippia in the chydorid Cladocera // Freshwat. Biol. 11: 391-394.
Fryer G., Paggi J.C., 1972. A new cladoceran genus of the family Macrothricidae from Argentina // Crustaceana 23: 255-262.
Gallego O.F., Breitkreuz C., 1994. Conchostracos (Crustaceae–Conchostraca) paleozoicos de la Región de Antofagasta, norte de Chile // Rev. Geol. Chile 21: 31–53.
Ganf G.G., Shiel R.G., 1985. Particle capture by *Daphnia carinata* // Austral. J. Mar. Freshwat. Res. 36: 371-381.
Gaunt M.W., Miles M.A., 2002. An insect molecular clock dates the origin of the insects and accords with palaeontological and biogeographical landmarks // Mol. Biol. Evol. 19: 748-761.

Geller W., Müller H., 1981. The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implication of food selectivity // Oecologia 49: 316-321.
Gerritsen J., Strickler J. R., 1977 Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model // J. Fish. Res. Bd Can. 34: 73-82.
Ghauri AA., 1983. Form and functional evolution of mandibles in Crustacea. Ph.D. Thesis - Lahore: Dept. Zoology, Univ. Punjab - 244 p.
Gibitz A., 1922. Verbreitung und Abstammung mariner Cladoceren // Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 71: 85-105.
Gicklhorn J., 1931. Elektive Vitalfärbungen // Ergebn. Biol. 7: 549-685.
Gicklhorn J., Keller R., 1925a. Bau and Funktion des "Haftorgans" von *Daphnia*, bzw. des "Kopfschildes" von *Leptodora* und *Polyphemus* auf Grund vitaler Elektivfärbung // Zool. Anz. 64(9/10): 217-234.
Gicklhorn J., Keller R., 1925b. Funktionelle Differenzierungen der Schalendruse von *Daphnia magna* Müller mit Hilfe elektiver Vitalfärbung // Zool. Anz. 62: 257-266.
Gillooly J.F., Dodson S.I., 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans // Limnol. Ocean. 45: 22-30.
Giraud-Guille M.-M., 1996. Twisted liquid crystalline supramolecular arrangements in morphogenesis // Int. Rev. Cytol. 166: 59-101.
Giribet G., Edgecombe G.D., Wheeler W.C., 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology // Nature 413: 157-161.
Gilbert J.J., Williamson C.E., 1983. Sexual dimorphism in zooplankton (Copepoda, Cladocera, and Rotifera) // Ann. Rev. Ecol. Systemat. 14: 1-33.
Glagolev S.M., Alonso M., 1990. *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *hispanica* sp. nov., a new daphnid (Cladocera) from Spain // Hydrobiologia 194: 149-162.
Glagolev S.M., Korovchinsky N.M., 1992. The structure of molar surface of the mandibles of Sidoidea (Crustacea: Daphniiformes). 1. *Holopedium gibberum* Zaddach, 1848 // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 77: 325-329.
Gophen M., Geller W., 1984. Filter mesh size and food particle uptake by *Daphnia* // Oecologia 64: 408-412.
Goulden C.E., 1966. Co-occurence of moinid Cladocera and possible isolating mechanisms // Verh. Intern. Ver. Theor. Angew. Limnol. 16: 1699-1672.
Goulden C.E., 1968. The systematics and evolution of the Moinidae // Trans. Amer. Phil. Soc. 58: 1-101.
Goulden C.E., Frey D.G., 1963. The occurrence and significance of lateral head pores in the genus *Bosmina* (Cladocera) // Int. Rev. ges Hydrobiol. 48: 513-522.
Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. (coord. eds), 2005. A Geologic Time Scale 2004 - Cambridge: Univ. Press - 610 p.
Graf H., 1930. Der Fangapparat in *Bosmina* // Z. Morph. Ökol. Tiere 19: 369-381.
Green J., 1956a. Growth, size and reproduction in *Daphnia* (Crustacea: Cladocera) // Proc. Zool. Soc. London 126: 173-204.
Green J., 1956b. The structure and function of the post-abdomen of *Camptocercus* (Crustacea, Cladocera) // Proc. Zool. Soc. London 126: 283-290.
Green J., 1965. Chemical embryology of Crustacea // Biol. Rev. 40: 580-600.
Greenwood T.L., Green J.D., Chapman M.A., 1991. New Zealand *Ceriodaphnia* species: identification of *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894 and *Ceriodaphnia* cf. *pulchella* Sars, 1862 // New Zealand J. Mar. Fresh. Res. 25: 283-288.
Gries T., Jöhnk K., Fields D., & Strickler J.R., 1999. Size and structure of 'footprints' produced by *Daphnia*: impact of animal size and density gradients // J. Plankt. Res. 21: 509-523.
Griggs J.A., 2001. Taxonomic, biogeographical and genetic stuidies on Australian chydorids. Ms. Sci. Thesis - La Trobe University, Bundoora, Victoria, Austrialia - 317 p.
Grobben C., 1879. Die Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris* // Arb. Zool. Inst. Wien 2: 203-268.
Gross W., 1934. Eine *Estheria* aus dem rheinischen Unterdevon // Senckenbergiana 16: 309-313.
Gurney R., 1926. The nauplius larva of *Limnetis gouldi* // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph. 16(1/2): 114-117.

Gurney R., 1927. Some Australian freshwater Entomostraca reared from dried mud // Proc. Gen. Meet. Sci. Bus. Zool. Soc. London 1: 59-79.
Haack M., 1915. Zur ausseren Morphologie einiger Daphniden // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 8: 338-393, 417-476.
Hagen H.A., 1870. Report on the articulates // Ann. Rep. Mus. Compar. Zool., for 1869: 17-22.
Halcrow K., 1976. The fine structure of the carapace integument of *Daphnia magna* Straus (Crustacea Branchiopoda) // Cell Tiss. Res. 169: 267-276.
Halcrow K., 1978. Cell division in the carapace epidermis of *Daphnia magna* Straus (Cladocera) // Crustaceana 35: 55-63.
Halcrow K., 1982. Some ultrastructural features of the nuchal organ of *Daphnia magna* Straus (Crustacea: Branchiopoda) // Can. J. Zool. 60: 1257-1264.
Hallberg E., Hansson B.S., 1999. Arthropod sensilla: morphology and phylogenetic considerations // Micros. Res. Techniq. 47: 428–439.
Hallberg E., Johansson K.U.I., Wallen R., 1997. Olfactory sensilla in crustaceans: morphology, sexual dimorphism, and distribution patterns // Inter. J. Insect Morph. Embryol. 26: 173-180.
Hanken J., Wake D.B., 1993. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance //Ann. Rev. Ecol. Syst. 24: 501-519.
Haney R.A., Taylor D.J., 2003. Testing paleolimnological predictions with molecular data: the origins of Holarctic *Eubosmina* // J . Evol. Biol. 16: 871-882.
Hann, B. J., 1982. Two new species of *Eurycercus* (*Bullatifrons*) from Eastern North America (Chydoridae, Cladocera). Taxonomy, ontogeny, and biology // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 67: 585-610.
Hann B.J., 1990. Redescription of *Eurycercus (Teretifrons) glacialis* (Cladocera, Chydoridae) and description of a new species *E.(T.) nigracanthus* from Newfoundland, Canada // Can. J. Zool. 68: 2146-2157.
Hanner R., Fugate M., 1997. Branchiopod phylogenetic reconstruction from 12S rDNA sequence data // J. Crust. Biol. 17: 174-183.
Hansen H.J. 1925. Studies on Arthropoda II. On the comparative morphology of the appendages in the Arthropoda. A. Crustacea - Kjobenhavn: Gyldendalske Boghandel - 176 p.
Harding J.P., 1955. Percy Sladen Trust expedition. XIX. Crustacea: Cladocera // Trans. Linn. Soc. London 1(3): 329-354.
Hartmann G., Puri H., 1974. Summary on neontological and paleotological classification of Ostracoda // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 70: 7-73.
Hartmann H.J., Kunkel D.D., 1991. Mechanism of food selection in *Daphnia* // Hydrobiologia 225: 129-154.
Hartog M., 1902. Note on the method of feeding of phyllopods and Cladocera // J. Quekett Microsc. Club, 2nd Ser. 8:157-158.
Harvey T.H.P., Butterfield N.J., 2008. Sophisticated particle-feeding in a large Early Cambrian crustacean // Nature 452: 868-871.
Harvey T.H.P., Vélez M.I., Butterfield N.J., 2012. Exceptionally preserved crustaceans from western Canada reveal a cryptic Cambrian radiation // PNAS 109: 1589-1594.
Haug C., Haug J.T., Fayers S.R., Trewin N.H., Castellani C., Waloszek D., Maas A., 2012. Exceptionally preserved nauplius larvae from the Devonian Windyfield chert, Rhynie, Aberdeenshire, Scotland // Palaeontol. Electronica 15: 1-42.
Havel J.E., 1987. Predator-induced defenses: A review // Kerfoot W.C., Sih A. (eds), Predation: Direct and indirect impact on aquatic communities - Oxford: New England Press - P. 263-278.
Havel J.E., Dodson S.I., 1987. *Chaoborus* predation on typical and spined morphs of *Daphnia pulex*: Behavioral observations // Limnol. Oceanogr. 29: 487-494.
Havel J.E., Hebert P.D.N., 1993. *Daphnia lumholtzi* in North America: Another exotic zooplankter // Limnol. Oceanog. 38: 1823-1827.
Havel J.E., Shurin J.B., 2004. Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton // Limnol. Ocean. 49: 1229-1238.
Havel L., 1978. Ultrastruktura a taxonomický význam hlavových pórů rodu *Bosmina*-(Cladocera). Rigorosní práce - Praha: Hydrobiol. Lab. Botan. Ústav ČSAV - 63 p.
Hawryshyn C.W., 1992. Polarization vision in fish // Am. Sci. 80: 164–175.

Heidon C. von., 1862. Gliederthiere aus ber Baunkohle des Nierеrrhein's, der Wetterau und reh Rohn // Palaeontographica 10: 62-82.
Helluy S.M., Beltz B.S., 1991. Embryonic development of the american lobster (*Homarus americanus*): quantative staging and characterization of an embryonic molt cycle // Biol. Bull. 180: 355-371.
Hebert P.D.N., 1985. Interspecific hybridization and cyclic parthenogenesis // Evolution 39: 216-220.
Hebert P.D.N., 1987a. Genetics of *Daphnia* // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 45: 439-460.
Hebert P.D.N., 1987b. Genotypic characteristics of the Cladocera // Hydrobiologia 145: 183-193.
Hebert P.D.N., 1987c. Genotypic characteristics of cyclic parthenogens and their obligately asexual derivatives // Stearns S.J. (ed.), The evolution of sex and its consequences - Birkauser Verlag - P. 175-195.
Hebert P.D.N., 1995. The *Daphnia* of North America. CD - Dept. Zool., Univ. of Guelph, Ontario.
Hebert P.D.N., Greve P.M., 1985. *Chaoborus*-induced shifts in the morphology of *Daphnia ambigua* // Limnol. Oceanogr. 30: 1291-1297.
Hebert P.D.N., Finston T.L., 1993. A taxonomic reevaluation of North American *Daphnia* (Crustacea: Cladocera): I. The *Daphnia similis* complex // Can. J. Zool. 71: 908-925.
Hebert P.D.N., Finston T.L., 1996. A taxonomic reevaluation of North American *Daphnia* (Crustacea: Cladocera). II: New species in the *Daphnia pulex* group from the south-central United States and Mexico // Can. J. Zool. 74: 632-653
Hebert P.D.N., Finston T.L., 1997. A taxonomic reevaluation of North American *Daphnia* (Crustacea: Cladocera): The *D. catawba* complex // Can. J. Zool. 75: 1254-1261.
Hebert P.D.N., Taylor D.J., 1997. The future of cladoceran genetics: methodologies and targets // Hydrobiologia 360: 295-299.
Hebert P.D.N., Schwartz S.S., Ward R.D., Finston T.L., 1993. Macrogeographic patterns of breeding system diversity in the *Daphnia pulex* group. 1. Breeding systems of Canadian populations // Heredity 70: 148-161.
Hebert P.D.N., Um Y.M., Prokopowich C.D., Taylor D.J., 1999. Gene conversion and evolution of daphniid hemoglobins (Crustacea, Cladocera) // J. Molec. Evol. 49: 769-779.
Hellsten M.E., Stenson J.A., 1991. Cyclomorphosis in a population of *Bosmina coregoni* // Hydrobiologia 312: 1-9.
Hellsten M., Lagergren R., Stenson J., 1999. Can extreme morphology in *Bosmina* reduce predation risk from *Leptodora*? An experimental test // Oecologia 118: 23-28.
Helluy S.M., Beltz B.S., 1991. Embryonic development of the american lobster (*Homarus americanus*): quantative staging and characterization of an embryonic molt cycle // Biol. Bull. 180: 355-371.
Hennig W., 1966. Phylogenetic systematics - Urbana: University of Illinois Press - 263 p.
Hennig W., 1999. Phylogenetic systematics. 3rd Edition.Translated by Davis D.D., Zangerl R. - Urbana & Chicago: University of Illinois Press - 263 p.
Herrick C.L., 1879. Fresh-water Entomostraca // Am. Natur. 13: 620-628.
Herrick, C. L., 1882a. A new genus and species of the Crustacean family Lyncodaphnidae // Am. Natur. 16: 1006-1007.
Herrick, C. L., 1882b. Notes on some Minnesota Cladocera // Geol. and Nat. Hist. Survey Minnesota. 10th Ann. Rep.: 235-252.
Herrick C.L., 1884. A final report on the Crustacea of Minessota included in the orders Cladocera and Copepoda // Geol. Nat. Hist. Survey Minessota 12: 1-91.
Herrick C.L., Turner C.H., 1895. Synopsis of the Entomostraca of Minnesota // Minnesota Geol. Nat. Hist. Surv., Sec. Rep., State Zool. Ser. 2: 1-525.
Hessen D.O., 1985. Filtering structures and particle selection in coexisting Cladocera // Oecologia 66: 368-372.
Heydon C.von., 1862. Cliederthiere aus der Braunkohle des Niederrhein's, der Wetterau und der Rohn // Palaeontographica 10: 62-82.
Hrbáček J., Straškraba M., Kořínek V., 1967. Cladocera // Illies J. (ed.), Limnofauna Europaea - Stuttgart: Gustav Fischer Verlag - P. 156-161.
Holland P.W.H., 2013. Evolution of homeobox genes. Wiley Interdisc. Rev.: Dev. Biol. 2: 31–45.
Hollwedel W., Kotov A.A., Brandorff G.-O., 2003. Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) from the Pantanal (Brazil) // Arthropoda Selecta 12(2): 67-93.

Hoshi T., 1950. Studies on physiology and ecology of plankton. V. Fatty substance in development of *Simocephalus vetulus* with reference to behavior of yolk granule // Sci. Repts. Tohoku Univ. (Biol.) 18: 464-466.
Hoshi T., 1951. Studies on physiology and ecology of plankton. VI. Glycogen in embryonic life of *Simocephalus vetulus* with some notes on the energy source of development // Sci. Repts Tohoku Univ. (Biol.) 19: 123-133.
Hudec I., 1983. Notes on variability of *Macrothrix hirsuticornis* (Crustacea, Cladocera) // Věst. česk. společ. zool. 47: 27-30.
Hudec I., 1995. Morphological variation and population dynamics of *Bosmina* (*E.*) *longicornis kessleri* Uljanin (Crustacea: Anomopoda: Bosminidae) in Bukovek Reservoir (S.E. Slovakia) // Hydrobiologia 307: 291-297.
Hudec, I., 2000. Subgeneric differentiation within *Kurzia* (Crustacea: Anomopoda: Chydoridae) and a new species from Central America // Hydrobiologia 421: 165-178.
Hudec I., 2010. Anomopoda, Ctenopoda, Haplopoda, Onychopoda (Crustacea: Branchiopoda). Fauna Slovenska III - Bratislava: VEDA - 496 pp.
Hutchinson G.E., 1967. A treatise on limnology. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton - N.Y.: Wiley - 1115 p.
Huys R., Boxshall G.A., 1991. Copepod evolution - London: Gresh Press - 468 p.
International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN), 2000. International code of zoological nomenclature. Fourth edition - London: The Natural History Museum - 306 p.
Ischreyt G., 1928. Ein weiterer Beitrag zur Bosminenfauna Kurlands // Arch. Hydrobiol. 19: 624-650.
Ishida S., Kotov A.A., Taylor D.J., 2006. A new divergent lineage of *Daphnia* (Cladocera: Anomopoda) and its morphological and genetical differentiation from *Daphnia curvirostris* Eylmann, 1887 // Zool. J. Linn. Soc. 146: 385-405.
Ivanenko V.N., Smurov A.V., 1997. *Asterocheres flustrae* n. sp. (Copepoda: Siphonostomatoida: Asterocheridae) associated with *Flustra foliacea* (L.) (Bryozoa) from the White Sea // Syst. Parasit. 38: 111-130.
Jacques F., 1989. The setal system: Types of setae, grouping, and functional morphology // Crustacean Issues 6: 1-13.
Jacobs J., 1961. Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendotae* Birge, a case of environmentally controlled allometry // Arch. Hydrobiol. 58: 7-71.
Jeong H.J., Kotov A.A., Lee W., 2012. A new species of the genus *Ilyocryptus* Sars, 1862 (Cladocera: Anomopoda: Ilyocryptidae) from the East Asian Palaearctic // Zootaxa 3475: 36-44.
Jiang X.H., 1977. On one new species and four new records of Chinese freshwater Cladocera // Acta Zool. Sin. 23: 286-289.
Johnsen G.H., Borsheim K.Y., 1988. Functional response and food selection of the water flea, *Bosmina longispina* // J. Plankt. Res. 10: 319-325.
Johnsen S., 2001. Hidden in plain sight: The ecology and physiology of organismal transparency // Biol. Bull. 201: 301-318.
Johnsen S., Justin Marshall N., Widder E.A., 2010. Polarization sensitivity as a contrast enhancer in pelagic predators: lessons from in situ polarization imaging of transparent zooplankton // Phil. Trans. R. Soc. London, B 366: 655–670.
Johnson D.S., 1952. The British species of the genus *Daphnia* (Crustacea, Cladocera) // Proc. Zool. Soc. London 122: 435-462.
Jones P.J., Chen P.J., 2000. Carboniferous and Permian Leioidea (Branchiopoda; Conchostraca) from Australia: Taxonomic Revision and Biostratigraphic Implications // Rec. Austral. Mus. 52: 223-244.
Juračka P.J., Kořínek V., Petrusek A., 2010. A new Central European species of the *Daphnia curvirostris* complex, *Daphnia hrbaceki* sp. nov. (Cladocera, Anomopoda, Daphniidae) // Zootaxa 2718: 1-22.
Juračka P.J., Laforsch C., Petrusek A., 2011. Neckteeth formation in two species of the *Daphnia curvirostris* complex (Crustacea: Cladocera) // J. Limnol. 70: 359-368.
Jurine L., 1820. Histoire des Monocles, qui se trouvent aux environs de Genève - Genève & Paris - 260 p.
Kalinka A.T., Tomancak P., 2012. The evolution of early animal embryos: conservation or divergence? // TREES 27: 385-393.

Kalinka A.T., Varga K.M., Gerrard D.T., Preibisch S., Corcoran D.L., Jarrells J., Ohler U., Bergman C.M., Tomancak P., 2010. Gene expression divergence recapitulates the developmental hourglass model // Nature 468: 811-816.
Kankaala P., Wulf F., 1980. Experimental studies on temperature-dependent embryonic and postembryonic developmental rates of *Bosmina longispina maritima* (Cladocera) in the Baltik // OIKOS 36: 137-146.
Kato Y., Kobayashi K., Watanabe H., Iguchi T., 2011. Environmental sex determination in the branchiopod crustacean *Daphnia magna*: Deep conservation of a *Doublesex* gene in the sex-determining pathway // PLoS Genet. 7(3): e1001345.
Kaudewitz F., 1950. Zur Entwicklungsphysiologische von *Daphnia pulex* // Roux. Arch. Entwicklung. Organism. 144: 410-470.
Keilhack L., 1909. Die Ephippen der Macrothriciden // Arch. Hydrobiol. 4: 325-328.
Kerfoot W.C., 1975. Seasonal changes of *Bosmina* (Crustacea, Cladocera) in Frains Lake, Michigan: laborattory observations of phenotypic changes indused by inorganic factors // Freshwat. Biol. 5: 227- 243.
Kerfoot W.C., 1977a. Competition in cladoceran communities: the cost of evolving defenses against copepod predation // Ecology 58: 303-313.
Kerfoot W.C., 1977b. Implification of copepod predation // Limnol. Oceanogr. 22: 316-325.
Kerfoot W.C., 1980a. Commentary: transparency, body size, and prey conspicuousness // Kerfoot W.C. (ed.), Evolution and ecology of zooplankton communities - Dartmouth: Univ. Press of New England - P. 609-617.
Kerfoot W.C., 1980b. Perspectives on cyclomorphosis: Separation of phenotypes ang genotypes // Kerfoot W.C. (ed.) Evolution and ecology of zooplankton communities - Dartmouth: Univ. Press of New England - P. 470-496.
Kerfoot W.C., Lynch M., 1987. Branchiopod communities: associations with planktivorous fish in space and time // Kerfoot W.C., Sih A. (eds), Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities - Hanover & London: Univ. Press - P. 367-378.
Kerfoot W.C., Peterson C., 1980. Predatory copepods and *Bosmina*: replacement cycles and further influences of predation upon prey reproduction // Ecology 61: 417-431.
Ketola T., Kristensen T.N., Kellermann V.M., Loeschcke V., 2012. Can evolution of sexual dimorphism be triggered by developmental temperatures? // J. Evol. Biol. 25: 847-55.
Keyser D., 1995: Structural elements on the surface of ostracode shells // Riha J. (ed.), Ostracoda and Biostratigraphy - Balkema: Rotterdam - P. 5–10.
Kikuchi S., 1982a. A unique cell membrane with a lining of repeating subunits on the cytoplasmic side of presumably ion transporting cells in the gill epithelium of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera) // J. Submicr. Cytol. 14: 711-715.
Kikuchi S., 1982b. Cytoplasmic tubules bearing a ridge-like surface coat in the gill epithelium of *Daphnia magna* // J. Electr. Micr. 31: 257-260.
Kikuchi S., 1983. The fine structure of the gill epithelium of a fresh-water flea, *Daphnia magna* (Crustacea, Phyllopoda) and changes associated with acclimation to various salinities. 1. Normal fine structure // Cell Tiss. Res. 229: 253-268.
Kikuchi S., 1984. Giant mitochondria with crystalline matrices in the ion transporting cells of the gill epithelium of *Daphnia magna* acclimated to the hypertonic environments // J. Submicr. Cytol. Pathol. 16: 503-510.
Kikuchi S., 1992. Histological and fine structural evidence of the ion-transporting role of the gill and neck organ of a fresh-water branchiopod, *Branchinella kugenumaensis* // Ann. Rep. Iwate Med. Univ. Sch. Lib. Arts 27: 13-38.
Kim K., Kotov A.A., Taylor D.J., 2006. Hormonal induction of undescribed males resolves cryptic species of cladocerans // Proc. Roy. Soc. London B 273: 141-147.
King R.L., 1853a. On some of the species of Daphnidae found in New South Wales // Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania 2: 243-253.
King R.L., 1853b. On Australian Entomostraca - in continuation // Pap. Proc. Roy. Soc. Tasmania 2: 253-263.
Kirsch R., Richter S., 2007. The nervous system of *Leptodora kindtii* (Branchiopoda, Cladocera) surveyed with Confocal Scanning Microscopy (CLSM), including general remarks on the branchiopod neuromorphological ground pattern // Arthr. Struct. Dev. 36: 143-156.

Kiser R.W., 1950. A revision of the North American species of the cladoceran genus *Daphnia* - Seattle: Edwards Brothers Inc. - 65 p.
Klotzsche K., 1913. Beiträge zur Kenntnis des feineren bei Cladoceren // Jen. Z. Naturw. 50: 601-646.
Kokkinn M.J., Williams W.D., 1987. Is ephippial morphology a useful taxonomic descriptor in the Cladocera? An examination based on a study of *Daphniopsis* (Daphniidae) from Australian salt lakes // Hydrobiologia 145: 67-73.
Kořínek V., 1971. Comparative study of head pores in the genus *Bosmina* Baird (Crustacea, Cladocera) // Věst. česk. společ. zool. 35: 275-296.
Kořínek V., 1984. Cladocera. Hydrobiological Survey of Lake Bangweulu and Luapulu River Basin // J. Symoens. Cercle Hydrobiol. Bruxelles 13: 1-117.
Kořínek V., Macháček J., 1980. Filtering structures of Cladocera and their ecological significance. I. *Daphnia pulicaria* // Věst. česk. společ. Zool. 44: 213-218.
Kořínek V., Křepelová-Macháčková B., Macháček J., 1986. Filtering structures of Cladocera and their ecological significance. II. Relation between the concentration of the seston and the size of filtering combs in some species of the genera *Daphnia* and *Ceriodaphnia* // Věst. česk. společ. Zool. 50: 244-258.
Kořínek V., Sacherová V., Havel L., 1997. Subgeneric differences in head shield and ephippia ultrastructure within the genus *Bosmina* Baird (Crustacea, Cladocera) // Hydrobiologia 360: 13-23.
Korovchinsky N.M., 1990. Evolutionary morphological development of the Cladocera of the superfamily Sidoidea and life strategies of crustaceans of continental waters // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 75: 649-676.
Korovchinsky N.M., 1992. Sididae & Holopediidae (Crustacea: Daphniiformes) // Dumont H.J. (ed.), Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world 3 - The Hague: SPB Academic Publ. - 82 p.
Korovchinsky N.M., 1996. How many species of Cladocera are there? // Hydrobiologia 321: 191-204.
Korovchinsky N.M., 1997. On the history of studies on cladoceran taxonomy and morphology, with emphasis on early work and causes of insufficient knowledge of the diversity of the group // Hydrobiologia 360: 1-11.
Korovchinsky N.M., 2005. New species of *Holopedium* Zaddach, 1855 (Crustacea: Cladocera: Ctenopoda) from Greenland // J. Limnol. 64: 103-112.
Korovchinsky N.M., 2006. The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) as a relict group // Zool. J. Linn. Soc. 147: 109-124.
Korovchinsky N.M., 2009. The genus *Leptodora* Lilljeborg (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) is not monotypic: description of a new species from the Amur River basin (Far East of Russia) // Zootaxa 2120: 39-52.
Korovchinsky N.M., Boikova O.S., 1996. The resting eggs of the Ctenopoda (Crustacea: Branchiopoda): a review // Hydrobiologia 320: 131-140.
Korovchinsky N.M., Boikova O.S., 2008. Study of the external morphology of *Leptodora kindtii* Focke, 1844 (Crustacea: Branchiopoda: Haplopoda), with notes on its relation to Cladocera and on conspecificity of populations of the species over the Eurasian range // J. Nat. Hist. 42: 2825-2863.
Korovchinsky N.M., Sergeeva N.G., 2008. A new family of the order Ctenopoda (Crustacea: Cladocera) from the depths of the Black Sea // Zootaxa 1795: 57-66.
Kotov A.A., 1995. Structure of the thoracic limbs in *Bosmina* Baird, 1845 (Crustacea Anomopoda) // Arthropoda Selecta 4(3/4): 41-50.
Kotov A.A., 1996a. Fate of the second maxilla during embryogenesis in some Anomopoda Crustacea (Branchiopoda) // Zool. J. Linn. Soc. 116: 393-405.
Kotov A.A., 1996b. Morphology and postembryonic development of males and females of *Bosmina longispina* Leydig (Crustacea, Anomopoda) from a North Iceland population // Hydrobiologia 341: 187-196.
Kotov A.A., 1997a. A special moult after the release of the embryo from the brood pouch of Anomopoda (Branchiopoda, Crustacea): a return to an old question // Hydrobiologia 354: 83-88.
Kotov A.A., 1997b. Structure of thoracic limbs of *Bosminopsis deitersi* Richard, 1895 // Hydrobiologia 360: 25-32.
Kotov A.A., 1997c. Studies on the morphology and variability of Amazonian *Bosminopsis deitersi* Richard, 1895 (Bosminidae Anomopoda) // Arthropoda Selecta 6(1/2): 3-30.

Kotov A.A., 1999a. Morphology and variability of *Ilyocryptus agilis* Kurz, 1878 and *I. cuneatus* Štifter, 1988 from Lake Glubokoe, Moscow Area, central Russia (Branchiopoda: Anomopoda) // Arthropoda Selecta 8(1): 3-22.
Kotov A.A., 1999b. Redescription of *Macrothrix tripectinata* Weisig, 1934 (Anomopoda, Branchiopoda), with a discussion of some features rarely used in the systematics of the genus // Hydrobiologia 403: 63-80.
Kotov A.A., 2000a. Analysis of *Kozhowia* Vasiljeva et Smirnov, 1969 (Chydoridae, Anomopoda, Branchiopoda), and a description of *Parakozhowia* n. gen. // Hydrobiologia 437: 17-56.
Kotov A.A., 2000b. Morphology and variability of *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller, 1776) (Branchiopoda: Anomopoda: Eurycercidae) from Lake Glubokoe, Moscow Area, central Russia // Arthropoda Selecta 9(3): 159-173.
Kotov A.A., 2000c. Redescription of *Ilyocryptus tuberculatus* Brehm, 1913 (Anomopoda, Branchiopoda) // Hydrobiologia 428: 115-128.
Kotov A.A., 2000d. Redescription and assignment of the chydorid *Indialona ganapati* Petkovski, 1966 (Branchiopoda: Anomopoda: Aloninae) to Indialonini, new tribus // Hydrobiologia 439: 161-178.
Kotov A.A., 2000e. Structure of the mandibular molar surface of *Lynceus dauricus* Thiele, 1907 and *L. brachyurus* O. F. Müller, 1776 (Branchiopoda: Laevicaudata) // Arthropoda Selecta 9(3): 175-180.
Kotov A.A., 2004. Notes on Aloninae Dybowski & Grochowski, 1894 emend. Frey, 1967 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae): 4. On the phylogeny of four genera // Arthropoda Selecta 13(4): 181-189.
Kotov A.A., 2007a. Jurassic Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) with a description of an extinct Mesozoic order // J. Nat. Hist. 41: 13-37.
Kotov A.A., 2007b. Revision of the *hirsuticornis*-like species of *Macrothrix* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Macrothricidae) from Subantarctic and temperate regions of the southern hemisphere // J. Nat. Hist. 41: 2569-2620.
Kotov A.A., 2008a. Finding of *Pleuroxus smirnovi* sp. nov. from the Pamir region revealed today's imperfect state of systematics and biogeography of the Chydorinae (Cladocera: Chydoridae) // Internat. Rev. Hydrobiol. 93: 200-209.
Kotov A.A., 2008b. Importance of male and ephippial female characters for differentiating three Palaearctic species of *Macrothrix* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda), with a redescription of *Macrothrix dadayi* Behning, 1941 // Annls Limnol. 44: 45-61.
Kotov A.A., 2009a. A revision of the extinct Mesozoic family Prochydoridae Smirnov, 1992 (Branchiopoda: Cladocera) with a discussion of its phylogenetic position // Zool. J. Linn. Soc. 155: 253-265.
Kotov A.A., 2009b. A revision of *Leydigia* Kurz, 1875 (Anomopoda, Cladocera, Branchiopoda), and subgeneric differentiation within the genus // Zootaxa 2082: 1-68.
Kotov A.A., 2009c. New finding of Mesozoic ephippia of the Anomopoda (Crustacea: Cladocera) // J. Nat. Hist. 43: 523-528.
Kotov A.A., 2013a. Crustacea-Cladocera checkList. http://fada.biodiversity.be/CheckLists/Crustacea-Cladocera.pdf
Kotov A.A., 2013b. On homology of the frontal head pore in Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) // Inveretebrate Zoology 19: 281-290.
Kotov A.A., Alonso M., 2010. Two new species of *Leydigia* Kurz, 1875 (Chydoridae, Cladocera) from Spain // Zootaxa 2673: 39-55.
Kotov A.A., Boikova O.S., 1998. Comparative analysis of the late embryogenesis of *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) and *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848) (Crustacea: Branchiopoda: Ctenopoda) // Hydrobiologia 380: 103-125.
Kotov A.A., Boikova O.S., 2001. Study of the late embryogenesis of *Daphnia* (Anomopoda, 'Cladocera', Branchiopoda) and a comparison of development in Anomopoda and Ctenopoda // Hydrobiologia 442: 127-143.
Kotov A.A., Dumont H.J, 2000. Analysis of the *Ilyocryptus spinifer* s. lat. species group (Anomopoda, Branchiopoda), with description of a new species // Hydrobiologia 428: 85-113.
Kotov A.A., Elías-Gutiérrez M., 2002. Analysis of the morphology of *Spinalona anophtalma* Ciros-Pérez & Elías-Gutiérrez, 1997 (Aloninae, Anomopoda, Cladocera) // Hydrobiologia 468: 185-192.

Kotov A.A., Elías-Gutiérrez M., 2009. A phylogenetic analysis of *Ilyocryptus* Sars, 1862 (Cladocera: Ilyocryptidae) // Internat. Rev. Hydrobiol. 94: 208-225.
Kotov A.A., Elmoor-Loureiro L.M.A., 2008. Revision of *Ilyocryptus* Sars, 1862 (Cladocera: Ilyocryptidae) of Brazil with description of two new subspecies // Zootaxa 1962: 49-64.
Kotov A.A., Ferrari F.D., 2010. The taxonomic research of Jules Richard on Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) and his collection at the National Museum of Natural History, U.S.A. // Zootaxa 2551: 37-64.
Kotov A.A., Hollwedel W., 2004. Revision of the *Macrothrix paulensis* species group (Anomopoda, Cladocera, Branchiopoda) in Neotropics, with description of *M. brandorffi* n. sp. // Arch. Hydrobiol., Monogr. Stud. 151(1-2): 125-159.
Kotov A.A., Gololobova M.A., 2005. Types of cladoceran species described by Sven Ekman in the Swedish Museum of Natural History, with redescription of *Daphnia cavicervix* Ekman, 1900 (Daphniidae, Anomopoda, Cladocera) // J. Nat. Hist. 39: 3059-3074.
Kotov A.A., Korovchinsky N.M., 2006. First record of fossil Mesozoic Ctenopoda (Crustacea, Cladocera) // Zool. J. Linn. Soc. 146: 269-274.
Kotov A.A., Sanoamuang L., 2004a. Comments on the morphology of *Nicsmirnovius eximius* (Kiser, 1948) (Aloninae, Anomopoda, Cladocera) in Thailand, with a description of its male // Hydrobiologia 519: 117-125.
Kotov A.A., Sanoamuang L., 2004b. *Ilyocryptus thailandensis* sp. nov. (Cladocera: Anomopoda: Ilyocryptidae) from North Thailand // Int. Rev. Hydrobiol. 89: 206-214.
Kotov A.A., Sheveleva N.G., 2008. Separation of *Pleuroxus pamirensis* (Werestschagin, 1923) from *P. annandalei* (Daday, 1908) (Cladocera: Chydoridae) // Zootaxa 1775: 25-38.
Kotov A.A., Sinev A.Y., 2004. Notes on Aloninae Dybowski & Grochowski, 1894 *emend*. Frey, 1967 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae): 3. *Alona iheringula* nom. nov. instead of *A. iheringi* Sars, 1901, with comments on this taxon // Arthropoda Selecta 13(3): 95-98.
Kotov, A.A., Sinev, A.Y. & V. L. Berrios, 2010. The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of six high altitude water bodies in the North Chilean Andes, with discussion of Andean endemism // Zootaxa 2430: 1-66.
Kotov A.A., Štifter P., 2006. Ilyocryptidae of the world // Dumont H.J. (ed.), Guides to the identification of the microinvertebrates of the Continental Waters of the world, Vol. 22 - Kenobi Productions, Ghent & Backhuys Publishers, Leiden - 172 p.
Kotov A.A., Tanaka S., 2004. *Ilyocryptus uenoi* sp. nov. (Anomopoda, Cladocera, Branchiopoda) from Japan // Hydrobiologia 518: 111-121.
Kotov A.A., Taylor D.J., 2010. A new African lineage of the *Daphnia obtusa* group (Cladocera: Daphniidae) disrupts continental vicariance patterns // J. Plankt. Res. 32: 937-949.
Kotov A.A., Taylor D.J., 2011. Mesozoic fossils (>145 Mya) suggest the antiquity of the subgenera of *Daphnia* and their coevolution with chaoborid predators // BMC Evol. Biol. 11: 129.
Kotov A.A., Timms B.V., 1998. *Ilyocryptus smirnovi* n. sp. (Branchiopoda, Anomopoda) – a new member of the species group *Ilyocryptus brevidentatus* s.lat. from Australia // Hydrobiologia 380: 127-139.
Kotov A.A., Williams J.L., 2000. *Ilyocryptus spinifer* Herrick 1882 (Anomopoda, Branchiopoda): a redescription based on North American material and designation of a neotype from Minnesota // Hydrobiologia 428: 67-84.
Kotov A.A., Dumont H.J., Van Damme K., 2002a. Redescription of *Ilyocryptus sarsi* Stingelin, 1913 // Hydrobiologia 472: 207-222.
Kotov A.A., Elías-Gutiérrez M., Granados-Ramírez J.G., 2005a. *Moina dumonti* sp. nov. (Cladocera, Anomopoda, Moinidae) from Southern Mexico and Cuba, with comments on moinid limbs // Crustaceana 78: 41-57.
Kotov A.A., Elías-Gutiérrez M., Gutiérrez-Aguirre M., 2001. *Ilyocryptus paranaensis inarmatus* subsp. nov. from Tabasco, Mexico (Cladocera, Anomopoda) // Crustaceana 74: 1067-1082.
Kotov A.A., Elías-Gutiérrez M., Nieto M.G., 2003a. *Leydigia louisi louisi* Jenkin, 1934 in the Neotropics, *L. louisi mexicana* n. subsp. in the Central Mexican highlands // Hydrobiologia 510: 239-255.
Kotov A.A., Elías-Gutiérrez M., Williams J.L., 2002b. A preliminary revision of *sordidus*-like species of *Ilyocryptus* Sars, 1862 (Anomopoda, Branchiopoda) in North America, with description of *I. bernerae* n. sp. // Hydrobiologia 472: 141-176.

Kotov A.A., Garfias-Espejo T., Elías-Gutiérrez M., 2004. Separation of two Neotropical species: *Macrothrix superaculeata* (Smirnov, 1982) *versus M. elegans* Sars, 1901 (Macrothricidae, Anomopoda, Cladocera) // Hydrobiologia 517: 61-88.

Kotov, A. A., S. Ishida & D. J. Taylor, 2006. A new species in the *Daphnia curvirostris* (Crustacea: Cladocera) complex from the eastern Palearctic with molecular phylogenetic evidence for the independent origin of neckteeth // J. Plankt. Res. 28: 1067-1979.

Kotov A.A., Ishida S., Taylor D.J., 2009. Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Cladocera: Bosminidae), based on evidence from male morphological characters and molecular phylogenies // Zool. J. Linn. Soc. 156: 1-56.

Kotov A.A., Maiphae S., Sanoamuang L., 2005b. Revision of *Macrothrix paulensis*-like species (Anomopoda, Cladocera, Branchiopoda) in Asia, and phylogeny of the *paulensis*-group // Arch. Hydrobiol., Monogr. Stud. 151(3): 269-299.

Kotov A.A., Paggi J.C., Elías-Gutiérrez M., 2002c. Redescription of *Ilyocryptus brevidentatus* Ekman, 1905 (Anomopoda, Cladocera, Branchiopoda) // Hydrobiologia 481: 1-18.

Kotov A.A., Štifter P., Sanoamuang L., 2005c. Notes on the genus *Ilyocryptus* Sars, 1862 (Cladocera: Anomopoda: Ilyocryptidae). 8. *Ilyocryptus isanensis* sp.n. from North-East Thailand // Arthropoda Selecta 14(3): 229-239.

Kotov A.A., Van Damme K., Elías-Gutiérrez M., 2003b. Differentiation between African *Leydigia ciliata* Gauthier, 1939 and Neotropical *L.* cf. *striata* Birabén, 1939 (Chydoridae, Anomopoda, Cladocera) // Hydrobiologia 505: 179-197.

Kummerow E.H.E., 1939. Die Ostracoden und Phyllopoden des deutschen Unterkarbons // Abh. Preuss. Land. Neue Folge 194: 1-107.

Kurz W., 1875. Dodekas neuer Cladoceren mebst einer kurzen Übersicht der Cladocerenfauna Böhmens // Sitz. Akad. Wiss. Wien, Abt. I. Mineralogie, Biologie, Erdkunde und verwandte Wissenschaft 70: 7-88.

Kurz W., 1878. Ueber limicole Cladoceren // Zeitschr. wiss. Zool., Suppl. 30B: 392-410.

Kuttner O., 1913. Uber Vererbung und Regeneration angeborener Missbildungen bei Cladoceren // Arch. Entwickl. Organ 36: 649-670.

Laforsch C., Tollrian R., 2000. A new preparation technique of daphnids for Scanning Electron Microscopy using hexamethyldisilazane // Arch. Hydrobiol. 149: 587-596.

Laforsch C., Tollrian R., 2004. Extreme helmet formation in *Daphnia cucullata* induced by small-scale turbulence // J. Plankt. Res. 26: 81-87.

Laforsch C., Ngwa W., Grill W., Tollrian R., 2004. An acoustic microscopy technique reveals hidden morphological defenses in *Daphnia* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA 101: 15911-15914.

Lagergren R., Hellsten M., Stenson J.A.E., 1997. Increased drag, and thus lower speed: a cost for morphological defence in *Bosmina* (*Eubosmina*) (Crustacea, Cladocera) // Funct. Ecol. 11: 484-488.

Lagergren R., Lord H., Stenson J.A.E., 2000. Influence of temperature on hydrodynamic costs of morphological defences in zooplankton: experiments on models of *Eubosmina* (Cladocera) // Funct. Ecol. 14: 380-387.

Lagergren R., Svensson J.E., Lundqvist N., 2002. Clutch size variation and morphology in a cyclomorphic *Bosmina* population // J. Plankt. Res. 24: 653-659.

Lai X.R., Li Y.P., 1987. Ephippia of Cladocera from Tertiary of China // Acta Palaeontol. Sin. 26: 171-180.

Lampert W., 1987. Feeding and nutrion in *Daphnia* // Mem. Ist. Ital. Idrob. 45: 143-199.

Lampert W., 2011. *Daphnia*: development of a model organism in ecology and evolution // Excellence in Ecology 21: 1-250.

Larsson P., Dodson S., 1993. Invited review: chemical communication in planktonic animals // Arch. Hydrobiol. 129: 129-155.

Lebedinsky J., 1891. Die Entwicklung der *Daphnia* aus dem Sommereie // Zool. Anz. 14: 149-152.

Leggitt V.L., 2005. Cladocerans (Branchiopoda: Anomopoda) from the Miocene Barstow Formation: Mojave Desert, California // Brothers D., Mostovski M. (eds.), Fossil X3: Insects – Arthropods – Amber (3rd International Congress of Palaeoentomology with 2nd International Meeting on Palaeoarthropodology and 2nd World Congress on Amber and its Inclusions), Pretoria, South Africa, 7th to 11th February 2005 - P. 47.

Lehman N., Pfrender M.E., Morin P.A., Crease T. J., Lynch M., 1995. A hierarchical molecular phylogeny within the genus *Daphnia* // Mol. Phyl. Evol. 4: 395-407.

Lerosey-Aubril R., Meyer R., 2012. The sensory dorsal organs of crustaceans // Biol. Rev., published online 24 Dec 2012, DOI: 10.1111/brv.12011
Leydig F., 1860. Naturgeschichte der Daphniden - Tübingen: H. Laupp'sche Buchhandlung, Laupp & Siebeck - 252 p.
Li J.L., Li H.W., 1979. Species-specific factors affecting predator-prey interactions of the copepod *Acanthocyclops vernalis* with its natural prey // Limnol. Oceanogr. 24: 913-626.
Lieder U., 1957. Beiträge zur Kenntnis des Genus *Bosmina* IV. Versuch einer Monographie der Untergattung *Eubosmina* Seligo 1900 - Berlin: Humboldt-Universitat. 247 p.
Lieder U., 1996. Crustacea: Cladocera/ Bosminidae // Süsswass. Mitt. 8(2/3): 1-80.
Lilljeborg W., 1901. Cladocera Sueciae // N. A. Reg. Soc. Sci. Upsalensis 19: 1-701.
Linder F., 1945. Affinities within the Branchiopoda, with notes on some dubious fossils // Arkiv f. Zool., Stockh. 37A(4): 1-28.
Linnaeus C., 1746. Fauna suecica. 1st Ed. - Leyden: Apud Conradum Wishoff et Georg Jac. Wishoff. Fil. Conr. - 411 p.
Linnaeus C., 1761. Fauna suecica. 2nd Ed. - Stockholm: Stockholmiae - 578 p.
Lityński A., 1916. Ueber die Bau der Extremitaten bei den Cladoceren und deren Bedeutung fur das System // Bull. Acad. Sci. Gracovie, Ser. B. 1-3: 3-30.
Little T., Ebert D., 2000. Sex, linkage disequilibrium and patterns of parasitism in three species of cyclically parthenogenetic *Daphnia* (Cladocera: Crustacea) // Heredity 85: 257-265.
Lively C.M., Johnson S.G., 1994. Brooding and the evolution of parthenogenesis: Strategy models and evidence from aquatic invertebrates // Proc. Roy. Soc. London, B 256 89-95.
Löffler H., 1968. Die Crustaceenfauna der Binnengewasser ostafrikanischer Hochberge // Hochgebirgsforschung 1: 107-170.
Löpmann A., 1937. Die Zweiaugigkeit von *Diaphanosoma* (Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Cladocerenauges) // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 34: 432- 487.
Löpmann A., 1940. Beitrag zum Problem der Phylogenie der Cladoceren // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 40: 361-367.
Lord H., Lagergren R., Svensson J.E., Lundqvist N., 2006. Sexual dimorphism in *Bosmina*: The role of morphology, drag, and swimming // Ecology 87: 788-795.
Lowndes A.G., 1937. The term "gnathobase" (Lankester) // Proc. Zool. Soc. London (B) 107: 185-188.
Lu K.H., 2001. Morphology and ultrastructure of the ephippia of some Cladocera (Crustacea) // Acta zool. Sin. 47: 565-572.
Lubbock J., 1857. An account of the two methods of reproduction in *Daphnia*, and of the structure of the ephippium // Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 57: 79-100.
Lynch M., 1980. The evolution of the cladoceran life histories // Quart. Rev. Biol. 55: 23-42.
Lund L., 1870. Bidrag til cladoceren morphologie og systematik // Nat. Tidskr. 3(7): 129-174.
Lutz H., 1991. Autochthone aquatische Arthropoda aus dem Mittel-Eozän der Fundstätte Messel (Insecta: Heteroptera; Coleoptera; cf. Diptera-Nematocera; Crustacea: Cladocera) // Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 139: 119-125.
Lynch M., Jarrell P.E., 1993. A method for calibrating molecular clocks and its application to animal mitochondrial DNA // Genetics 135: 1197-1208.
Maas A., Haug C., Haug J.T., Olesen J., Zhang X.-G., Waloszek D., 2009. Early crustacean evolution and the appearance of epipodites and gills // Arthr. Syst. Phyl. 67: 255-273.
MacArthur R.H., Wilson E.O., 1967. The theory of island biogeography - Princeton (N. J.): Princeton Univ. Press - 203 p.
Macháček J., Seda J., 2013. Over-wintering *Daphnia*: uncoupling the effects of temperature and food on offspring size and filtering screen morphology in *D. galeata* // J. Plankton Res., on-line, doi: 10.1093/plankt/fbt060.
Mahoon M.S., 1960. Functional morphology of the mandible of Crustacea. Part I. Branchiopoda // Biologia Lahore 6: 195-222.
Maiphae S., Pholpunthin P., Dumont H.J., 2005. Species richness of the Cladocera (Branchiopoda: Anomopoda and Ctenopoda) in southern Thailand, and its complementarity with neighboring regions // Hydrobiologia 537: 147-156.
Manning B.J., Kerfoot W.C., Berger E.M., 1978. Phenotypes and genotypes in cladoceran populations // Evolution 32: 365-374.

Manton S.M., 1964. Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods // Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 247: 1-183.
Manton S.M., 1977. The Arthropoda. Habits, functional morphology, and evolution - Oxford: Clarendon Press - 527 p.
Margalef R., 1949. Importancia de la neotenia en la evolucion de los crustaceos de agua dulce // Publ. Inst. Biol. Aplic. 6: 41-51.
Margalef R., 1953. Los Crustáceos de las aguas contenentales ibéricas - Biologia de las aguas continentales - Inst. Forest. Inv. Exp., Madrid - 243 p.
Margalef R., 1983. Limnología - Barcelona: Ediciones Omega - 1010 p.
Margaritora F.G., 1985. Cladocera. Fauna d'Italia - Bologna: Calderini - 339 p.
Margaritora F.G., Onorati F., 1995. I Cladoceri dell'isola di Caprera, con particolare riguardo alla biogeografia e filogenesi del genere *Alona* // Biogeographia 18: 273-281.
Margaritora F.G., Usai M.C., 1983. Systematic and ecological data on *Macrothrix hirsuticornis* Norman and Brady (Crustacea, Cladocera) in Lake Campo Felice // Boll. zool. 50: 137-142.
Martens K. (ed.), 1998. Sex and Parthenogenesis. Evolutionary ecology of reproductive modes in non-marine ostracods - Leiden: Backhuys - 331 p.
Martin J.W., 1989. Morphology of feeding structures in the Conchostraca with special reference to *Lynceus* // Crustacean Issues 6: 124-135.
Martin J.W., 1992. Branchiopoda // Harrison F.W., A.G.Humes (eds.), Microscopic Anatomy of Invertebrates. 9. Crustacea. - N.Y.: Wiley-Lis. Inc. - P. 25-224.
Martin J.W., Belk D., 1988. Review of the clam shrimp family Lynceidae Stebbing, 1902 (Branchiopoda: Conchostraca), in the Americas // J. Crust. Biol. 8: 451-482.
Martin J.W., Boyce S.L., Grygier M.J., 2003. New records of *Cyclestheria hislopi* (Baird, 1859) (Crustacea, Branchiopoda, Diplostraca, Cyclestherida) in Southeast Asia // Raffles Bull. Zool. 51: 215–218.
Martin J.W., Cash-Clark C.E., 1995. The external morphology of the onychopod 'cladoceran' genus *Bythotrephes* (Crustacea, Branchiopoda, Onychopoda, Cercopagididae), with notes on the morphology and phylogeny of the order Onychopoda // Zool. Scripta 24: 61-90.
Martin J.W., Christiansen J.C., 1995. A morphological comparison of the phyllopodous thoracic limb of a leptostracan (*Nebalia* sp.) and a spinicaudate conchostracan (*Leptestheria* sp.), with comments on the use of Phyllopoda as a taxonomic caterogy // Can. J. Zool. 73: 2283-2291.
Martin J.W., Davis G.E., 2001. An updated classification of the recent Crustacea // Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contribut. Sci. 39: 1-124.
Martin J.W., Laverack M.S., 1992. On the distribution of the crustacean dorsal organ // Acta Zool. 73: 357-368.
Martin J.W., Felgenhauer B.E., Abele L.G., 1986. Redescription of the clam shrimp *Lynceus gracilicornis* (Packard) (Branchiopoda, Conchostraca, Lynceidae) from Florida, with notes on its biology // Zool. Scr. 15: 221-232.
Martínez-Jerónimo F., Elías-Gutiérrez M., Suárez-Morales E., 2004. A redescription of *Moina hutchinsoni*, a rare cladoceran (Branchiopoda: Anomopoda) found in remnants of a Mexican saline lake, with notes on its life history // J. Crust. Biol. 24: 232-245.
Masson B., Amoros C., 1992a. The unique headpore of *Monospilus dispar* (Cladocera, Chydoridae) is not lonesome: new record of minute lateral pores // Hydrobiologia 232: 145-148.
Masson B., Amoros C., 1992b. The three-dimensional location of headpores as an additional criterion for the phylogeny of Aloninae (Cladocera, Chydoridae) // Crustaceana 63: 175-184.
Mathias P., 1937. Biologie des Crustacés Phyllopodes // Actual. Soc. Indust. 447: 1-99.
Mathers T.C., Hammond R.L., Jenner R.A., Hänfling B., Gómez A., 2013. Multiple global radiations in tadpole shrimps challenge the concept of 'living fossils' // PeerJ 1e62 httpdx.doi.org10.7717peerj.62
Meijering M.P.D., 1962. Längenwachstrum und Geschlechtsreife bei Männchen von *Daphnia magna* Straus // Z. wiss. Zool. 127: 116-121.
Mellors W.K., 1975. Selective predation of ephippial *Daphnia* and the resistance of ephippial eggs to digestion // Ecology 56: 974-980.
Mergeay, J., Verschuren, D. & L. De Meester, 2005. *Daphnia* species diversity in Kenya, and a key to the identification of their ephippia // Hydrobiologia 542: 261-274.
Meurice J.-Cl., 1981a. Aspects morphologiques au microscope électronique á balayage d'un Cladocere

marine colyptomere: *Penilia avirostris* Dana // Rapp. et proc. verb. reum. Comis. int. explor. sci. mer. Méditerr. Monaco 2: 161-162.
Meurice, J.-Cl., 1981b. Étude morphologique au M.E.B. des Cladocères marins et mode de nutrition // Bull. Soc. Roy. Sci. Liege. 50: 467-469.
Meurice J.-Cl., Dauby P., 1983. Scanning electron microscope study and computer analysis of taxonomic distances of the marine Podonidae (Cladocera) // J. Plankt. Res. 5: 787-795.
Meurice J.-Cl., Goffinet G., 1983. Ultrastructural evidence of the ion-transporting role of the adult and larval neck organ of the marine gymnomeran Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) // Cell. Tiss. Res. 234: 351-363.
Meurice J.-Cl., Monoyer P., 1984. Etude au microscope électronique á balayage de la morphologie des mandibules chez les Cladocères marins // Hydrobiologia 111: 185-191.
Meyer-Rochow V.B., 1979. The attachment mechanism of the waterflea *Simocephalus* // Microscopy 33: 551-553, 558.
Michael R.G., Frey D.G., 1983. Assumed amphi-atlantic distribution of *Oxyurella tenuicaudis* (Cladocera, Chydoridae) denied by a new species from North America // Hydrobiologia 106: 3-35.
Millette K.L., Xu S., Witt J.D.S., Cristescu M.E., 2011. Pleistocene-driven diversification in freshwater zooplankton: Genetic patterns of refugial isolation and postglacial recolonization in *Leptodora kindtii* (Crustacea, Cladocera) // Limn. Ocean. 56: 1725-1736.
Minelli A., 2003. The origin and evolution of appendages // Int. J. Dev. Biol. 47: 573-581.
Minelli A., Boxshall G.A., Fusco G. (eds), 2013. Arthropod biology and evolution: molecules, development, morphology. - Berlin & Heidelberg: Springer-Verlag. - 541 p.
Minkiewicz S., 1917. Die Crustaceen der Tatraseen. Eine physiographisch-faunistische Skizze // Bull. int. Acad. Sci. Cracovie, Cl. Sci. math. nat. Ser. B: sci nat. 9/10: 262-278.
Mirabdullaev I.M., 1993. *Moina gouldeni* n.sp. (Cladocera, Moinidae) from Central Asia // Crustaceana 64: 192-196.
Mirabdullaev I.M., 1998. *Moina mukhamedievi* n. sp. (Crustacea, Cladocera) from ricefields of Uzbekistan (Central Asia) // Hydrobiologia 385: 11-16.
Miyakawa H., Gotoh H., Sugimoto N., Miura T., 2013. Effect of juvenoids on predator-induced polyphenism in the waterflea, *Daphnia pulex*. J. Exp. Zool. 999: 1–11.
Møller O.S., Olesen J., Høeg J.T., 2003. SEM studies on the early development of *Triops cancriformis* (Bosc) (Crustacea, Branchiopoda, Notostraca) // Acta Zool. 84: 267-284.
Møller O.S., Olesen J., Høeg J.T., 2004. On the larval development of *Eubranchipus grubii* (Crustacea, Branchiopoda, Anostraca), with notes on the basal phylogeny of the Branchiopoda // Zoomorphology 123: 107-123.
Monchenko V.I., Von Vaupel Klein, 1999. Oligomerization in Copepoda Cyclopoida as a kind of orthogenetic evolution in the animal kingdom // Crustaceana 72: 241-264.
Montvilo J.A., Hegyi M.A., Kevin M.J., 1987. Aspects of the anatomy of the jelly coat of *Holopedium* and certain other cladocerans // Trans. Amer. Miscr. Soc. 106: 105-113.
Mordukhai-Boltovskoi Ph.D., 1968. On the taxonomy of the Polyphemidae // Crustaceana 14: 197-209.
Moritz C., 1988. Die Verteilung der Ephippien von *Bosmina longirostris* und *Ceriodaphnia pulchella* im Sediment des Piburger Sees (Ötzal, Tirol) (Cladocera, Crustacea) // Berich. Naturwiss.-Mediz. Ver. Innsbruck 75: 91-107.
Mu X., Leblanc G.A., 2002. Environmental antiecdysteroids alter embryo development in the crustacean *Daphnia magna* // J. Exp. Zool. 292: 287-292.
Müller O.F., 1776. Zoologiae Danicae Prodromus, seu Animalium Daniae et Norvegiae Indigenarum characteres, nomina et synonyma imprimis popularium - Havniae - 274 p.
Müller O.F., 1785. Entomostraca seu Insecta Testacea, quae in aquis Daniae et Norvegiae reperit, descripsit et iconibus illustravit - Lipsiae et Havniae - 135 p.
Müller G.W., 1894. Die Ostracoden des Golhes von Neapel und der angrenzenden Meeres-abschnitte // Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monograph. (B) 21: 1-404.
Müller P.E., 1867. Danmarks Cladocera // Natur. Tidsskr. 3: 53-240.
Mura G., 1986. SEM morphological survey on the egg shell in the Italian anostracans // Hydrobiologia 134: 273-286.
Mura G., 1991. Scanning electron microscopic study of the molar surfaces of the mandibles of *Chirocephalus diaphanus* Prevost (Anostraca) // Crustaceana 60: 178-185.

Mura G., 1992. Pattern of egg shell morphology in thamnocephalids and streptocephalids of the New World (Anostraca) // Crustaceana 62: 300-311.
Mura G., 1995. Morphological features of the mandible related to feeding habits of some Anostraca species // Crustaceana 68: 83-102.
Mura G., 1996. Pattern of mandibular morphology in Anostraca with some taxonomical remarks // Crustaceana 69: 129-154.
Mura G., Del Caldo L., 1993. A scanning electron microscope study of the molar surface of the mandibles in *Branchinella spinosa* H. Milne-Edwards (Branchiopoda) with some remarks on the taxonomical significance of this character // Crustaceana 64: 326-336.
Murugan N., 1975. Egg production, development and growth in *Moina micrura* Kurz (1874) (Cladocera: Moinidae) // Freshwat. Biol. 5: 245-250.
Murugan M., Sivaramakrishnan K.G., 1973. The biology of *Simocephalus acutirostratus* King (Cladocera: Daphniidae) – laboratory studies of life span, instar duration, egg production, growth and stages in embryonic development // Freshwat. Biol. 3: 77-83.
Nakatani M., Miya M., Mabuchi K., Saitoh K., Nishida M., 2011**.** Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes: Pangaean origin and Mesozoic radiation **//** BMC Evol. Biol*.* 11:177.
Naraki Y., Hiruta C., Tochinai S., 2013. Identification of the precise kairomone-sensitive period and histological characterization of necktooth formation in predator-induced polyphenism in *Daphnia pulex* // Zool. Sci. 30: 619-625.
Naumann E., 1929. Grundlinien der experimentellen Planktonforschung // Die Bingewässer 6: 1-100.
Negrea S., 1983. Crustacea. Cladocera // Fauna Republ. Social. Romania 4 (12): 1-399.
Negrea S., Botnariuc N., Dumont H.J., 1999. Phylogeny, evolution and classification of the Branchiopoda (Crustacea) // Hydrobiologia 412: 191-212.
Nevalainen L., 2008. Sexual reproduction in chydorid cladocerans (Anomopoda, Chydoridae) in southern Finland – implication for paleolimnology. Ph.D.. Thesis - Helsinki: Univ. Helsinki - 54 pp.
Nevalainen L., Van Damme K., Luoto T.P., Salonen V.P., 2011. Fossil remains of an unknown *Alona* species (Chydoridae, Aloninae) from a high arctic lake in Nordaustlandet (Svalbard) in relation to glaciation and Holocene environmental history // Polar Biol. 35: 325-333.
Neville A.C., 1975. Biology of the Arthropod Cuticle // Hoar W.S., Jacobs J., Langer H., Lindauer M. (eds.), Zoophysiology and Ecology Vol. 4/5 - Berlin, Heidelgerg, N.-Y.: Springer Verlag - 448 p.
Nilssen J.P., Halvorsen G., Melaen J.G., 1980. Seasonal divergence of *Bosmina* morphs // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 65: 507- 516.
Nilssen J.P., Larson P., 1980. The systematical position of the most common fennoscandian *Bosmina (Eubosmina)* // Z. zool. System. Evol. 18: 62-68.
Nowikoff M.,1905a. Über die augen und die frontalorgane der branchiopoden // Z. Wiss. Zool. 79: 432-464.
Nowikoff M., 1905b. Untersuchungen über den bau der *Limnadia lenticularis* L. // Z. Wiss. Zool. 78: 561-619.
Nulsen C., Nagy L.M., 1999. The role of wingless in the development of multibranched crustacean limbs // Dev. Genes Evol. 209: 340-348.
Obregon-Barboza H., Maeda-Martinez A.M., Murugan G. et al., 2007. Morphology and systematic significance of the mystax, a hitherto undescribed cephalic structure of males in certain Notostraca (Branchiopoda) // J. Crust. Biol. 27: 18-23.
Obreshkove V., Fraser A.W., 1940. Growth and differentiation of *Daphnia magna* eggs in vitro // Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 43: 543-544.
O'Brien W.J., D. Kettle, Rissen H., 1979. Helmets and invisible armor: structures reducing predation from tactile and visual planktivores // Ecology 60: 287-294.
Ocioszyńska-Bankierowa J., 1933a. Über den Bau der Mandibeln bei *Daphnia magna* Straus // Ann. Mus. Zool. Pol. 10: 33-40.
Ocioszyńska-Bankierowa J., 1933b. Über den Bau der Mandibeln bei einiger Arten der Phyllopoda Anostraca // Ann. Mus. Zool. Pol. 10: 97-109.
Ocioszyńska-Wolska J., 1936. Über den Bau der Mandibeln bei einiger Arten der Phyllopoda-Conchostraca // Ann. Mus. Zool. Pol. 11: 379-385.

Oldewage W.H., Van As J.G., 1989. On the sensory (?) structure between the frontal plates of *Caligus* O. F. Müller, 1785 (Copepoda, Caligidae) // Crustaceana 57: 72-78.
Olempska E., 2012. Morphology and affinities of Eridostracina: Palaeozoic ostracods with moult retention // Hydrobiologia 688: 139–165.
Olesen J., 1996. External morphology and phylogenetic significance of the dorsal/neck organ in the Conchostraca and head pores of the cladoceran family Chydoridae (Crustacea, Branchiopoda) // Hydrobiologia 330: 213-226.
Olesen J., 1998. A phylogenetic analysis of the Conchostraca and Cladocera (Crustacea, Branchiopoda, Diplostraca) // Zool. J. Linn. Soc. 122: 491-536.
Olesen J., 1999. Larval and post-larval development of the branchiopod clam shrimp *Cyclestheria hislopi* (Baird, 1859) (Crustacea, Branchiopoda, Conchostraca, Spinicaudata) // Acta Zool. 80: 163-184.
Olesen J., 2000. An updated phylogeny of the Conchostraca-Cladocera clade (Branchiopoda, Diplostraca) // Crustaceana 73: 869-886.
Olesen J., 2002. Branchiopod phylogeny – continued morphological support for higher taxa like the Diplostraca and Cladocera, and paraphyly of "Conchostraca" and "Spinicaudata" // Crustaceana 75: 77-84.
Olesen J., 2003. On the ontogeny of the Branchiopoda (Crustacea): contribution of development to phylogeny and classification // Scholtz G. (ed.), Crustacean Issues 15, Evolutionary Developmental Biology of Crustacea - Lisse: Balkema - P. 217-269.
Olesen J., 2005. Larval development of *Lynceus brachyurus* (Crustacea, Branchiopoda, Laevicaudata): redescription of unusual crustacean nauplii, with special attention to the moult between last nauplius and first juvenile // J. Morphol. 264: 131-148.
Olesen J., 2007. Monophyly and phylogeny of Branchiopoda, with focus on morphology and homologies of branchiopod phyllopodous limbs // J. Crust. Biol. 27: 165-183.
Olesen J., 2009. Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) – Character evolution and contribution of uniquely preserved fossils // Arthr. Syst. Phyl. 67: 3-39.
Olesen J., Grygier M.J., 2003. Larval development of Japanese 'conchostracans': part 1, larval development of *Eulimnadia braueriana* (Crustacea, Branchiopoda, Spinicaudata, Limnadiidae) compared to that of other limnadiids // Acta Zool. 84: 41-61.
Olesen J., Grygier M.J., 2004. Larval development of Japanese 'conchostracans': part 2, larval development of *Caenestheriella gifuensis* (Crustacea, Branchiopoda, Spinicaudata, Cyzicidae), with notes on homologies of certain naupliar appendages within the Branchiopoda // Arth. Struct. Dev. 33: 453-469.
Olesen J., Martin J.W., Roessler W., 1996. External morphology of the male of *Cyclestheria hislopi* (Baird, 1859) (Crustacea, Branchiopoda, Spinicaudata), with a comparison of male claspers among the Conchostraca and Cladocera and its bearing on phylogeny of the 'bivalved' Branchiopoda // Zool. Scripta 25: 291-316.
Olesen J., Richter S., 2013. Onychocaudata (Branchiopoda: Diplostraca), a new high-level taxon in branchiopod systematics // J. Crust. Biol. 33: 62-65.
Olesen J., Richter S., Scholtz G., 2001. The evolutionary transformation of phyllopodous to stenopodous limbs in the Branchiopoda (Crustacea) – Is there a common mechanism for early limb development in arthropods? // Int. J. Dev. Biol. 45: 869-876.
Olesen J., Richter S., Scholtz G., 2003. On the ontogeny of *Leptodora kindtii* (Crustacea, Branchiopoda, Cladocera), with notes on the phylogeny of the Cladocera // J. Morphol. 256: 235-259.
Olmstead A.W., LeBlanc G.A., 2007. The environmental-endocrine basis of gynandromorphism (intersex) in a crustacean // Internat. J. Biol. Sci. 3: 77-84.
Olivier S.R., 1962. Los Cladóceros Argentinos, con clave de las spesies, notas biológicas y distribución geográfica // Rev. Mus. La Plata, N. Ser., Secc. Zool. 7: 173-269.
Oppenheim P., 1885. Die Ahnen unserer Schmetterlinge in der Secundär- und Tertiärperiode // Berlin. Entomol. Zeitsch. 29: 331-345.
Orlova-Bienkowskaja M.Ja., 1995. A revision of the *Simocephalus (latirostris)* species group (Crustacea: Anomopoda: Daphniidae) // Hydrobiologia 316: 43-58.
Orlova-Bienkowskaja M.Ya., 1998. A revision of the cladoceran genus *Simocephalus* (Crustacea, Daphniidae) // Bull. Nat. Hist. Mus. London, Zoology 64: 1-62.

Orlova-Bienkowskaja M.Ya., 2001. Daphniidae: genus *Simocephalus* // Dumont H.J. (ed.), Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the World 17 - Leyden: Backhuys - 130 p.
Orr P.J., Briggs E.G., 1999. Exceptionally preserved conchostracans and other crustaceans from the Upper Carboniferous of Ireland // Paleontol. Ass., Spec. Pap., Paleontol: 1-62.
Oshel P., 1997. HMDS and Specimen Drying for SEM // Microscopy today 97: 16.
Pabst T., Scholtz G., 2009. The development of phyllopodous limbs in Leptostraca and Branchiopoda // J. Crust. Biol. 29: 1-12.
Packard A.S. Jr., 1882. On the homologies of the Crustacean limbs // Amer. Nat. 16: 785-799.
Panganiban G., Sebring A., Nagy L., Carroll S., 1995. The development of crustacean limbs and the evolution of arthropods // Science 270: 1363-1366.
Paggi J.C., 1973. Acerca de algunas especies de la familia Moinidae (Crustacea, Cladocera) de la Republica Argentina // Physis 32(85): 269-277.
Paggi J.C., 1977. Aportes al conocimiento de la fauna Argentina de cladoceros. I. Sobre *Daphnia laevis* Birge, 1878 // Neotropica 23(69): 33-37.
Paggi J.C., 1979. Revision de las especies argentinas del genero *Bosmina* Baird agrupodas en el subgenero *Neobosmina* Lieder (Crustacea, Cladocera) // Acta zool. lilloana 35: 137-162.
Paggi J.C., 1986. Aportes al conocimiemto de la fauna argentina de cladoceros, V: *Ceriodaphnia laticaudata* P.E.Müller 1867 y *C. pulchella* Sars 1862 // Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral 17: 39-49.
Paggi J.C., 1987. Aportes al conocimiemto de la fauna Argentina de cladoceros, VI: Nuevas observaciones sobre *Guernella raphaelis* Richard, 1892 (Macrothricidae: Macrothricinae) // Rev. Asoc. Cien. Natur. Litoral 18: 29-36.
Paggi J.C., 1989. A new species of *Ilyocryptus* (Anomopoda: Macrothricidae) from the River Parana basin, Argentina // Hydrobiologia 182: 239-248.
Paggi J.C., 1992. A new species of *Ilyocryptus* (Anomopoda: Macrothricidae) from Argentina // Hydrobiologia 231: 141-151.
Paggi J.C., 1996. *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *menucoensis* (Anomopoda; Daphniidae): a new species from athalassic saline waters in Argentina // Hydrobiologia 319: 137-147.
Paggi J.C., 1999. Status and phylogenetic relationships of *Daphnia sarsi* Daday, 1902 (Crustacea: Anomopoda) // Hydrobiologia 403: 27-37.
Parejko K., 1991. Predation by chaoborids on typical and spined *Daphnia pulex* // Freshwat. Biol. 25: 211-217.
Parejko K., 1992. Embryology of *Chaoborus*-induced spines in *Daphnia pulex* // Hydrobiologia 231: 77-84.
Passano L.M., 1960. Molting and its control // Waterman T.H. (ed.), The physiology of Crustacea 1: 473-536.
Patel N.H., Kornberg T.B., Goodman C.S., 1989. Expression of *engrailed* during segmentation in grasshopper and crayfish // Development 107: 201-212.
Pérez-Bote J.L., 2010. Mating behaviour in *Cyzicus grubei* (Simon, 1886) (Branchiopoda, Spinicaudata) // Crustaceana 83: 1327-1335.
Peters R.H., De Bernadi R. (eds.), 1987. *Daphnia* // Mem. Ist. Ital. Idrob. 45: 1-502.
Peterson J.A., Rosowski J.R., 1994. Scanning electron microscope study of molar-surface development of *Artemia franciscana* Kellogg (Anostraca) // J. Crust. Biol. 14: 97-112.
Petkovski T.K., 1966. Eine neue Cladoceren-Gattung aus dem westen Indiens *Indialona ganapati* n. gen. et n. sp. // Fragm. Balcan. Mus. Macedon. Sci. Natur. 5 (22/132): 157-165.
Pirow R., Wollinger F., Paul R.J., 1999a. The importance of the feeding current for oxygen uptake in the water flea *Daphnia magna* // J. Exp. Biol. 202: 553-562.
Pirow R., Wollinger F., Paul R.J., 1999b. The sites of respiratory gas exchange in the planktonic crustacean *Daphnia magna*: An in vivo study employing blood haemoglobin as an internal oxygen probe // J. Exp. Biol. 202: 3089-3099.
Pisani D., Poling L.L., Lyons-Weiler M., Hedges S.B., 2004. The colonization of land by animals: molecular phylogeny and divergence times among arthropods // BMC Biology 2004, 2: 1-10.
Plath K., 1996. Ökologische Untersuchungen zur Schlagfrequenz der Thoracopoden bei Daphnien - Diplomarbeiten, Univ. Kiel.
Polilov A.A., Beutel R.G. 2009. Miniaturization effects in larvae and adults of *Mikado* sp. (Coleoptera: Ptiliidae), one of the smallest free-living insects // Arth. Struct. Dev. 38: 247-270.

Pop M., 1991. Mechanism of the filtering ares adaptation in *Daphnia* // Hydrobiologia 225: 169-176.
Popadić A., Panganiban G., Rusch R., Shear W.A., Kaufman N.C., 1998. Molecular evidence for the gnathobasic derivation of arthropod mandibles and for the appendicular origin of the labrum and other structures // Dev. Genes Evol. 208: 142-150.
Popadić A., Rusch D., Peterson M., Rogers B.T., Kaufman T.C., 1996. Origin of the arthropod mandible // Nature 380: 395.
Porcella D.B., Rixford C.E., Slater J.V., 1969. Molting and calcification in *Daphnia magna* // Physiol. Zool. 42: 148-159.
Porter K.G., Feig Y.S., Vetter E.F., 1983. Morphology, flow regime, and filtering rates of *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, and *Bosmina* fed natural bacteria // Oecologia 58: 156-163.
Potts W.T.W., Durning C.T., 1980. Physiological evolution in the branchiopods // Comp. Bioch. Physiol. B. 67: 475-484.
Proctor V.W., 1964. Viability of Crustacean eggs recovered from ducks // Ecology 45: 656-658.
Purasjoki K.J., 1958. Zur Biologie der Brackwasserkladocere *Bosmina coregoni maritima* (P.E. Müller) // Ann. Zool. Soc. "Vanamo" 19: 1-117.
Rabus M., Söllradl T., Clausen-Schaumann H., Laforsch C., 2013. Uncovering ultrastructural defences in *Daphnia magna* – an interdisciplinary approach to assess the predator-induced fortification of the carapace // PLoS ONE 8(6): e67856.
Rakhmatullaeva G., Mirabdullaev I., 1998. Records of the tropical *Simocephalus mesorostris* Orlova-Bienkowskaja, 1995 (Crustacea, Cladocera) in Central Asia and first description of its male // Internat. Rev. Hydrobiol. 83: 435-438.
Rajapaksa R., Fernando C.H., 1982. The first description of the male and ephippial female of *Dadaya macrops* (Daday, 1898) (Cladocera. Chydoridae), with additional notes on this common tropical species // Can. J. Zool. 60: 1841-1850.
Rajapaksa R., Fernando C.H., 1987. Redescription and assignment of *Alona globulosa* Daday, 1898 to a new genus *Notoalona* and a description of *Notoalona freyi* sp. nov. // Hydrobiologia 144: 131-153.
Rammner W., 1926. Formanalytische Untersuchungen an Bosminen. I. Teil // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph. 15: 89-136.
Rammner W., 1929a. Über periodische Erscheinungen am Cladoceren-Individuum (Häutung, Fortpflanzung, Wachstum) // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph. 21: 402-420.
Rammner W., 1929b. Zur Morphogenese und Biologie von *Chydorus sphaericus* und *Pleuroxus trigonellus* (Ergebnisse aus Einzelzuchten) // Z. Morphol. Okol. Tiere 12: 283-298.
Rammner W., 1930. Über milieubedinte Missbildungen bei *Daphnia pulex* und *Daphnia magna* // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph. 24: 1-23.
Rammner W., 1937. Beitrag zur Cladocerenfauna von Java // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph. 35: 35-50.
Ramułt M.M., 1926. Development and resisting power of Cladoceran embryos in the solution of certain organic salts // Bull. Int. Akad. Pol. Sci. Lett. 2: 135-194.
Ramułt M., 1930. Przypadek gynandromorfizmu u *Alona affinis* Leydig // Bull. Internat. Acad. Polon. Sci. Lett., B 2 (5-6): 367-370.
Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds), 2002. History of insects - Dordrecht, Boston & London: Kluwer Academic Publishers - 517 p.
Raymond P.C., 1946. The genera of fossil Conchostraca (Crustacea) – an order of bivalved Crustacea // Bull. Mus. Comp. Zool. 963: 214-307.
Regier J.C., Shultz J.W., Kambic R.E., 2005. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic // Proc. Roy. Soc. London, B 272: 395-401.
Reimann A., Richter S., 2007. The nauplius eye complex in 'conchostracans' (Crustacea, Branchiopoda: Laevicaudata, Spinicaudata, Cyclestherida) and its phylogenetic implications // Arth. Struct. Devel. 36: 408-419.
Remane A., 1960. Zur Frage Neotenic und Fetalisation // Zool. Anz. 164: 417-418.
Rey J., Vásquez E., 1989. *Bosminopsis brandorffi* n. sp. (Crustacea, Cladocera) une nouvelle espece de Bosminidae des systémes Amazone et Orénoque // Annls. Limnol. 25: 215-218.
Richard J., 1895. Description d'un nouveau Cladocère, *Bosminopsis deitersi*, n. gen., n.sp. // Bull. Soc. Zool. France 20: 96-98.
Richter G., Baszio S., 2001. Traces of a limnic food web in the Eocene Lake Messel – a preliminary report based on fish coprolite analyses // Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol. 166: 345-368.

Richter G., Wedmann S., 2005. Ecology of the Eocene Lake Messel revealed by analysis of small fish coprolites and sediments from a drilling core // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 223: 147-161.
Richter S., 2002. The Tetraconata concept: hexapod – crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea // Org. Divers. Evol. 2: 217-237.
Richter S., 2004. A comparison of the mandibular gnathal edges in branchiopod crustaceans: implications for the phylogenetic position of the Laevicaudata // Zoomorphology 123: 31-44.
Richter S., Braband A., Aladin N., Scholtz G., 2001. The phylogenetic relationships of "predatory water-fleas" (Cladocera: Onychopoda, Haplopoda) inferred from 12S rDNA // Mol. Phyl. Evol. 19: 105-113.
Richter S., Edgecombe G.D., Wilson G.D.F., 2002. The lacina mobilis and similar strucures – a valuable character in arthropod phylogenetics? // Zool. Anz. 241: 339-361.
Richter S., Olesen J., Wheeler W.C., 2007. Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) based on a combined analysis of morphological data and six molecular loci // Cladistics 23: 301-336.
Rieder N., 1987. The ultrastructure of the so-called olfactory seta on the antennula of *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera) // Hydrobiologia 145: 175-181.
Roessler E.W., 1995. Review of Columbian Conchostraca (Crustacea) – ecological aspects and life cycle – family Cyclestheridae // Hydrobiologia 298: 113-124.
Røen U., 1962. Studies on freshwater Entomostraca in Greenland. II // Meddr Grønland 170: 1-249.
Rogers D.C., 2002. The amplexial morphology of selected Anostraca // Hydrobiologia 486: 1-18.
Rogers D.C., 2009. Branchiopoda (Anostraca, Notostraca, Laevicaudata, Spinicaudata, Cyclestherida) // Likens G.F. (ed.), Encyclopedia of Inland Waters 2: 242-249.
Rogers D.C., Quinney D.L., Weaver J., Olesen J., 2006. A new giant species of predatory fairy shrimp from Idaho, USA (Branchiopoda: Anostraca) // J. Crust. Biol. 26: 1-12.
Rogers D.C., Rabet N., Weeks S.C., 2012. Revision of the extant genera of Limnadiidae (Branchiopoda: Spinicaudata) // J. Crust. Biol. 32: 827-842.
Romanovsky Y.E., 1984. Individual growth rate as measure of competitive advantage in cladocera crustaceans // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 69: 149-157.
Romanovsky Y.E., 1985. Food limitation and life-history strategies in cladoceran crustaceans // Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol. 21: 363-372.
Rühe F.E., 1912. Monographie des Genus *Bosmina*. *Bosmina coregoni* im baltischen Seengebiet // Zoologica 25(63): 1-141.
Rühe F.E., 1913. Biologie und Verbreitung der Bosminen und deren Beziehungen zur Eiszeit // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph. 6(1): 77-95.
Rybak M., Rybak J.J., Tarwid K., 1964. Differences in Crustacea plankton based on the morphological character of the littoral of the lakes // Ekol. Polska, ser. A, 12(11): 159-172.
Sacherová V., Hebert P.D.N., 2003. The evolutionary history of the Chydoridae (Crustacea: Cladocera) // Biol. J. Linn. Soc. 79: 629-643.
Sagawa K., Yamagata H., Shiga Y., 2005. Exploring embryonic germ line development in the water flea, *Daphnia magna*, by zinc-finger-containing VASA as a marker // Gene Express. Patt. 5: 669-678.
Samassa P., 1891. Untersuchundeg ueber das centrale Nervensystem der Cladoceren // Arch. Mikroskop. Anat. 38: 100-141.
Samassa P., 1893a. Die Keimblatterbildung bei *Moina* // Zool. Anz. 16: 434-436.
Samassa P., 1893b. Die Keimblatterbildung bei den Cladoceren. I. *Moina rectirostris* Baird // Arch. Mikroskop. Anat. 41: 339-366.
Samassa P., 1893c. Die Keimblatterbildung bei den Cladoceren. II. *Daphnella* und *Daphnia* // Arch. Mikroskop. Anat. 41: 650-688.
Sassaman C., 1995. Sex determination and evolution of unisexuality in the Conchostraca // Hydrobiologia 298: 45-65.
Santos-Flores C.J., Dodson S.I., 2003. *Dumontia oregonensis* n. fam., n. gen., n. sp., a cladoceran representing a new family of 'Water-fleas' (Crustacea, Anomopoda) from U.S.A., with notes on the classification of the Order Anomopoda // Hydrobiologia 500: 145-155.
Sarmaja-Korjonen K., Hakojaervi M., Korhola A., 2000. Subfossil remains of an unknown chydorid (Anomopoda: Chydoridae) from Finland // Hydrobiologia 436: 165-169.

Sars G.O., 1862. Hr. Studios medic. G. O. Sars meddeelte en af talrige Afbildninger ledsaget Oversigt af de af ham i Omegnen af Christiania iagttagne Crustacea cladocera // Forh. VidenskSelsk. Krist. Aar 1861: 144-167.
Sars G.O., 1865. Norges ferskvandskrebsdyr. Første Afsnit. Branchiopoda. 1. Cladocera Ctenopoda (fam. Sididae & Holopediidae) – Christiania (Oslo): Brøgger & Christie's Bogtrykkeri 8 - 71 p.
Sars G.O., 1874. Om en dimorph udvikling samt generationsvexel hos *Leptodora* // Forh. VidenskSelsk. Krist. 1873: 1-15.
Sars G.O., 1885. On some Australian Cladocera raised from dried mud // Forh. Vidensk-Selskab. Christiania 1885: 1-46.
Sars G.O., 1887. On *Cyclestheria hislopi* (Baird), a new generic type of bivalve Phyllopoda, raised from Australian mud // Forh. VidenskSelsk. Kristiania, Aar 1887(1): 223-239.
Sars G.O., 1888. Additional notes on Australian Cladocera, raised from dried mud // Forh. VidenskSelsk. Krist., Aar 1888(7): 1-74.
Sars G.O., 1890. Oversigt af Norges Crustaceer, med foreløbige bemérkninger over de nye eller mindre bekjendte Arter. II. (Branchiopoda - Ostracoda - Cirripedia) // Forh. VidenskSelskab. Krist., Aar 1890(1): 1-80.
Sars G.O., 1896. On fresh-water Entomostraca from the neighbourhood of Sydney, partly raised from dried mud // Arch. Math. Naturv. 18(3): 1-81.
Sars G.O., 1899. Additional notes on South African Phyllopoda // Arch. Math. Naturv. 21(4): 1-29.
Sars G.O., 1901. Contributions to the knowledge of the Freshwater Entomostraca of South America as shown by the artificial hatching from dried mud. Part I. Cladocera // Arch. Math. Naturv. 23: 1-102.
Sars G.O., 1903. On the crustacean fauna of Central Asia. Part II. Cladocera // Ezh. zool. Muz. Imp. Akad. Nauk 8: 157-194.
Sars G.O., 1916. The fresh-water Entomostraca of the Cape Province (Union of South Africa). Part 1: Cladocera // Anls South Afr. Mus. 15: 303-351.
Sars G.O., 1993 [1861]. Om de i Christiania's omegn forecommende ferskvandskredsdyr = On the freshwater Crustacea occurring in the vicinity of Christiania - Bergen: Univ. Publ. - 197 p. [English translation of Sars' Dissertation of 1861].
Schaeffer J.C., 1755. Die günen Armpolypen, die geschwänzten und ugeschwänzten zackigen Wasserflöhe und eine besondere Art kleiner Wasseraale - Regensburg: Weiss - 94 p.
Scharfenberg U. von., 1911. Studien und Experimente ueber die Eibildung und der Generationszyklus von *Daphnia magna* // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 3 (Biol. Suppl): 1-42.
Schminke H.K., 1981. Adaptation of Bathynellacea (Crustacea, Syncarida) to life in the interstetial (‚Zoea Theory') // Int. Revue. ges. Hydrobiol. 66: 575-637.
Schödler J.E., 1846. Über *Acanthocercus rigidus*, ein bisher noch unbekanntes Entomostrakon aus der Familie der Cladoceren // Arch. Natur. 12: 301-374.
Schödler J.E, 1858. Die Branchiopoden der Umgegend von Berlin // Jahr. Louisenst‚dt. Real. Berlin, 1858: 1-28.
Schödler J.E, 1863. Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Cladoceren - Berlin: Verlag von August Hirschwald - 80 p.
Schödler J.E., 1866. Die Cladoceren der Frischen Haffs nebst Bemerkungen über anderweiting vorkommende verwandte Arten // Arch. Natur. 32: 1-56.
Schödler J.E, 1877. Über die Cladoceren Australiens // Sitz. Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin. Jahrgang 1877: 11-14.
Scholtz G., 1995. Head segmentation in Crustacea – an immunocytochemical study // Zoology 98: 104-114.
Scholtz G., 2000. Evolution of the nauplius stage in malacostracan crustaceans // J. Zool. Syst. Evol. Res. 38: 175-187.
Scholtz G., 2001. Evolution of developmental patterns in arthropods – the analysis of gene expression and its bearing on morphology and phylogenetics // Zoology 103: 99-111.
Scholtz G., 2002. The Articulata hypothesis – or what is a segment? // Organ. Dev. Evol. 2: 197-215.
Scholtz G., Edgecombe G.D., 2005. Heads. *Hox* and the phylogenetic position of trilobites // Koenemann S., Jenner R. (eds), Crustacea and Arthropod Relationships. Crustacean Issues 16: 139-165.
Scholtz G., Mittmann B., Gerberding M., 1998. The pattern of *Distal-less* expression in the mouthparts of crustaceans, myriapods and insects: new evidence for a gnathobasic mandible and the common origin of Mandibulata // Intern. J. Dev. Biol. 42: 801-810.

Schram F.R., 1986. Crustacea - Oxford: Univ. Press - 606 p.
Schram F.R., Koenemann S., 2001. Developmental genetics and arthropod evolution: pat 1, on leg // Evol. Dev. 3: 343-354.
Schram F.R., Koenemann S., 2004a. Are the Crustaceans Monophyletic? // Cracraft J., Donoghue M.J. (eds.), Assembling the Tree of Life - New York: Oxford University Press - P. 319-329.
Schram F.R., Koenemann S., 2004b. Developmental genetics and arthropod evolution: On body regions of Crustacea // Crustacean Iss. 15: 75-92.
Shubin N., Tabin C., Carroll S., 1997. Fossils, genes and the evolution of animal limbs // Nature 388: 639-648.
Schultz T.W., 1977. Fine structure of ephippium of *Daphnia pulex* (Crustacea, Cladocera) // Trans. Am. Microsc. Soc. 96: 313-321.
Schwenk K., Posada D., Hebert P.D.N., 2000. Molecular systematics of European *Hyalodaphnia*: the role of contemporary hybridization in ancient species // Proc. R. Soc. Lond., B Biol. Sci. 267: 1833-1842.
Schwentner M., Clavier S., Fritsch M., Olesen J., Padhye S., Timms B.V., Richter S., 2012. *Cyclestheria hislopi* (Crustacea: Branchiopoda): A group of morphologically cryptic species with origins in the Cretaceous // Mol. Phylogenet. Evol. 66: 800-810.
Scourfield D.J., 1896. The olfactory setae of the Cladocera // J. Quekett Micr. Club. (Ser. 2) 6: 280-288.
Scourfield D.J., 1899. Winter eggs of a rare water-flea (*Leydigia acanthocercoides*) // J. Quekett Micr. Club. (Ser.2) 7: 171-179.
Scourfield D.J., 1901. Ephippia of *Bosmina* // J. Quekett Micr. Club. (Ser. 2) 8: 51-56.
Scourfield D.J., 1902. The ephippia of the lynceid Entomostraca // J. Quekett Micr. Club. (Ser. 2) 8: 217-244.
Scourfield D.J., 1905. Die sogenannten 'Riechstäbchen' der Cladoceren // Forsch. Ber. biol. Stat. Plön 12: 340-353.
Scourfield D.J., 1926. On a new type of Crustacea from the Old Red Sandstone (Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire) – *Lepidocaris rhyniensis,* gen. et sp. nov. // Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 214: 153-187.
Scourfield D.L., 1930. Some biological problems as illustrated by the Entomostraca // Essex Nat. 23: 2-18.
Scourfield D.J., 1940. Two new nearly complete specimens of young stages of the Devonian fossil crustacean *Lepidocaris rhyniensis* // Proc. Linn. Soc. London 152: 290-298.
Scourfield D.J., 1941. Qn androgynous *Daphnia* pulex from Warley // Essex Nat. 27: 85-89.
Scourfield D.J., 1947. A short-spined *Daphnia* presumably belonging to the '*longispina*' group – *D. ambigua* sp. n. // J. Quekett micr. Club, ser. 4, 2 (3): 127-131.
Scourfield D.J., Harding J.P., 1966. A key to the British freshwater Cladocera. 3rd edition // Freshwat. Brit. Ass., Sci. Publ. 5: 1-55.
Sebestyén O., 1931. Contribution to the biology and morphology of *Leptodora kindtii* (Focke) (Crustacea, Cladocera) // Arb. Ung. Biol. Fosschungsinst., Tihany 1: 1-17.
Sebestyén O., 1949. On the life method of the larva of *Leptodora kindtii* (Focke) (Cladocera, Crustacea) // Acta Biol. Hungar. 1(3): 71-81.
Seidl M.D., Pirow R., Paul R.J., 2002. Water fleas (*Daphnia magna*) provide a separate ventilatory mechanism for their brood // Zoology 105: 15-23.
Sergeev V.N., 1970. Feeding mechanism, feeding behaviour and functional morphology of *Ophryoxus gracilis* G.O. Sars (Macrothricidae, Cladocera) // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 55: 245-279.
Sergeev V.N., 1990a. A new species of *Daphniopsis* (Crustacea: Anomopoda: Daphniidae) from Australian sallt lakes // Hydrobiologia: 190: 1-7.
Sergeev V., 1990b. The ephippial female of a new species of *Daphniopsis* Sars, 1903 (Anomopoda, Daphniidae) from Queensland, Australia // Crustaceana 59: 146-155.
Shan R.K. 1969. Life cycle of a chydorid cladoceran, *Pleuroxus denticulatus* Birge // Hydrobiologia 34 513-523.
Shan R.K., Frey D., 1983. *Pleuroxus denticulatus* and *Pleuroxus procurvus* (Cladocera, Chydoridae) in North America: distribution, experimental hybridization, and the possibility of natural hybridization // Can. J. Zool. 61: 1605-1617.

Shen C.J., Tai A.Y., Chiang S.C., 1966. On the Cladoceran fauna of Hsi-Song-Pang-Na and vicinity, Yunnan province // Acta Zootax. Sin. 3: 29-42.
Shiga Y., Yasumoto R., Yamagata H., Hayashi S., 2002. Evolving role of Antennapedia protein in arthropod limb patterning // Development 129: 3555-3561.
Shuba T., Costa R.R., 1972. Development and growth of *Ceriodaphnia reticulata* embryos // Trans. Amer. Microsc. Soc. 91: 429-435.
Shubin N., Tabin C., Carroll S., 1997. Fossils, genes and the evolution of animal limbs // Nature 388: 639-648.
Shurin J.B., Havel J.E., 2002. Hydrologic connections and overland dispersal in an exotic freshwater crustacean // Biological Invasions 4: 431-439.
Silva-Briano M., 1998. A revision of Macrothricid-like anomopods - Ph.D. Thesis, Ghent University - 388 p.
Silva-Briano M., Dieu N.Q., Dumont H.J., 1999. Redescription of *Macrothrix laticornis* (Jurine, 1820), and description of two new species of the *M. laticornis*-group // Hydrobiologia 403: 39-61.
Sinev A.Y., 1997. Review of the *affinis*-group of *Alona* Baird, 1843, with the description of a new species from Australia (Anomopoda Chydoridae) // Arthropoda Selecta 6(3-4): 47-58.
Sinev A.Y., 1999. *Alona costata* Sars, 1862 versus related palaeotropical species: the first example of close relations between species with a different number of main head pores among Chydoridae (Crustacea: Anomopoda) // Arhropoda Selecta 8(3): 131-148.
Sinev A.Y., 2000. Postembryonal development of male and abnormal sexual individuals of *Alona affinis* (Leydig, 1860) (Anomopoda, Chydoridae) // Hydrobiologia 437: 197-202.
Sinev A.Y., 2001. Distribution and polymorphism of *Alona rectangula* Sars, 1862 (Branchiopoda: Anomopoda: Chydoridae) in Russia and surrounding countries // Arthropoda Selecta 10(2): 83-86.
Sinev A.Y., 2004a. *Armatalona* gen. n. – a new genus of subfamily Aloninae (Anomopoda, Chydoridae), separated from genus *Alona* Baird, 1840 // Hydrobiologia 520: 29-47.
Sinev A.Y., 2004b. *Miralona* gen. n. – a new genus of the subfamily Aloninae (Anomopoda, Chydoridae) from Australia // Hydrobiologia 526: 3-14.
Sinev A.Y., 2004c. Redescription of a South American cladocera, *Alona monacantha* Sars, 1901 (Branchiopoda, Anomopoda, Chydoridae) // Arthropoda Selecta 13(1-2): 7-12.
Sinev A.Y., 2004d. Redescription of two species of the genus *Leydigiopsis* Sars, 1901 (Branchiopoda, Anomopoda, Chydoridae) // Invert. Zool., Moscow 1(1): 75-92.
Sinev A.Y., 2006. *Alona meridionalis* sp.n. - a new species of Chydoridae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda) from South Africa, with transverse lateral head pores // Arthropoda Selecta 15(3): 193-202.
Sinev A.Y., 2008. A new species related to *Alona costata* Sars, 1862 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) from South Africa // Zootaxa 1707: 23-36.
Sinev A.Y., 2009a. Cladocerans of the *Alona affinis* (Leydig, 1860) group from South Africa // Zootaxa 1990: 41-54.
Sinev A.Y., 2009b. Discrimination between two sibling species of *Acroperus* (Baird, 1843) from the Palearctic (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // Zootaxa 2176: 1-21.
Sinev A.Y., 2009c. Notes on morphology and taxonomic status of some North American species of the genus *Alona* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // Fundam. Appl. Limnol. 175: 59-77.
Sinev A.Y., 2011. Redescription of the rheophilous cladocera *Camptocercus vietnamensis* Than, 1980 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // Zootaxa 2934: 53-60.
Sinev A.Y., 2012. *Alona kotovi* sp. nov., a new species of Aloninae (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) from South Vietnam // Zootaxa 3475: 45-54.
Sinev A.Y., Alonso M., Miracle M.R., Sahuquillo M., 2012. The West Mediterranean *Alona azorica* Frenzel & Alonso, 1988 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) is composed of two species // Zootaxa 3276: 51-68.
Sinev A.Y., Alonso M., Sheveleva N.G., 2009. New species of *Alona* from South-East Russia and Mongolia related to *Alona salina* Alonso, 1996 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // Zootaxa 2326: 1-23.
Sinev A.Y., Atroshenko M.M., 2011. Revision of the genus *Alonopsis* Sars, 1862 and its position within Aloninae (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // Zootaxa 2800: 1-17.

Sinev A.Y., Coronel J.C., 2006. A new species of genus *Alona* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) from the Bolivian Andes // Arch. Hydrobiol. Suppl., Monogr. Stud. 151(4): 395-408.
Sinev A.Y., Elmoor-Loureiro L.M.A., 2010. Three new species of chydorid cladocerans of subfamily Aloninae (Branchipoda: Anomopoda: Chydoridae) from Brazil // Zootaxa 2390: 1-25.
Sinev A.Y., Hollwedel W., 2002. *Alona brandorffi* sp n. (Crustacea: Anomopoda: Chydoridae) – a new species from Brazil, related to *A. verrucosa* Sars, 1901 // Hydrobiologia 472: 131-140.
Sinev A.Y., Hollwedel W., 2005. Translocation of *Alona muelleri* Richard, 1897 into the genus *Karualona* Dumont & Silva-Briano, 2000 (Branchiopoda: Anomopoda: Chydoridae) // Arthropoda Selecta 14(2): 93-101.
Sinev A.Y., Kobayashi T., 2012. Redescription of the endemic Australian cladoceran *Alona willisi* (Smirnov, 1989) and its assignment to *Acanthalona* gen. nov. (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // Zootaxa 3390: 43-55.
Sinev A.Y., Kotov A.A., 2000. Redescription of *Alona labrosa* Vasiljeva et Smirnov, 1969 (Chydoridae, Anomopoda, Branchiopoda) // Hydrobiologia 439: 125-139.
Sinev A.Y., Kotov A.A., 2001. Redescription of *Alona setosocaudata* Vasiljeva & Smirnov, 1969 (Anomopoda, Branchiopoda) // Hydrobiologia 452: 47-58.
Sinev A.Y., Kotov A.A., 2012. New and rare Aloninae (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) from Indochina // Zootaxa 3334: 1-28.
Sinev A.Y., Kotov A.A., Van Damme K., 2004. Morphology of a Neotropical cladoceran *Alona dentifera* (Sars, 1901), and its position within the family Chydoridae Stebbing, 1902 (Branchiopoda: Anomopoda) // Arthropoda Selecta 13(3): 99-107.
Sinev A.Y., Nachai S., Sanoamuang L., 2007. Occurence of the Australian cladoceran *Armatalona macrocopa* (Sars, 1894) (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) in Thailand // Invert. Zool., Moscow 4(1): 25-29.
Sinev A.Y., Sanoamuang L., 2007. *Alona siamensis* sp.n., a new species of Cladocera from South-East Asia, related to *Alona dentifera* (Sars, 1901) (Anomopoda: Chydoridae) //Arthropoda Selecta 16(3): 143-150.
Sinev A.Y., Sanoamuang L., 2011. Hormonal induction of males as a method for studying tropical cladocerans: description of males of four chydorid species (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // Zootaxa 2826: 45-56.
Sinev A.Y., Shiel R.J., 2008. Redescription of *Alona macracantha* Smirnov and Timms, 1983 and its assignment to *Maraura* gen. nov. (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // J. Nat. Hist. 42: 2809-2824.
Sinev A.Y., Shiel R.J., 2012. *Extremalona timmsi* gen. nov., sp. nov., a new cladoceran (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) from an acid saline lake in southwest Western Australia // J. Nat. Hist. 46: 2845-2864.
Sinev A.Y., Van Damme K., Kotov A.A., 2005a. Redescription of tropical-temperate cladocerans *Alona diaphana* King, 1853 and *Alona davidi* Richard, 1895 and their translocation to *Leberis* Smirnov, 1989 (Branchiopoda: Anomopoda: Chydoridae) // Arthropoda Selecta 14(3): 183-205.
Sinev A.Y., Van Damme K., Kotov A.A., 2005b. The system of the genus *Alona* – problems and perspectives // VIIth International Symposium on Cladocera, September 3-9, 2005, Herzberg, Switzerland. Abstract Book - P. 44-45.
Sinitshenkova N.D., Zherikhin V.V., 1996. Mesozoic lacustrine biota: extinction and persistence of communities // Paleontol. Zh. 30: 710-715.
Smirnov N.N., 1966. The taxonomic significance of the trunk limbs of the Chydoridae (Cladocera) // Hydrobiologia 27: 337-347.
Smirnov N.N., 1967. On age morphological changes of males of Chydoridae (Cladocera) // Hydrobiologia 30: 555-571.
Smirnov N.N., 1969. Morpho-functional grounds of mode of life of Cladocera. III. Oligomerization in Cladocera // Hydrobiologia 34: 235-242.
Smirnov N.N., 1971. Morpho-functional grounds of mode of life of Cladocera. V. Morphology and adaptive modification of trunk limbs of Anomopoda // Hydrobiologia 37: 317-345.
Smirnov N.N., 1974. Chydoridae. (Fauna of the USSR. Crustacea) - Jerusalem: Keter Publ. House - 644 p.
Smirnov N.N., 1992a. Mesozoic Anomopoda (Crustacea) from Mongolia // Zool. J. Linn. Soc. 104: 97-116.

Smirnov N.N., 1992b. The Macrothricidae of the world // Dumont H.J. (ed.), Guides to the identification of the microinvertebrates of the Continental Waters of the world 1 - Amsterdam: SPB Acad. Publ. - 143 p.
Smirnov N.N., 1994. A new interesting species of Aloninae from western Australia (Crustacea Cladocera Chydoridae) // Arthropoda Selecta 3(3-4): 3-6.
Smirnov N.N., 1995. Check-list of the Australian Cladocera (Crustacea) // Arthropoda Selecta 4(1): 3-6.
Smirnov N.N., 1996a. Cladocera: the Chydorinae and Sayciinae (Chydoridae) of the world // Dumont H.J. (ed.), Guides to the identification of the microinvertebrates of the Continental Waters of the world 11 - Amsterdam: SPB Acad. - 197 p.
Smirnov N.N., 1996b. New or rare species of the Chydoridae (Cladocera, Anomopoda) // Arthropoda Selecta 5(3-4): 3-17.
Smirnov N.N., 1998. A revision of the genus *Camptocercus* (Anomopoda, Chydoridae, Aloninae) // Hydrobiologia 386: 63-83.
Smirnov N.N., 1999a. Morpho-functional grounds of life mode of "Cladocera". IX. The use of the swimming antennae in crawling over substrates // Arthropoda Selecta 8(1): 31-34.
Smirnov N.N., 1999b. Morpho-functional grounds of life mode of "Cladocera". X. Specializaed "Cladocera" (Phyllopoda: Crustacea) as victims of morphological radiation //Arthropoda Selecta 8(1): 35-41.
Smirnov N.N., 1999c. The complex of crustacean remains in sediments of Lake Sevan, Armenia // Arthropoda Selecta 8: 73-77.
Smirnov N.N., 2001a. Morpho-functional grounds of life mode of "Cladocera". XI. On comparative morphology of antenna in Anomopoda (Phyllopoda: Crustacea) // Arthropoda Selecta 10(3): 181-184.
Smirnov N.N., 2001b. Recent changes and improvements in Aloninae taxonomy (Branchiopoda: Anomopoda: Chydoridae) // Arthropoda Selecta 10(1): 1-4.
Smirnov N.N., 2007. *Pleuroxus*-like chydorids (Crustacea: Anomopoda) from South Africa, with the description of *Dumontiellus africanus* gen. n., sp. n. // Hydrobiologia 575: 433-439.
Smirnov N.N., 2008. Check-list of the South-African Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) // Zootaxa 1788: 47-56.
Smirnov N.N., 2011. Application fields of investigation of subfossil remains and living freshwater fauna // Inland Wat. Biol. 4(4): 405-407.
Smirnov N.N., 2013. Physiology of the Cladocera - London etc.: Academic Press - 352 p.
Smirnov N.N., Elías-Gutiérrez M.A., 2011. Biocenotic characteristics of some Yucatan lentic water bodies based on invertebrate remains in sediments // Inland Wat. Biol. 4(2): 211–217.
Smirnov N.N., Kotov A.A. 2009. Morphological radiation with reference to the carapace valves of the Anomopoda (Crustacea: Cladocera) // Internat. Rev. Hydrobiol. 94: 580-594.
Smirnov N.N., Kotov, A.A., 2010. The morphological radiation of setae of the Cladocera (Crustacea) and their potential for morphogenesis // Internat. Rev. Hydrobiol. 95: 482-519.
Smirnov N.N., Kotov A.A., Coronel J., 2006. Partial revision of the *aduncus*-like species of *Pleuroxus* Baird, 1843 (Chydoridae, Cladocera) from the Southern Hemisphere with comments of subgeneric differentiation within the genus // J. Nat. Hist. 40: 1617-1639.
Smirnov N.N., Timms B.V., 1983. A revision of the Australian Cladocera (Crustacea) // Rec. Austr. Mus., Suppl. 1: 1-132.
Snell T.W., Morris P.D., 1993. Sexual communication in copepods and rotifers // Hydrobiologia 255-256: 109-116.
Sobral O., Chastinet C., Nogueira A., Soares A.M.V.M., Goncalves F., Ribeiro R., 2001. In vitro development of parthenogenetic eggs: A fast ecotoxicity test with *Daphnia magna*? // Ecotox. Env. Saf. 50: 174.
Sousa F.D.R., Elmoor-Loureiro L.M.A., Souza M.B.G., 2011. Occurrence of abnormalities on labral keel of *Coronatella monacantha* (Cladocera, Anomopoda, Chydoridae) in a population from Ceará, Brazil // Braz. J. Biol. 71: 797-798.
Spears T., Abele L.G., 2000. Branchiopod monophyly and interordinal phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA // J. Crust. Biol. 20: 1-24.
Sprules W.G., Carter J.C.H., Ramcharan C.W., 1984. Phenotypic association in the Bosminidae (Cladocera): Zoogeographic patterns // Limnol. Oceanogr. 29: 161-169.

Šrámek-Hušek R., Strašcraba M., Brtek J., 1962. Lupenonožci-Branchiopoda - Fauna ČSSR, Praha 16: 1-472.
Starkweather P.L., 1978. Diel variation in feeding behavior of *Daphnia pulex*: Influences of food density and nutritional history on mandibular activity // Limnol. Oceanogr. 23: 307-317.
Stenderup J.T., Olesen J., Glenner H., 2006. Molecular phylogeny of the Branchiopoda (Crustacea) - Multiple approaches suggest a 'diplostracan' ancestry of the Notostraca // Mol. Phyl. Evol. 41: 182-194.
Štifter P., 1988. Two new species of the genus *Ilyocryptus* (Cladocera, Crustacea) confused with *I. sordidus* Lievin // Vest. česk. Společ. Zool. 52: 290-301.
Stingelin T., 1913. Cladoceren aus den Gebirge von Kolumbien // Mém. Soc. neuchâteloise Sci. nat. 5: 600-638.
Storch O., 1922. Der Fangapparat der Daphnien fur Nannoplankton // Verh. Dt. zool. Ges. Wurzburg 27: 61-63.
Storch O., 1924. Morphologie und Physiologie des Fangapparates der Daphniden // Ergebn. Zool. 61: 125-234.
Storch O., 1924-1925. Die Phyllopoden-Fangapparat // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 12: 369-391, 13: 78-93.
Storch O., 1925. Cladocera, Wasserflöhe // Schulze P.(ed.), Biologie der Tiere Deutschlands 15(14): 23-102.
Straus E.J., 1819-1820. Memoire sur les *Daphnia* de la classe des Crustaces // Mem. Mus. Hist. Nat. Paris 5: 380-425, 6: 149-162.
Sun X., Yang Q., 2006. A molecular papaeobiological analysis of morphological evolution in the Branchiopoda (Crustacea) // Abstracts 2nd Internat. Palaeontol. Cong., June 17-21, 2006, Beijing, China. P. 54-55.
Sun X., Xia X., Yang Q., 2011. Phylogeny of Conchostraca (Crustacea: Branchiopoda) based on 28S rDNA and partial 16S rDNA sequences // Acta Micropalaeontol. Sin. 28: 370-380.
Suno-uchi N., Sasaki F., Chiba S., Kawata M., 1997. Morphological stasis and phylogenetic relationships in Tadpole shrimps, *Triops* (Crustacea: Notostraca) // Biol. J. Linn. Soc. 61: 439-457.
Swaffar S.M., O'Brien W. J., 1996. Spines of *Daphnia lumholtzi* create feeding difficulties for juvenile bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) // J. Plankt. Res. 18: 1055-1061.
Swain T.D., Taylor D.J., 2003. Structural rRNA characters support monophyly of raptorial limbs and paraphyly of limb specialization in water fleas // Proc. Roy. Soc. London, B 270: 887-896.
Swammerdam J., 1669. Historia Insectorum Generalis, ofte Algemeene Verhandeling der Bloedeloose Dierkens - Utrecht: Meinardus van Dreunen - 216 p.
Swofford D.L., 2000. PAUP: Phylogenetic analysis using Parsimony and other methods. Computer programm - Champaign: Illinois State Natural History Survey.
Tasch P., 1964. Conchostracan trails in bottom clay muds and on turbid water surfaces // Trans. Kansas Acad. Sci. 67: 126-128.
Tasch P., 1969. Evolution of the Branchiopoda. Phylogeny and evolution of Crustacea // Mus. Compar. Zool., Spec. Publ., 1963: 145-157.
Tasch P., Jones P.J., 1979. Carboniferous, Permian and Triassic conchostracans of Australia: three new studies // Bureau Mineral Res., Geol. Geophys., Bull. 185: 1-47.
Taylor D.J., Crease T.J., Brown W.M., 1999. Phylogenetic evidence for a single long-lived clade of crustacean cyclic parth enogens and its implications far the evolution of sex // Proc. Roy. Soc. London, B 266: 791-797.
Taylor D.J., Hebert P.D.N., Colbourne J.K., 1996. Phylogenetics and evolution of the *Daphnia longispina* group (Crustacea) based on 12S rDNA sequence and allozyme variation // Mol. Phyl. Evol. 5: 495-510.
Taylor D.J., Ishikane C.R., Haney R.A., 2002. The systematics of Holarctic bosminids and a revision that reconciles molecular and morphological evolution // Limnol. Oceanogr. 47: 1486-1495.
Telford M.J., Thomas R.H., 1998. Expression of homeobox genes shows chelicerate arthropods retain their deutocerebral segment // Proc. Natl. Acad. Sci. USA 95: 10671–10675.
Thiéry A., 1987. Les crustaces branchiopodes Anostraca, Notostraca et Conchostraca des milieux limnique temporaires (Dayas) au Maroc, Taxonomie, Biogeographie, Ecologie. These - Marseille: Univ. d'Aix-Marseille - 405 p.
Thiéry A., 1996. Branchiopodes I. Ordres des Anostracés, Notostracés, Spinicaudata et Laevicaudata // Grassé P.-P. (ed), Crustacés, Fascicule 2 - Paris: Masson - P. 287-351.

Thiéry A., Brtek J., Gasc C., 1995. Cyst morphology of European branchiopods (Crustacea: Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata) // Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4 ser. 17: 107-139.
Thomas M.P., 1963. Notes on the presence of *Sida crystallina* in the plankton and the origin of the freshwater plankton // Arch. Hydrobiol. 59: 103-109.
Tokishita S., Kato Y., Kobayashi T., Nakamura S., Ohta T., Yamagata H., 2006. Organization and repression by juvenile hormone of a vitellogenin gene cluster in the crustacean, *Daphnia magna* // Biochem. Biophysical Res. Comm. 345: 362-370.
Tollrian R., 1991. Some aspects in the costs of cyclomorphosis in *Daphnia cucullata* // Verh. Int. Verein. Limnol. 24: 2802-2803.
Tollrian R., 1993. Neckteeth formation in *Daphnia pulex* as an example of continuous phenotypic plasticity: Morphological effects of *Chaoborus* kairomone concentration and their quantification // J. Plankt. Res. 15: 1309-1318
Tollrian R., 1994. Fish-kairomone induced morphological changes in *Daphnia lumholtzi* (Sars) // Arch. Hydrobiol. 130: 69-75.
Tollrian R., Harvell C.D., 1999. The ecology and evolution of inducible defences - Princeton: Princeton Univ. Press - 383 p.
Tollrian R., Leese F., 2010. Ecological genomics: steps towards unraveling the genetic basis of inducible defenses in *Daphnia* // BMC Biol. 8: 51.
Trewin N.H., 2004. History of research on the geology and palaeontology of the Rhynie area, Aberdeenshire, Scotland // Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Earth Sci. 94: 285-297.
Triebel E., 1941. Zur Morphologie und Ökologie der fossilen Ostracoden. Mit Bescheibung einiger neuer Gattungen und Arten // Senckenbergiana 23(4-6): 294-400.
Tyson G.E., Sullivan M.L., 1981. A scanning electron microscopic study of the molar surfaces of mandibles of the brine shrimp (Cl.Branchiopoda: O.Anostraca) // J. Morph. 170: 239-251.
Uéno M., 1937. Order Branchiopoda (Class Crustacea) // Fauna Nipponica 9(1): 1-135.
Uéno M., 1968. Lateral head pores and other characteristics of *Bosmina fatalis* Burckhardt // Annot. Zool. Japan. 41: 159-162.
Understanding Evolution, 2013. http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/0_0_0/ constraint_03.
Usai M.C., Margaritora F.G., 1987. Further systematic and ecological data on Italian populations of *Macrothrix hirsuticornis* Norman and Brady (Crustacea, Cladocera) // Boll. Zool. 54: 35-39.
Van Damme K., 2010. A revision of the genus *Alona* Baird, 1843 (Crustacea: Branchiopoda: Anomopoda). Ph. D. Thesis - Ghent: Univ. Ghent - 506 p.
Van Damme K., Brancelj A., Dumont H.J., 2009. Adaptations to the hyporheic in Aloninae (Crustacea: Cladocera): allocation of *Alona protzi* Hartwig, 1900 and related species to *Phreatalona* gen. nov. // Hydrobiologia 618: 1-34.
Van Damme K., Chiambeng G., Maiphae S., Dumont H.J., 2003. New species in the rheophilous genus *Nicsmirnovius* Chiambeng & Dumont, 1999 (Branchiopoda: Anomopoda: Chydoridae) and reassignment of *Alona eximia* Kiser, 1948 and *Alonella fitzpatricki* Chien, 1970 // Hydrobiologia 499: 25-49.
Van Damme K., Dumont H., 2006. Sex in a cyclical parthenogen: mating behaviour of *Chydorus sphaericus* (Crustacea; Branchiopoda; Anomopoda) // Freshwat. Biol. 51: 2334-2346.
Van Damme K., Dumont H.J., 2007. Limb morphology of the carnivorous anomopods *Anchistropus emarginatus* Sars, 1862 and *Pseudochydorus globosus* (Baird, 1843) (Crustacea: Branchiopoda: Anomopoda) // Annls. Limnol. 43: 271-284.
Van Damme K., Dumont H.J., 2008a. A new species of *Moina* Baird, 1950 (Crustacea : Anomopoda) from Socotra Island, Yemen // Zootaxa 1721: 24-34.
Van Damme K., Dumont H.J., 2008b. Corrections and additions to the Dumontiidae Santos-Flores & Dodson, 2003 (Crustacea: Branchiopoda: Anomopoda), and implications for anomopod phylogeny // Hydrobiologia 598: 399–401.
Van Damme K., Dumont H.J., 2008c. Further division of *Alona* Baird, 1843: separation and position of *Coronatella* Dybowski & Grochowski and *Ovalona* gen.n. (Crustacea: Cladocera) // Zootaxa 1960: 1-44.
Van Damme K., Dumont H.J., 2008d. The 'true' genus *Alona* Baird, 1843 (Crustacea: Cladocera: Anomopoda): position of the *A. quadrangularis*-group and description of a new species from the Democratic Republic of Congo // Zootaxa 1943: 1-25.

Van Damme K., Dumont H.J., 2009. Notes on chydorid endemism in continental Africa: *Matralona* gen. n., a monotypic Alonine from the Fouta Djalon Plateau (Guinea, West Africa) (Crustacea: Cladocera: Anomopoda) // Zootaxa 2051: 26-40.

Van Damme K., Dumont H.J., 2010. Cladocera of the Lençóis Maranhenses (NE - Brazil): faunal composition and a reappraisal of Sars' Method // Braz. J. Biol. 70(3, suppl.): 755-779.

Van Damme, K., Elías-Gutiérrez, M. & Dumont, H.J., 2011. Three rare European "*Alona*" taxa (Branchiopoda: Cladocera: Chydoridae), with notes on distribution and taxonomy // Annls Limnol. 47: 45-63.

Van Damme K., Eggermont H., 2011. The Afromontane Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of the Rwenzori (Uganda - D. R. Congo): taxonomy, ecology and biogeography // Hydrobiologia 676: 57-100.

Van Damme K., Kotov A.A., Dumont H.J., 2005. Redescription of *Leydigia parva* Daday, 1905 and assignment to *Parvalona* gen. nov. (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // J. Nat. Hist. 39: 2125-2136.

Van Damme K., Kotov A.A., Dumont H.J., 2010. A checklist of names in *Alona* Baird 1843 (Crustacea: Cladocera: Chydoridae) and their current status: an analysis of the taxonomy of a lump genus // Zootaxa 2330: 1-63.

Van Damme K., Shiel R.J., Dumont H.J., 2007a. *Notothrix halsei* gen. n., sp. n., representative of a new family of freshwater cladocerans (Branchiopoda, Anomopoda) from SW Australia, with a discussion of ancestral traits and a preliminary molecular phylogeny of the order // Zool. Scr. 36: 465-487.

Van Damme K., Shiel R.J., Dumont H.J., 2007b. Corrigendum. Gondwanotrichidae nom. nov. pro Nototrichidae Van Damme, Shiel & Dumont, 2007 // Zool. Scr. 36: 623.

Van Damme K., Sinev A.Y., 2011. A new genus of cave-dwelling microcrustaceans from the Dinaric Region (south-east Europe): adaptations of true stygobitic Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) // Zool. J. Linn. Soc. 161: 31–52.

Van Damme K., Sinev A.Y., Dumont H.J., 2011. Separation of *Anthalona* gen.n. from *Alona* Baird, 1843 (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda): morphology and evolution of scraping stenothermic alonines // Zootaxa 2875: 1–64.

Vanderkerkhove J., 2004. Uncovering hidden biodiversity: the popentials of using zooplankton egg banks. Ph.D. Thesis - Leuven: Katholieke Universiteit Leuven - 174 p.

Van Leeuwen C.H.A., Van der Velde G., Van Groenendael J.M., Klaassen M., 2012. Gut travellers: internal dispersal of aquatic organisms by waterfowl // J. Biogeogr. 39: 2031-2040.

Vannier J., Thiery A., Racheboeuf P.R., 2003. Spinicaudatans and ostracods (Crustacea) from the Montceau lagerstatte (Late Carboniferous, France): Morphology and palaeoenvironmental significance // Palaeontology 46: 999-1030.

Vanschoenwinkel B., Waterkeyn A., Nhiwatiwa T., Pinceel T., Spooren E., Geerts A., Clegg B., Brendonck L., 2011. Passive external transport of freshwater invertebrates by elephant and other mud-wallowing mammals in an African savannah habitat // Freshwat. Biol. 56: 1606-1619.

Vávra W., 1900. Süsswasser-Cladoceren // Ergeb. Hamburger magal. Sam. 1892/93. II Band. Arthropoden. Hamburg: 1-25.

Velu C.S., Munuswamy N., 2006. Scanning electron microscope study of the development of mandibular structure and the molar surface morphology of *Branchinella maduraiensis* and *Streptocephalus dichotomus* (Crustacea, Anostraca) // Can. J. Zool. 84: 1248-1262.

Venkataraman K., 1990a. Life-history studies on some Cladocera under laboratory conditions // J. Andaman Sci. Assoc. 6: 127-132.

Venkataraman K., 1990b. SEM in cladoceran taxonomy // Taxonomy in Environment and Biology, Calcutta - P. 165-175.

Vergilino R., Belzile C., Dufresne F., 2009. Genome size evolution and polyploidy in the *Daphnia pulex* complex (Cladocera: Daphniidae) // Biol. J. Linn. Soc. 97: 68-79.

Vollmer C., 1912. Zur Entwicklung der Cladoceren aus dem Dauerei // Z. wiss. Zool. 102: 646-700.

Wagler E., 1923a. Ueber die sogenannte Temporalvariation der Cladoceren // Verh. Dtsch. Zool. Ges. 28: 55-57.

Wagler, E., 1923b. Über die Systematic, die geographische Verbreitung und die Abhängigkeit der *Daphnia cucullata* Sars von physikalischen und chemischen Einflüssen des Milieus // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrograph. 11: 41-88.

Wagler E., 1927. Branchiopoda. Phyllopoda=Kiemenfuesser // Kukenthal W. (ed.), Handbuch der Zoologie 3 (1): 305-398.
Wagler E., 1937. Klasse: Crustacea, Krebstiere // Die Tierwelt Mitteleuropas II (2a): 1-224.
Wake D.B., 1991. Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations? // Amer. Natur. 138: 543–567.
Walossek D., 1993 The upper Cambrian *Rechbachiella* and the phylogeny of the Branchiopoda and Crustacea // Fossils and Strata 32: 1-202.
Walossek D., 1995. The upper Cambrian *Rechbachiella*, its larval development, morphology and significance for the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea // Hydrobiologia 298: 1-13.
Waloszek D., Maas A., 2005. The evolutionary history of crustacean segmentation – a fossil-based perspective // Evol. Dev. 7: 515-527.
Walossek D., Müller K.J., 1997. Cambrian 'Orsten'-type arthropods and the phylogeny of Crustacea // Fortey R.A., Thomas R.H. (eds) Arthropod Relationships - London: Chapman & Hall - P. 139-153.
Walossek, D., Müller, K.J., 1998. Early arthropod phylogeny in light of the Cambrian "Orsten" fossils // Edgecombe G.D. (Ed.), Arthropod Fossils and Phylogeny - New York: Columbia Univ. Press - P. 185-232.
Waloszek D., Chen J.-Y., Maas A., Wang X.-G., 2005. Early Cambrian Arthropods - New Insights into Arthropod Head and Structural Evolution // Arth. Struct. Dev. 34: 189-205.
Waloszek D., Maas A., Junyuan Chen, Stein M., 2007. Evolution of cephalic feeding structures and the phylogeny of Arthropoda // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 254: 273-287.
Watts E., Petri M., 1981. A scanning electron microscope study of the thoracic appendages of *Daphnia magna* Straus // J. Nat. Hist. 15: 463-473.
Weddle C.B., Steiger S., Hamaker C.G., Ower G.D., Mitchell C., Sakaluk S.K., Hunt J., 2013. Cuticular hydrocarbons as a basis for chemosensory self-referencing in crickets: a potentially universal mechanism facilitating polyandry in insects // Ecol. Lett., published online: 21 DEC 2012. DOI: 10.1111/ele.12046
Weeks S.C., Marquette C.L., Latsch E., 2004. Barriers to outcrossing success in the primarily self fertilizing clam shrimp, *Eulimnadia texana* (Crustacea, Branchiopoda) // Invert. Biol. 123: 146-55.
Weeks S.C., Chapman E.G., Rogers D.C., Senyo D.M., Hoeh W.R., 2009. Evolutionary transitions among dioecy, androdioecy and hermaphroditism in limnadiid clam shrimp (Branchiopoda: Spinicaudata) // J. Evol. Biol. 22: 1781-1799.
Weider L.J., 1987. Life history variation among low-arctic clones of obligately parthenogenetic *Daphnia pulex*: a diploid-poliploid complex // Oecologia 73: 251-256.
Weigold H., 1911. Biologische Studien an Lyncodaphniden und Chydoriden I. Die Lyncodaphniden und Chydoriden des Konigreichs Sachsen. A. Studien über Systematik, Variation und Biologie // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr., Suppl. 3: 1-118.
Weismann A., 1874. Über Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina* // Z. wiss. Zool. 24: 349-418.
Weismann A., 1876-1879. Beitrage zur Naturgeschichte der Daphnoiden // Z. wiss. Zool. 27-33: 1-486.
Werner F., 1923. Die Veranderung der Schalenform und der Zellenaufbau bei *Scapholeberis mucronata* O.F. Müller // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 11: 517-536.
Werner F., 1924. Variationsanalytische Untersuchungen an Chydoriden. Versuch einer quantitativen Morphologie der Cladoceren-Schale // Z. morph. Ökol. Tiere 2: 58-188.
Werner C.F., 1927. Wachstum und Formentwicklung der Cladocere *Macrothrix rosea* // Wilhelm Roux' Arch. Entwick. Organism. 109: 241-252.
Wesenberg-Lund C., 1900. Von dem Abhangikgkeitsverhaltniss zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süsswassers // Biol. Zbl. 18-20: 606-619, 644-656.
Wiggins G.B., Mackay R.J., Smith I.M. 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools // Arch. Hydrobiol., Suppl. 58: 97-206.
Wilhelm F.M., Hardie A.K., McNaught A.S., Claire S.L., 1998. Large suprabenthic *Daphnia middendorffiana* from an alpine lake in the Canadian Rocky Mountains // Can. Field Natur. 112: 419-424.
Williams T.A., 1998. Distalless expression in crustaceans and the patterning of branched limbs // Dev. Genes Evol. 207: 427-434.
Williams T.A., 2007. Structure and development of setae on the thoracic limbs of the anostracan crustacean, *Thamnocephalus platyurus* // Arth. Struct. Devel. 36: 63-76.

Wills M.A., 1997. A phylogeny of recent Crustacea derived from morphological characters // Fortey R., Thomas R. (eds), Arthropod Relationships - New York: Chapman & Hall - P. 189-209
Wingstrand K.G., 1978. Comparative spermatology of the Crustacea Entomostraca // Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk. 22: 1-68.
Winsor G.L., Innes D.J., 2002. Sexual reproduction in *Daphnia pulex* (Crustacea: Cladocera): observations on male mating behaviour and avoidance of inbreeding // Freshwat. Biol. 47: 441-450.
Wolfe J.M., Hegna T.A., 2013. Testing the phylogenetic position of Cambrian pancrustacean larval fossils by coding ontogenetic stages // Cladistics, published online, DOI: 10.1111/cla.12051.
Wolff C., 2010. The embryonic development of the malacostracan crustacean *Porcellio scaber* (Isopoda, Oniscidea) // Dev. Genes Evol. 19: 545-564.
Wolff M., 1904. Studien über Kutickulargenese und -Struktur und ihre Beziehungen zur Physiologie der Matrix. I. Das Ephippium von *Daphnia pulex* // Biol. Centralbl. 24: 644-650, 697-722, 761-767.
Wolff M., 1905. Die Ephippium von *Daphnia pulex* // Forsch. Biol. Stat. Plön 12: 303-315.
Wolken J.J., Gallik G.J., 1965. Compound eye of a Crustacean *Leptodora kindtii* // J. Cell Biol. 26: 968-973.
Woltereck R., 1913. Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogennten „Schwebefortsätze" pelagischer Cladoceren // Zoologica 26: 475-550.
Woltereck R., 1920. Variation und Artbildung. Analytische und experimentelle Untersuchungen an pelagischen Daphniden und anderen Cladoceren // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 9: 1-152.
Womack T., Slater B.J., Stevens L.G., Anderson L.I., Anderson L.I., Hilton J., 2012. First cladoceran fossils from the Carboniferous: Palaeoenvironmental and evolutionary implications // PALAEO 344-345: 39-48.
Wotzel R., 1937. Zur Entwicklung des Sommereies von *Daphnia pulex* // Zool. Jb. Anat. Ont. 63: 455-470.
Wright M.C., 1920. *Limnestheria*: A New Conchostracan Genus from the Kilkenny Coal-Measures // Proc. Roy. Irish Acad., B 35 (10) 187-204.
Lai X.R., 1990. Fossil cladoceran ephippia from the Cretaceous of the Songliao Basin, Northeast China // Acta Micropalaeontol. Sin. 71: 77-81.
Xu L., Han B.P., Van Damme K., Vierstraete A., Vanfleteren J.R., Dumont H.J., 2010. Biogeography and evolution of the Holarctic zooplankton genus *Leptodora* (Crustacea: Branchiopoda: Haplopoda) // J. Biogeogr. 38: 359–370.
Xu S., Hebert P.D.N., Kotov A.A., Cristescu M.E, 2009. The non-cosmopolitanism paradigm of freshwater zooplankton: insights from the global phylogeography of the predatory cladoceran *Polyphemus pediculus* (Crustacea, Onychopoda) // Mol. Ecol. 18: 5161-5179.
Shen Y.B., Huang D.Y., 2008. Extant clam shrimp egg morphology: Taxonomy and comparison with other fossil branchiopod eggs // J. Crust. Biol. 28: 352-360.
Yashima M.N., Baldochi A., Rocha O., 2011. Life cycle of *Cyclestheria hislopi* (Baird, 1859) (Crustacea, Branchiopoda) // Braz. J. Biol. 71: 481-486.
Yixin S. 1995. Discovery of resting egg fossils of Cladocera in Anjihai River Formation, Kuitun river section, Jungar Basin and its geological significance // Acta Micropalaeontol. Sin. 12: 63-66.
Young S., Taylor V.A., 1990. Swimming tracks in swarms of two cladoceran species // Anim. Behav. 39: 10-16.
Zaffagnini F., 1987. Reproduction in *Daphnia* // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 45: 245-284.
Zaret T.M., 1972. Predators, invisible prey and the nature of polymorphism in the Cladocera (Class Crustacea) // Limnol. Oceanogr. 17: 171-184.
Zaret T.M., Kerfoot W.C., 1975. Fish predation on *Bosmina longirostris* visibility selection versus body-size selection // Ecology 56: 232-237.
Zaret R.E., Kerfoot W.C., 1980. The shape and swimming technique of *Bosmina longirostris* // Limnol. Oceanogr. 25: 126-133.
Zuykova E.I., Bochkarev N.A., Katokhin A.V., 2012. Identification of the *Daphnia* species (Crustacea: Cladocera) in the lakes of the Ob and Yenisei River basins: morphological and molecular phylogenetic approaches // Hydrobiologia 715: 135-150
Zwack A., 1905. Der feinere Bau und die Bildung des Ephippiums von *Daphnia hyalina* Leydig // Z. wiss. Zool. 79: 548-573.
Zwack A., 1907. Das Ephippium von *Simocephalus vetulus* Schoedler // Z. wiss. Zool. 86: 304-309.

Глоссарий

Ниже приведены преимущественно концептуальные термины и названия крупных морфологических структур (см. частную терминологию применительно к морфологии Cladocera в основном тексте книги). Я искренне прошу извинения перед читателями за то, что в некоторых случаях так и не смог избежать применения наукообразной терминологии вместо человеческого языка. Кладистические термины помечены аббревиатурой КЛ, термины эволюционно-морфологической систематики – ЭМ.

Абиотический фактор. Фактор неживой природы.

Абдоминальный. Относящийся к абдомену (брюшку), одной из тагм Arthropoda.

Адаптация (биологическая). Приспособление организма к внешним условиям в процессе эволюции.

Анаморфоз. Тип развития, при котором у вышедшей из яйца личинки имеется зона роста, за счет которой число сегментов продолжает увеличиваться (Иванова-Казас, 1979).

Акрон. Головная лопасть Arthropoda, передняя несегментированная часть тела, якобы гомологичная простомиуму Polychaeta.

Антропоцентризм. Изначальная установка на то, что человек – есть центр Вселенной, и оценивать мир надо с точки зрения человеческой логики, ценностей, и т.д.

Анцестральный (ЭМ). Предковый.

Апикальный. Расположенный на верхушке, дистальном конце.

Апоморфный признак (КЛ). Признак, характеризующий только данную группу и отсутствующий в других группах. По сути, примерно соответствует продвинутому признаку в ЭМ, но употребление терминов в последней и КЛ может существенно различаться.

Архаичный (ЭМ). Устаревший, несущий черты старины.

Архетип (ЭМ). Термин введен Филоном Александрийским (ок. 20 г до н.э. – ок. 40 г. н.э.), который понимал его как прообраз, идею, нечто противоположное материи (Любарский, 1996). Совокупность существенных признаков таксона. Я отношу себя к исследователям, для которых архетип таксона идентичен плану строения.

Аутапоморфный признак (КЛ). Уникальный апоморфный признак единственного таксона (терминальной группы), бесполезный для группировки с другими таксонами.

Базальная группа (ЭМ). Группа организмов, отделившаяся от основного ствола филогенетического дерева раньше других групп.

Базиподит. Дистальный членик протоподита конечности Arthropoda.

Базальный. Находящийся при основании, синоним проксимального.

Бентос. Совокупность организмов, обитающих на дне водоема и в грунте.

Биотический фактор. Фактор, связанный с деятельностью живых организмов.

Бутстреп-тест (КЛ). Тестирование методом размножения выборок, "многократное случайное перераспределение исследуемых данных" (Павлинов, 2005). Вообще, такой метод применяется не только в кладистике. См. подробные объяснения принципов работы в кладистической литературе. Данный метод позволяет понять, насколько хорошо поддержано статистически выделение той или иной клады на филогенетическом дереве.

Вентральный. Брюшной.

Ветвистоусые ракообразные. См. Cladocera.

Внешняя группа (КЛ). Ближайшая группа к анализируемой кладистическими методами группе, признаки которой принимаются как плезиоморфные для анализируемой группы. С точки зрения ЭМ это утверждение далеко не бесспорно. См. сестринская группа.

Возраст (у членистоногих). Часть жизненного цикла Arthropoda между двумя последующими линьками.

Вооружение. Не имеет отношения к оружию, традиционно употребляется в биологической литературе в значении оснащения той или иной части тела.

Вторичный половой признак. Признак структур, не участвующих непосредственно в процессе размножения, однако, отличающих особи разного пола.

Выведение (в эволюционном смысле) (ЭМ). Умозрительный переход от одного плана строения к другому.

Гамогенетический. Размножающийся половым путем, но не партеногенезом.

Ганглий. Нервный узел, скопление нервных клеток.

Геометрическая морфометрия. Совокупность количественных и основанных на них графических методов, позволяющих сравнивать объекты по их форме, исключая различия в размерах.

Гипотетический предок. Схематически реконструированный общий предок некой группы, из которого выводятся все подгруппы. Применительно к планам строения, некий исходный план строения группы, из которого выводятся планы строения подгрупп.

Голотип. Единственный экземпляр, выбранный автором таксона при установлении вида как типичный. Правила установления регулируются в зоологии Международным Кодексом Зоологической Номенклатуры (ICZN, 2000).

Гомеобоксные гены. Семейство генов, контролирующих самые ранние этапы развития живых организмов, в том числе, сегментацию Arthropoda.

Гомологизация. В биологии, установление гомологий, нахождение соответствий между различными частями организмов.

Гомологизация вертикальная. Нахождение соответствия между аналогичными органами разных организмов.

Гомологизация горизонтальная. Нахождения соответствий между разными частями тела (в основном, конечностями) одной особи при принятии допущения об их происхождении от единого плана строения.

Гомология. Соответствие частей сравниваемых объектов.

Гонопор. Отверстие, которым открывается во внешнюю среду проток половой системы самки или самца многоклеточного животного.

“Дафнидная” ветвь. Группа семейств Daphniidae – Moinidae, объединенная в данной книге в подотряд Aradopoda subord. nov.

Двуветвистая конечность. Исходный план строения конечности Arthropoda, протоподит из двух члеников (проксимального коксоподита и дистального базиподита), несущий две ветви – внешнюю (экзоподит) и внутреннюю (эндоподит).

Дериват. Производное.

Диагноз (таксона). Список существенных признаков, которые отличают его от других таксонов.

Диверсификация. “Расширение ассортимента”, увеличение разнообразия группы.

Дискретный. Прерывистый, состоящий из отдельных, четко отграниченных частей.

Дистальный. Расположенный дальше от центра.

Дифференциация. Проявление и усиление различий. В эмбриологии – ранний этап появления органа.

Дихотомия. Деление надвое.

Дорсальный. Спинной.

Естественная группа (ЭМ). Соответствующая естественной системе таксонов. Для кладистики это всегда означает монофилию. Эволюционная систематика принимает и парафилетические таксоны как естественные. Однако полифилетические группы естественными не считает никто.

Индекс консистентности дерева (КЛ). Нумерический показатель статистической достоверности филогенетического дерева или его части.

Интерстициаль. Пространство между песчинками, среда обитания особой экологической группы организмов.

Карцинологический анализ (донных отложений). Послойный качественный и количественный анализ остатков ракообразных в донных отложениях с целью реконструкции истории экосистем водоемов.

Каудальный. Хвостовой.

Классическое исследование. Являющееся общепризнанным вкладом в мировую науку.

Клада (КЛ). См. Монофилетическая группа.

Кладистика. Направление филогенетической систематики, основанное Вилли Геннигом (1913-1976) и доминирующее на Западе, но зачастую подвергающееся резкой критике со стороны ЭМ систематиков. См. специальную литературу для дальнейших объяснений (Расницын, 2002, 2005; Павлинов, 2005).

Кладограмма (КЛ). "Одна из частных трактовок филогенетического дерева" (Павлинов, 2005). Дерево, построенное кладистическими методами и отражающее только порядок ветвления таксонов.

Коксоподит. Проксимальный членик протоподита конечности Arthropoda.

Конвергенция. Схождение признаков в процессе эволюции отдаленных групп (например, форма тела кита и рыбы).

Конечность. Парный придаток тела животного.

Консенсусное дерево (КЛ). Консенсус – способ принятия решений при отсутствии принципиальных возражений у большинства заинтересованных лиц. Консенсусное дерево – таковое, наилучшим образом согласованное с несколькими филогенетическими деревьями в случае, если анализ привел к ситуации, когда возможно несколько деревьев, одинаково хороших по формальным статистическим показателям. Существуют различные алгоритмы построения консенсусных деревьев (см. специальную кладистическую литературу).

Конструктивно-морфологический подход (ЭМ). Подход, когда: 1) архетип таксона выражается в виде плана строения; 2) близость форм определяется по минимальному числу изменений плана строения; 3) построение системы внутри таксона осуществляется в соответствии с близостью форм (Любарский, 1996).

Латеральный. Боковой.

Литораль (в континентальном водоеме). Зона от уреза воды до нижней границы произрастания макрофитов.

Личинка. Фаза жизненного цикла животных, на которой организм уже освободился от зародышевых оболочек и ведёт самостоятельный образ жизни, но отличается по виду и строению от окончательно сформированного животного.

Личиночное развитие. Развитие с личинкой.

Локомоция. Передвижение вследствие активных действий.

Макрофаг. Пожиратель относительно крупной добычи.

Макрофиты. Водные растения больших размеров.

Макросистема. Система таксонов высокого ранга.

Макротрицидоподобные Anomopoda. Парафилетическая группа семейств Macrothricidae – Acantholeberidae – Ophryoxidae – Gondwanotrichidae.

Максимальной экономии метод (КЛ, maximum parsimony). Метод построения эволюционного дерева, основанный на предположении о том, что предпочтительно дерево, предполагающее минимальное число шагов (эволюционных изменений).

Маммалоцентризм. По аналогии с антропоцентризмом, принятие особого статуса млекопитающих в целом и взгляда на то, что закономерности, выявляемые для последних, характерны и для прочих групп организмов.

Маргинальный. Краевой, находящийся на границе.

Матрица. Прямоугольная таблица, в случае кладистики в ней кодируются числами признаки таксонов.

Медиальный. Расположенный ближе к середине, к средней линии тела.

Метамерный. Устроенный по принципу регулярной повторяемости некоторых однотипно устроенных анатомических и морфологических структур вдоль продольной оси.

Метаморфоз. Существенное преобразование строения в онтогенезе.

Метахрональный ритм. Ритм движения, при котором каждая последующая конечность немного отстает по фазе от предыдущей.

Миниатюризация. Существенное уменьшение размеров.

Молекулярная генетика. Раздел на стыке молекулярной биологии и генетики, изучающий молекулярные основы наследственности.

“Молекулярные часы”. Метод датирования событий в эволюционной истории таксона, основанный на допущении о постоянстве скорости мутаций в геноме.

Монофилия строгая (узкая). Абсолютно формальное следование определению монофилии при кладистическом анализе. Малодостижимый идеал кладистического анализа в случае макросистематики: ряд таксонов в некой анализируемой группе к настоящему времени наверняка вымер, поэтому такая выборка не содержит всех потомков общего предка.

Монофилетическая группа (= клада). Группа, включающая всех известных (!) потомков единственного общего предка, и никого более. Только такие группы классифицируются кладистикой.

Морфа. Популяция или ее часть, особи которой отличаются от прочих особей вида фенотипически. Не имеет таксономического значения.

Морфогенез. Возникновение и развитие органов в онтогенезе и эволюционном развитии.

Морфология. Наука о внешнем строении.

Наиболее экономное дерево (КЛ). См. Максимальной экономии метод.

Науплиус. Личинка Crustacea с тремя парами придатков, антеннами I, II и мандибулами.

Нейстон. Экологическая группа организмов, ассоциированных с поверхностной пленкой воды.

Неотения. Замедление темпов развития и приостановка морфологической дифференциации органов (Бойкова, 2010).

Номенклатура. Область биологической систематики, рассматривающая правила названий организмов.

Облигатный. Обязательный для данного организма.

Ограниченность дизайна. Принцип, согласно которому имеются значительные ограничения на сочетания различных признаков строения органов животного.

Олигомеризация. Переход от состояния с множественными гомономными (сходными по строению) и гомодинамными (сходными по функции) структурами к небольшому числу гетерономных и гетеродинамных структур (Догель, 1936, 1954).

Олигомеризованный. С очевидностью прошедший через олигомеризацию.

Онтогенез. Индивидуальное развитие организма.

Описание таксона. 1) Установление нового таксона. 2) Текст, описывающий новый таксон при его установлении.

Пальпа. Вырост.

Параллелизм. Независимое появление в ходе эволюции сходных признаков у неродственных организмов.

Паратипы. Все остальные экземпляры, помимо голотипа, на которых основано первоописание вида.

Парафилетическая группа. Группа, включающая лишь часть потомков общего предка. Она получается из монофилетической группы путем изъятия одной из монофилетических субгрупп.

Партеногенетический. Размножающийся путем партеногенеза – "девственного размножения", при котором женские половые клетки развиваются без оплодотворения. Отметим, что партеногенез является, по существу, разновидностью полового размножения, но никак не бесполого.

Пелагиаль. Зона открытой воды, находящаяся в удалении от берегов и дна.

Первичной гетерономии теория. Теория, предполагающая подразделение тела Arthropoda на нерасчлененные переднюю (актор) и заднюю (тельсон) лопасти, и расчлененное тело, причем придатки первых противопоставляются таковым вторых; различаются ларвальные и постларвальные сегменты тела (Иванов, 1945).

Первичный половой признак. Признак структур, непосредственно участвующих в половом размножении.

Переописание. Более подробное описание "старого" таксона последующим автором, уточняющее его признаки.

План строения (ЭМ). Общая схема организации живого организма. Трактовка термина сильно различается в разных школах эволюционистов.

Планктон. Совокупность организмов, взвешенных в толще воды и неспособных противостоять течению.

Плезиоморфный признак (КЛ). Признак, который есть как у предка, так и у потомка. Примерно соответствует понятиям "примитивный признак", "анцестральный признак" в рамках эволюционно-морфологической систематики.

Повышение (понижение) ранга таксона. С точки зрения Международного Кодекса Зоологической номенклатуры (ICZN, 2000) разница между таксоном ранга семейства и подсемейства, или рода и подрода непринципиальна. Не требуется никаких особых усилий, чтобы повысить ранг таксона от подсемейства до семейства или от подрода до рода, и наоборот.

Полифилетическая группа. Группа, для подгрупп которой доказано ближайшее родство с подгруппами других групп, не входящих в данную. Подобная группа – неестественная, сборная. Как сточки зрения кладистики, так и с точки зрения эволюционной систематики, полифилетические группы не имеют права на существование в системе.

Политомия. Одновременное происхождение более двух таксонов от общего предка. Мутовка вместо дихотомического ветвления на филогенетическом дереве. Клади-

стика стремится к “разрешению” политомий, то есть, к рассмотрению их в виде серии дихотомий. Эволюционная систематика не отрицает возможности мутовчатой эволюции.

Половой диморфизм. Различия между полами.

Постэмбриональный период. Период с момента рождения или выхода из яйцевых оболочек до смерти.

Преэпиподит. Внешний вырост на коксоподите.

Преанальный. Расположенный медиальней ануса, то есть, ближе него к середине тела.

Прогенез. Ускорение полового развития при сохранении темпов соматического развития (Бойкова, 2012).

Проксимальный. Расположенный ближе к центру тела. См. Базальный.

Поколение. Группа организмов, отстоящая на одно и то же число потомков от общего предка.

Постабдомен. Каудальная нерасчлененная часть тела Phyllopoda, помимо тельсона, по-видимому, включающая в себя еще один сегмент (или даже большее их число), ранее бывший абдоминальным.

Постабдоминализация. Вхождение в состав постабдомена одного или нескольких сегментов, бывших изначально в составе абдомена.

Постанальный. Расположенный дистальней ануса, то есть, дальше него от середины тела.

Постэмбриональное развитие. Часть онтогенеза от выхода из яйцевых оболочек до смерти.

Придаток. Употребляется здесь как синоним термина “конечность”.

Примитивный признак (ЭМ). Исходный, предковый признак. Я встречал в правилах для авторов некоторых западных журналов указание о том, что такой термин не может быть употреблен как расистский!

Примитивный таксон (ЭМ). Таксон, обладающий большим числом примитивных признаков. По кладистическим взглядам, таких таксонов не бывает, поскольку любой организм сочетает апоморфные и плезиоморфные признаки, тем более, что взгляд на полярность одного и того же признака может быть различен при рассмотрении таксонов различного ранга.

Принцип дихотомии (КЛ). Принцип, предполагающий, что классификация представляет собой последовательную цепь деления групп организмов на две подгруппы, и не более. “Предпочтительна гипотеза, утверждения которой имеют дихотомическую форму” (Павлинов, 2005).

Продвинутый признак (ЭМ). Противоположность примитивному признаку. Отличающийся от такового у предка.

Продвинутая группа (ЭМ). Группа, отличающаяся большим числом продвинутых признаков.

Проксимальный. Ближний к центру тела.

Проморфология. Наука о наиболее общих закономерностях строения тела живого организма.

Протоподит. Основание двуветвистой конечности Arthropoda, состоящее из двух члеников – проксимального коксоподита и дистального базиподита.

Прямое развитие. Развитие без стадии личинки, когда из яйцевых оболочек выходит животное, сходное со взрослым.

Радиация. Приспособление к условиям среды.

Ревизия (систематическая). Пересмотр систематики некоего таксона.

Рекапитуляция. Возврат к предковому признаку.

Редукция. Уменьшение, упрощение строения или исчезновение органа.

Рудиментарный. Сохраняющийся в зачаточном состоянии, упрощенный по сравнению с предком.

Сегмент. Часть тела, похожая на аналогичные части, расположенные вдоль продольной оси тела.

Сенсорный. Чувствительный.

Сериальное сходство. Сходство элементов в пределах некоторого их ряда.

Сестринская группа (КЛ). Ближайшая группа к анализируемой кладистическими методами группе по степени родства вследствие происхождения обеих от одного общего предка.

Сборная группа (ЭМ). Не соответствующая естественной системе таксонов. Для кладистики это означает как полифилию, так и парафилию.

Синапоморфия (КЛ). Сходство по апоморфному (производному) состоянию признака. Только синапоморфии являются значимыми при объединении таксонов согласно кладистической логике.

Синплезиоморфия (КЛ). Сходство по плезиоморфным (примитивным, исходным) признакам, не имеющее значение для группировки таксонов согласно кладистической логике.

Систематика (биологическая). Отрасль биологии, в задачи которой входит разработка принципов классификации организмов и практическое их применение к построению системы.

Систематический признак. Признак, по которому возможно классифицировать организмы.

Специализированный. Выполняющий особую роль.

Статистическая поддержка ветвей (КЛ). Нумерический коэффициент, свидетельствующий о достоверности существования ветви, "количественная оценка надежности каждой выделенной группы" (Павлинов, 2005).

Стратиграфический. Имеющий ценность для определения геологического возраста и последовательности смены слоев осадочных пород.

Субдистальный. Следующий по направлению к середине тела после дистального.

Субмаргинальный. Следующий по направлению к краю после маргинального, расположенный около края, но не на самом краю.

Субстрат. Любая поверхность, на которой располагается животное.

Тагма. Большой отдел тела (включающий обычно несколько сегментов) у сегментированных животных.

Таксон. Дискретная группа любого ранга в классификации.

Тактильный. Связанный с ощущением прикосновения.

Тельсон. Анальная лопасть Arthropoda, задняя несегментированная часть тела.

Тип, см. **Архетип.** Не путать с типом согласно Международному кодексу Зоологической Номенклатуры (ICZN, 2000)!

Типификация. Принцип Зоологической Номенклатуры, согласно которому название и описание привязывается к типу. В случае вида – это экземпляр, в случае рода – вид, в случае семейства – род. Не путать с типологией!

Типовое семейство. Хотя Международный кодекс Зоологической Номенклатуры не регулирует номенклатуру таксонов выше подсемейства, я считаю необходимым выделять типовые семейства для подотрядов и отрядов.

Типология (ЭМ). "Классификация по существенным признакам. Основывается на понятии типа как единицы расчленения изучаемой реальности, конкретной иде-

альной модели исторически развивающихся объектов" (www.ru.wikipedia.org). Анализ проблем типологии (Любарский, 1996) свидетельствует об отсутствии какого-либо взаимопонимания между представителями разных школ эволюционно-морфологической систематики, поэтому участие в подобных диспутах представляется мне уводящим в сторону от основной задачи данной книги.

Топография. Общий характер расположения тех или иных структур.

Топология дерева (КЛ). Характер ветвления дерева.

Торакальный. Грудной.

Трофический. Связанный с питанием.

Факультативный. Необязательный.

Филлоподия. Листовидная торакальная конечность Branchiopoda.

Филогенетика. Область биологической науки, занимающаяся прояснением родственных связей между таксонами разного ранга.

Филогенетический подход к систематике. Подход, согласно которому единственно возможной (естественной) системой живых организмов является таковая, основанная на филогении. В понимании многих западных ученых филогенетический подход подразумевает исключительно кладистику.

Филогенетическое дерево. Способ представления родственных отношений между таксонами при помощи древовидного графика. Отметим, что кладограмма – частный случай такового.

Филогения (филогенетическая реконструкция). Я употребляю термин как синоним "филогенетического дерева".

Фильтрация. Отцеживание и осаждение взвешенных в воде частиц.

Фронтальный. Передний.

Фурка. Парные нерасчлененные придатки тельсона.

Членик. Отдельная часть конечности Arthropoda.

"Хидоридная" ветвь. Группа семейств Ilyocryptidae – Dumontiidae – Acantholeberidae – Ophryoxidae – Gondwanotrichidae – Macrothricidae – Eurycercidae – Chydoridae – Bosminidae, рассматриваемая в данной книге как подотряд Radopoda emend. nov. (в новом понимании).

Хидоридоподобные Anomopoda. Группа семейств Eurycercidae – Chydoridae.

Хищник. Потребитель крупных и активных животных в качестве пищи.

Циклический партеногенез. Партеногенез, закономерно чередующийся с гамогенезом.

Шлем. Вырост головы *Daphnia*, в целом направленный вперед, вдоль продольной оси тела, хотя конец может быть загнут.

Эволюционное дерево. См. Филогенетическое дерево.

Эволюционно-морфологическая систематика. Несколько условное объединение методов, считающихся альтернативами кладистике. По поводу первой и ее коренных отличий от второй см. крайне обширную специальную литературу.

Эволюция. "Естественный процесс развития живой природы" (www.ru.wikipedia.org). Без комментариев.

Экспрессия гена. Процесс, в ходе которого наследственная информация преобразуется в конечный продукт – РНК или белок. Прохождение этого процесса может быть выявлено гистохимическими методами.

Экзоподит. Внешняя ветвь двуветвистой конечности.

Экология. "Наука о взаимоотношении живых организмов и их сообществ между собой и с окружающей средой" (www.ru.wikipedia.org). Без комментариев.

Экзит. Любой вырост на внешнем крае двуветвистой конечности.

Экзувий. Линочная шкурка.

Эмбриогенез, Эмбриональное развитие. Ранний период онтогенеза от дифференциации гамет до выхода из яйцевых оболочек.

Эндит. Любой вырост на внутреннем крае двуветвистой конечности.

Эндоподит. Внутренняя ветвь двуветвистой конечности.

Эпибионт. Организм, живущий на поверхности другого организма.

Эпиморфоз. Тип развития, при котором количество сегментов у новорожденного животного соответствует окончательному (Иванова-Казас, 1979).

Эпиподит. Внешний вырост на базиподите.

Эффиппиум. Видоизмененная линочная шкурка гамогенетической самки (в норме), в которую при линьке откладываются покоящиеся яйца у Anomopoda.

Ювенильный. Молодой, свойственный молодым организмам.

a priori. Наперед известное; заключение, сделанное до опыта.

Branchiopoda. Класс Crustacea, включающий в себя ряд современных и вымерших отрядов (см. Главу 9).

Cladocera. Монофилетическая группа, надотряд, включающий в себя отряды Anomopoda – Proanomopoda ord.nov. – Cryptopoda – Ctenopoda – Onychopoda – Haplopoda.

Cladoceromorpha. Монофилетическая группа, включающая в себя надотряд Cladocera и отряд Cyclestherida.

“Conchostraca”. Парафилетическая группа, включающая в себя отряды Laevicaudata – Spinicaudata – Cyclestherida.

emend. nov. Исправлено заново.

Diplostraca. Монофилетическая группа, объединяющая Cladocera и “Conchostraca” (= Laevicaudata – Spinicaudata – Cyclestherida).

Onychura. Синоним Diplostraca.

Phyllopoda. Монофилетическая группа, объединяющая Notostraca – Kazacharthra – “Conchostraca” – Cladocera.

s.lat. (*sensu lato*). В широком понимании.

s.str. (*sensu stricto*). В узком понимании.

Алфавитный указатель полных названий таксонов ракообразных и некоторых других животных

Acanthalona Sinev et Kobayashi, 2012 – 17, 160, 604, 620
Acantholeberidae Smirnov, 1976 emend. Dumont et Silva-Briano, 1998 (семейство) – 7, 26-27, 42, 47, 64, 96, 102, 112, 120, 134, 136, 158, 170, 174, 182, 205, 210-211, 218, 226, 242, 264, 306, 308, 313, 326, 424, 463, 515-516, 518, 520, 560, 562-563, 614, 618
Acantholeberinae Smirnov, 1976 (подсемейство, ранг повышен)
Acantholeberis Lilljeborg, 1853 – 7, 25, 47, 64, 93, 102, 120, 134, 136, 149, 162, 170-171, 182, 205, 210, 218, 231, 242, 252, 254, 256, 264, 283-286, 309, 323, 424, 431, 444, 476, 562, 581
A. curvirostris (O.F. Müller, 1776) – 7, 27, 64, 93, 102, 120, 136, 182, 205, 218, 242, 264, 309, 323, 581
Acroperus Baird, 1843 – 16, 42, 47, 88, 96, 126, 131, 140, 156, 160, 164, 167, 171, 209, 227, 249, 276, 338-339, 400, 408, 448, 603
A. harpae (Baird, 1834) – 88, 96, 108, 126, 140, 156, 195, 198, 209, 227, 276, 338-339, 620
Alona Baird, 1843 11, 15-17, 22, 54, 85-86, 93-96, 110-111, 125, 129-130, 132-133, 140, 155, 160-161, 164, 167, 172, 192-193, 209, 227, 250, 252, 254, 276, 284, 286, 336, 340, 389, 391, 400-401, 405, 412-413, 417, 476, 508-509, 511, 550, 553, 572, 576, 579-580, 582, 591, 594, 596, 599, 603-604, 607-608
A. affinis (Leydig, 1860) – 93-94, 284, 405, 412, 599, 603
A. anastasia Sinev, Alonso, Miracle et Sahuquillo, 2012 – 160
A. cannellata Brehm, 1934 – 11
A. cheni Sinev, 1999 – 85
A. costata Sars, 1862 – 86, 129, 155, 161, 167, 193, 509, 603
A. dentifera (Sars, 1901) – 132-133, 161, 400-401, 604
A. guttata Sars, 1862 – 96, 582
A. iheringula Kotov et Sinev, 2004 – 95, 591
A. kendallensis Henry, 1919 – 85, 125, 155, 192, 227, 250, 276
A. monacantha Sars, 1901 – 254, 603, 605
A. quadrangularis (O.F. Müller, 1776) – 54, 111, 125, 130, 193, 405, 412, 607
A. rustica Scott, 1895 – 95
A. setosocaudata Vasiljeva et Smirnov, 1969 – 85, 125, 155, 209, 227, 604
A. sphagnophyla Van Damme, Eggermont, 2011 – 417
A. siamensis Sinev et Sanoamuang, 2007 – 161, 604
Alona s.lat. – 17, 286, 391, 508
Alona sp. – 125, 140, 550
A. taraporevalae Shirgur et Naik, 1977 – 550
A. yara Sinev et Elmoor-Loureiro, 2010 – 111
Alonella Sars, 1862 – 16, 41-42, 83, 95-96, 108, 111, 124, 154, 159, 171, 191, 225, 275, 403, 405, 607
A. excisa (Fischer, 1854) – 83, 96, 108, 111, 124, 154, 191, 225, 275
A. nana (Baird, 1843) – 16, 41-42
Alonella (*Nanoalonella)* Hudec, 2010 (подрод) – 16
A. pulchella Herrick, 1884 – 41-42
Aloninae Dybowski et Grochowski, 1894 emend. Frey, 1967 (подсемейство) – 16-17, 24, 27, 85, 87-91, 95, 99, 108-109, 123, 125-129, 133, 152, 155-161, 166, 171-172, 192-196, 200, 213, 226-228, 233, 254, 276, 282-284, 309, 334, 336-340, 392, 401, 405-406, 408, 412, 417, 446, 448, 457, 476, 496, 507-508, 520, 522, 524, 556, 560, 564, 590-591, 594, 596, 603-605, 607
Alonopsis Sars, 1861 – 16, 88, 95-96, 108, 126, 130-131, 156, 163, 167, 173, 195, 509, 603
A. aureolata Doolittle, 1913 – 95
A. elongatus (Sars, 1862) – 88, 95-96, 108, 126, 130, 156, 163, 173, 195, 198, 509

Anchistropus Sars, 1862 – 93, 159, 165, 408, 418-420, 607
A. emarginatus Sars, 1862 – 93, 408, 419, 607
Anomopoda Sars, 1865 (îñđ˙ä) – 2, 5-8, 10-11, 13-16, 18-22, 24-32, 35-37, 40-42, 47, 93-96, 101, 110-112, 123-124, 129, 131-134, 141, 149, 158, 161-168, 170-175, 197-200, 210-213, 226, 229-233, 252-254, 256, 265-267, 273, 277, 282-287, 301, 306, 308-311, 313-314, 318, 322-323, 326, 336, 340-344, 357, 359-367, 370-371, 375-376, 382, 391-395, 400-401, 403-406, 408-409, 411-413, 415, 418, 420, 422-436, 443-455, 457-469, 471, 473, 475-488, 490-497, 501-509, 512-525, 528-530, 533, 535-536, 538, 540-542, 544, 550-551, 553-559, 562-568, 570-572, 575, 577-583, 587, 589-594, 596-598, 600, 602-605, 607-608, 614, 618-619
Anostraca Sars, 1867 (отряд) – 4, 357, 360, 366, 420, 426, 430, 435, 443, 452, 468, 471-473, 475, 479, 486, 490, 493, 501-502, 504, 537, 539, 542, 548, 576, 578, 583, 595-596, 598, 600, 606-608
Anthalona Van Damme, Sinev et Dumont, 2011 – 17, 95, 160-161, 164, 229, 256, 608
Aradopoda subord. nov. (подотряд) – 560, 612
Archedaphnia Smirnov, 1971 – 369, 372, 573
A. testacea Smirnov, 1971 – 369, 372, 573
Archelatona Kotov et Korovchinsky, 2006 – 370-371
Archelatona sp. – 370-371
A. zherikhini Kotov et Korovchinsky, 2006 – 371
Archeoxus Smirnov, 1992 – 370, 379, 381-382, 384-386, 523
A. mirabilis Smirnov, 1992 – 370, 379, 382, 384-385
«Archeoxus» ventrosus Smirnov, 1992 – 370, 381, 386
Archepleuroxus Smirnov et Timms, 1983 – 159, 172, 284, 309, 444, 495, 553
Armatalona Sinev, 2004 – 17, 95, 160, 229, 564, 603-604
Artemia Leach, 1819 – 357, 443, 472, 482, 537, 539, 573-575, 577-578, 598
A. franciscana Kellogg, 1906 – 537, 598
Arthropoda (макротаксон) – 343, 432-433, 464, 468, 480, 585-586, 589-594, 603-605, 609, 611-613, 615-618
Australochydorus Smirnov et Timms, 1983 – 160
Australospilus Smirnov, 2001 – 17, 405, 413-414
A. elongatus (Smirnov et Timms, 1983) – 414
Biapertura Smirnov, 1971 – 160
Bosmina Baird, 1845 – 7, 12-14, 21-22, 24, 36, 40, 42, 47, 52, 72-73, 92-94, 107, 123-124, 133-134, 139, 149-150, 158, 165, 172-173, 187, 197, 200, 208, 213, 224, 226, 232, 247, 252, 265, 269-271, 283-284, 302, 304, 306, 310, 322, 326-330, 340-342, 360-367, 393, 395-397, 400-401, 403, 409, 411, 433, 435, 444, 446, 448, 455, 464-467, 483, 499, 503-506, 509, 511, 519-520, 524, 529, 549-550, 564-566, 571-572, 574-575, 579, 584-589, 592-593, 595-596, 598-600, 602, 607
Bosmina (*Bosmina*) Baird, 1845 (подрод) – 327, 465
B. coregoni Baird, 1857 – 21, 36, 72, 133, 150, 173, 232, 330, 362, 365, 367, 397, 506, 549-550, 572, 586, 599-600
B. coregoni gibbera Schödler, 1863 – 397
B. coregoni kessleri Uljanin, 1874 – 36, 173, 365, 367, 587
B. coregoni maritima P.E.Müller, 1867 – 232, 549-550, 572, 588, 599
B. cf. *crassicornis* Lilljeborg, 1887 – 506
B. cf. *cyanopotamia* Burckhardt, 1924 – 72, 150, 187, 327, 330
Bosmina (*Eubosmina*) Seligo, 1900 (подрод) – 21, 73, 92, 327, 465, 572, 578, 580, 585, 592-593, 596
B. fatalis Burckhardt, 1924 – 269, 607
B. hagmanni Stingelin, 1904 – 395
Bosmina (*Liederobosmina*) Brtek, 1997 (подрод) – 134, 327
B. liederi De Melo et Hebert, 1994 – 72, 139, 150, 327, 363
B. cf. *longicornis* Schödler, 1865 – 587
Bosmina longirostris (O. F. Müller, 1776) – 7, 36, 123, 149, 200, 208, 304, 311, 361-362, 550, 575, 595, 610

B. longispina Leydig, 1860 – 72, 94, 107, 123, 139, 150, 187, 208, 224, 247, 270-271, 302, 311, 322, 327-329, 588-589
B. meridionalis Sars, 1904 – 327
B. oriens Melo et Hebert, 1994 – 322, 327
Bosmina sp. nov. – 322
B. tanakai Kotov, Ishida et Taylor, 2009 – 52, 313, 509
B. tubicen Brehm, 1953 – 149
Bosminidae Baird, 1845 emend. Sars, 1865 (семейство) – 7, 14, 22, 24-27, 40, 42, 48, 52, 72, 74, 93, 107, 112, 123-124, 132-134, 139, 149-151, 159, 161, 165, 170, 172, 174, 187, 199-200, 208, 210, 212, 224, 226, 247, 252, 256, 265, 267, 269-271, 283, 285-286, 302-304, 309-311, 318, 322, 326-330, 340-342, 361, 365, 388, 393-394, 397, 400-404, 413, 423, 434-435, 444-445, 451, 453-454, 457, 459, 464-467, 476, 485, 488, 496-497, 499, 502-504, 509, 515-520, 524, 548, 554-556, 559-560, 563-565, 570, 572, 579, 581, 587, 589, 592-593, 599, 605, 618
Bosminopsidae Meissner, 1903 (семейство, не принимается как валидное) – 24, 564
Bosminopsis Richard, 1895 – 24, 40, 42, 74, 107, 123-124, 131, 133, 139, 151, 159, 171-172, 187, 208, 213, 224, 226, 229-230, 247, 252, 283-284, 303, 308, 310, 326, 330, 341-342, 395-396, 398, 400-401, 445, 447-448, 454, 464-465, 467, 503, 519-520, 524, 564-565, 576, 589, 599, 621
B. brandorffi Rey et Vásquez, 1989 – 172, 599
B. deitersi Richard, 1895 – 74, 107, 123, 131, 139, 151, 172, 187, 208, 224, 230, 247, 303, 308, 330, 396, 398, 589, 599
B. negrensis Brandorff, 1976 – 42, 171-172, 395, 445, 448
Brancelia Van Damme et Sinev, 2011 – 17, 414, 417
B. sketi (Brancelj, 1992) – 414
Branchiocaris Briggs, 1976 – 536, 576
Branchiopoda Latreille, 1817 (класс) – 2, 6, 14, 27-29, 124, 161-162, 232, 253-254, 356-357, 360-361, 364-366, 368, 385, 409, 413, 420, 422-426, 428-435, 443, 450-451, 453-457, 460, 463-464, 467-469, 471-483, 485-486, 490-493, 501-504, 518, 520, 530-534, 536-540, 542-544, 546-549, 552-554, 568, 570, 572, 574-583, 585-610, 618-619, 621, 633, 635-636
Bredocaris Müller, 1983 – 454, 536
Bryospilus Frey, 1980 – 160, 229, 231, 417-418, 468, 577
B. africanus Chiambeng et Dumont, 1999 – 577
B. repens Frey, 1980 – 418
Bunops Birge, 1893 – 42, 48, 66, 103, 110, 122, 131, 134, 146, 149, 174, 183, 231, 268, 283-284, 297, 306, 309, 314, 448, 461-462, 492, 496, 571, 579
B. serricaudata Daday, 1884 – 66, 103, 110, 122, 146, 183, 268, 297, 461, 571, 579
Bythotrephes Leydig, 1860 – 440-441, 457, 463, 474, 550, 569, 594
B. longimanus Leydig, 1860 – 440-441, 474
Cactus Smirnov, 1976 – 71, 111
C. cactus (Vávra, 1900) – 71
Calyptomera Sars, 1865 (искусственная группа) – 22, 254, 533, 542, 573
Camptocercus Baird, 1843 – 16, 42, 47, 90, 108, 126, 156, 160, 163-164, 167, 171, 174, 195, 227, 256, 276, 400, 448, 488, 584, 603, 605
C. australis Sars, 1896 – 256
C. dadayi Stingelin, 1913 – 90, 108, 126, 156, 195, 227, 276
C. *fennicus* Stenroos, 1898 – 488
C. lilljeborgi Schödler, 1862 – 163
C. rectirostris Schödler, 1862 – 11, 64, 104, 122, 144, 167, 205, 219, 309, 405, 411, 572, 584, 600
C. uncinatus Smirnov, 1971 – 82, 130, 140, 153, 167, 190, 225, 256, 273, 405, 488
C. vietnamensis Thang, Bay et Mien, 1980 – 164
Castracollis Fayers et Trewin, 2003 – 537, 548
C. wilsonae Fayers et Trewin, 2003 – 537
Celsinotum Frey, 1991 – 42, 128, 551, 553

Cercopagidae Mordukhai-Boltovskoi, 1968 (семейство) – 444, 549, 571
Cercopagis Sars, 1897 – 550
Ceriodaphnia Dana, 1853 – 13, 18, 42, 59, 98, 101, 110-111, 115-116, 124, 134-135, 141-143, 161-162, 171, 174, 178, 197, 202, 212, 215, 231, 238, 253, 283-284, 291-293, 312-313, 318-319, 342, 362, 366-367, 371, 376, 382, 401, 411, 434, 449, 554-555, 561, 575-576, 584, 589, 595, 598-599, 603
C. cornigera Jiang Xiezhi, 1977 – 57
C. cornuta Sars, 1885 – 59, 98, 101, 115-116, 142, 202, 215, 291-292, 318-319, 575
C. dubia Richard, 1894 – 162, 584
C. lacustris Birge, 1893 – 162
C. laticaudata P.E. Müller, 1867 – 59, 98, 135, 142, 202, 238, 253, 319, 598
C. megops Sars, 1862 – 284
C. pulchella Sars, 1862 – 284, 576, 584, 595, 598
C. quadrangula O.F.Müller, 1785 – 284
C. reticulata (Jurine, 1820) – 162, 197, 362, 366-367, 603
C. setosa Matile, 1890 – 101, 111
C. sp. 59, 135, 178, 202, 283, 293, 371, 382
C. toutainensis Xing-rong, 1990 – 371, 382
Cephalocarida Sanders, 1955 (класс) – 29, 536
Chydoridae Dybowski et Grochowski, 1894 (семейство) 7, 10, 13-16, 22, 24-27, 40, 42, 47, 54, 76-77, 79, 81-85, 87-91, 93-96, 101, 108-111, 115, 124-134, 140-141, 152-159, 161-166, 168-172, 174, 189-200, 209-210, 212-213, 224-229, 231, 233, 249-254, 256, 265, 274-276, 281-283, 285-286, 295, 297, 301, 304-311, 318, 322, 326, 333-342, 359, 361, 364-365, 370, 376, 380, 385-386, 392, 400-401, 403-406, 408-409, 412-420, 423, 429, 433-435, 443-446, 448, 453-458, 464, 466-467, 476-477, 483, 485, 487, 491, 494, 496-497, 499-500, 502, 504-505, 507, 509, 511-512, 515-516, 518-524, 541, 548, 550, 555-556, 558, 560, 562-565, 568, 570, 572-574, 577, 579, 581-583, 585, 587, 590-592, 594-597, 599-600, 602-605, 607-608, 618
Chydorinae Dybowski et Grochowski, 1894 emend. Frey, 1967 (подсемейство) – 16, 24, 27, 76-77, 79, 81-84, 95, 108, 123-124, 132-133, 153-154, 159-160, 169-172, 189-191, 200, 210, 213, 225, 233, 282-284, 307, 309-310, 333, 405, 408, 410, 418, 446, 448, 496, 520, 522, 524, 555-556, 560, 564, 590, 605
Chydorus Leach, 1816 – 16, 24, 42, 76-81, 93, 95, 110-111, 153, 159, 163-165, 168-169, 171, 189, 209, 225, 231, 275, 284, 301, 307, 311, 400-401, 403, 405, 408-412, 418, 436, 444-445, 488, 499-501, 511, 550, 553, 555-556, 574, 576, 581-582, 599, 607
C. bicollaris Frey, 1982 – 165, 582
C. bicornutus Doolitle, 1909 – 80, 165, 400, 582
C. dentifer Daday, 1905 – 76, 110, 165, 169, 189, 231, 284
C. gibbus Sars, 1890 – 410
C. invaginatus Frey, 1982 – 79, 110-111
C. mutilus Kreis 1921 – 301, 576
C. nitidulus Sars, 1901 – 165
C. obscurirostris tasekberae Frey, 1987 – 79, 110, 153, 189, 209
C. parvus Daday, 1898 – 81, 110, 153, 189
C. pizarri Alonso, 1988 – 412, 574
C. pubescens Sars, 1901 – 78, 111
Chydorus sp. – 77, 153, 169, 189, 225, 275, 283
C. sphaericus (O. F. Müller, 1776) – 76, 93, 163, 165, 169, 301, 307, 401, 488, 499-501, 550, 556, 576, 581-582, 599, 607
Cladocera Latreille, 1829 (надотряд) – 2-3, 5-6, 8-10, 12-13, 15, 19, 25, 28-32, 35, 37, 40-42, 172, 232, 343-344, 366, 368-371, 376, 385, 387-389, 391-393, 403-405, 408-409, 413, 417, 422-426, 428-435, 443-444, 448-449, 451-455, 457-463, 465-469, 471-483, 492-493, 495, 497, 501-504, 506, 508, 511, 513, 515, 520-521, 523-525, 529-531, 533-544, 546-559, 561, 566, 568-608, 610-612, 619

Cladoceromorpha Ax, 1999 (макротаксон) – 427, 430, 432, 464-465, 467, 525, 528, 538-541, 546, 570, 619
„Conchostraca“ (сборная группа) – 368, 385, 391, 424, 426, 428-430, 434-435, 443-444, 449, 451, 453, 457-458, 462-464, 466, 471, 476-478, 481, 485, 501-502, 530, 534, 537-540, 542-544, 546-548, 551-553, 571, 575, 583, 587, 594, 597, 599-600, 606, 619
Copepoda Milne-Edwards, 1840 (подкласс) – 423, 453, 498, 568, 581, 584, 586-587, 595, 597
Coronatella Dybowski et Grochowski, 1894 – 391-392, 488, 508, 511, 605, 607
C. rectangula (Sars, 1862) – 392, 488, 582, 603
Crustacea Brünnich, 1772 (надкласс) – 2, 6, 429, 433, 451, 453, 477-478, 482, 542, 568-610, 614, 619
Cryptopoda Kotov, 2007 (вымерший отряд) – 368, 370, 372-374, 451, 528, 533-534, 619
Ctenopoda Sars, 1865 (отряд) – 22, 29, 36, 165, 199, 253, 285, 341, 343-344, 362, 365-366, 368-372, 376, 392-393, 400, 403, 405, 408, 425-426, 428, 430-431, 434-435, 438-439, 444, 451, 454, 458-459, 461, 463, 466-468, 472-473, 476-478, 481-482, 484-485, 488, 490, 492, 502-504, 512-513, 515-516, 523-525, 528-529, 533, 538, 542-544, 549-551, 554-558, 570, 572, 577, 580, 587, 589-591, 593, 601, 619
Cyclestheria Sars, 1887 – 149, 426-427, 430, 436-437, 450, 452, 457, 462-464, 467, 492, 538-540, 546, 575, 594, 597, 602, 610
C. hislopi (Baird, 1859) – 427, 436-437, 450, 452, 492, 539, 575, 594, 597, 601-602, 610
Cyclestherida Sars, 1899 (отряд) – 285, 426-428, 430, 432, 435-437, 448-450, 452, 458, 465, 473, 478, 481, 484, 492, 502, 512-513, 516, 525, 528, 538-540, 544, 546-547, 577, 582, 594, 599-600, 619
Cypridae Baird, 1845 – 413, 415
Cyzicus Audouin, 1837 – 459, 598
Dadaya Sars, 1901 – 159, 404, 599
Daphnia O.F. Müller, 1785 – 7-8, 10-12, 14, 19-21, 29, 36, 41-43, 47, 55-57, 93-94, 96-97, 113-114, 123, 130-131, 133-135, 141, 163-165, 168, 170-177, 197, 200-201, 211-212, 214, 229, 231-235, 252-253, 255, 258-260, 277-284, 287-290, 308-309, 312-317, 322, 326, 340, 342, 344-346, 348, 350-351, 353, 360-367, 370-371, 376-378, 387-389, 391, 393-403, 405, 409, 411, 425-427, 433-434, 444-449, 454-455, 457, 459, 461-462, 464, 466, 469, 471, 475, 488, 491, 495, 498-499, 503, 505, 508, 510-511, 529, 537, 541, 546, 550, 553-555, 558, 561, 568-570, 573-596, 598-602, 605-610, 618
D. ambigua Scourfield, 1947 – 41, 575, 586, 602
D. angulata in Hebert, 1977 – 398
D. brevispina Daday, 1888 – 20
D. carinata King, 1853 – 398, 574-575, 583
D. cavicervix Ekman, 1900 – 165, 168, 402, 591
D. cephalata King, 1853 – 398
D. cristata Sars, 1862 – 231, 397, 581
D. (*Ctenodaphnia*) Dybowski et Grochowski, 1895 (подрод) – 20, 41, 56-57, 114, 134, 165, 177, 233, 287, 289, 308, 312-313, 317, 366, 370, 376-378, 387, 391, 398, 401, 446, 555, 584, 598
D. cucullata Sars, 1862 – 57, 284, 400, 446-447, 488, 575, 592, 607-608
D. curvirostris Eylmann, 1887 – 7, 163, 175, 200, 253, 277-281, 312-313, 315, 403, 488, 587, 592
Daphnia (*Daphnia*) O.F. Müller, 1785 (подрод) – 57, 232, 287, 308, 312, 326, 370, 376-377, 387, 402
D. ephemeralis Schwartz et Hebert, 1985 – 56, 97, 114, 201
D. exilis Herrick, 1895 – 56, 177, 201, 214, 235, 257, 288
D. galeata Sars, 1864 – 36, 55, 113, 322, 344, 346, 351, 362-363, 365, 367, 395, 403, 569-570, 587, 593
D. galeata x *mendotae* (гибрид) – 322, 587
D. hrbaceki Juračka, Kořínek et Petrusek, 2010 – 313, 587
D. hyalina Leydig, 1860 – 36, 284, 345, 348, 350, 353, 362, 446, 609-610

D. izpodvala Kotov et Taylor, 2010 – 402
D. laevis Birge, 1879 – 55, 113, 129, 166, 201, 253, 257, 582, 598
D. longicephala Hebert, 1977 – 398
D. longiremis Sars, 1862 – 397, 581
D. longispina (O.F. Müller, 1776) – 11, 165, 283-284, 312-313, 365, 387, 401, 568, 587, 602, 606
D. lumholtzi Sars, 1885 – 114, 289, 394-395, 398, 411, 580, 585, 606-607
D. magna Straus, 1820 – 11, 41, 93, 97, 114, 131, 133, 135, 172-173, 177, 201, 214, 234, 260, 287, 289, 362, 365, 388, 405, 427, 433, 447, 498, 510, 570, 573-574, 580, 584-585, 588, 594-596, 598-602, 605, 607, 609
D. mediterranea Alonso, 1985 – 168
D. middendorffiana Fischer, 1851 – 41, 575, 609
D. minehaha Herrick, 1884 – 55, 97, 113, 176, 214
D. nivalis Hebert, 1977 – 398
D. obtusa Kurz, 1874 emend. Scourfield, 1942 – 11, 591
D. paggii Kotov, Sinev & Berrios, 2010 – 43, 255
D. pennata O. F. Müller, 1785 – 11
D. projecta Hebert, 1977 – 398
D. psittacea Baird, 1850 – 11
D. pulex (De Geer, 1778) – 20, 55, 97, 113, 135, 176, 197, 201, 214, 235, 259, 283-284, 287-288, 312-313, 316, 318, 342, 387-388, 399, 446, 537, 573-576, 578, 580, 585-586, 588, 595-596, 598-599, 602, 606-610
D. pulicaria Forbes, 1893 – 318, 322, 576, 589
D. pusilla (Serventy, 1929) – 56, 97, 114, 177, 201, 235, 289, 317
D. quadrangula Sergeev, 1990 – 287
D. similis Claus, 1876 – 283, 586
D. sinevi Kotov, Ishida et Taylor, 2006 – 313
D. sp. – 11, 94, 370, 376-377, 400
D. studeri (Rühe, 1914) – 389
D. tanakai Ishida, Kotov et Taylor, 2006 – 52, 313, 509
D. tatrensis Lityński, 1913 – 20
D. tibetana (Sars, 1903) – 283
Daphniidae Straus, 1820 emend. Schoedler, 1858 (семейство) – 7, 18, 20, 22, 24-27, 42-43, 48, 55-59, 93, 97-98, 101, 110-114, 116, 123-124, 131-135, 141-142, 149, 161-165, 170, 172, 174, 176-178, 197-198, 200-202, 210-212, 214-215, 226, 234-239, 252-253, 255-260, 277, 281-286, 288-291, 293, 306, 308, 311-319, 322, 326, 340, 342, 359, 361, 364, 370-371, 375-376, 378, 382, 384, 387-388, 392-394, 397, 401-404, 413, 426, 433-434, 444, 449, 451, 453, 457, 463-466, 476-477, 485-486, 488, 490, 493-499, 501-502, 505, 510, 512, 516-519, 523-524, 548, 554-555, 558-562, 565, 568-569, 571, 573, 575, 582-583, 587, 589, 591, 596-598, 602, 608, 612
Daphniopsis Sars, 1903 (младший синоним) – 20, 171, 391, 550, 575, 578, 589, 602
Diaphanosoma Fischer, 1850 – 36, 199, 362, 425-426, 459, 463, 490, 555, 590, 593
D. unguiculatum Gurney, 1927 – 199
D. brachyurum (Liévin, 1848) – 36, 590
Diplostraca Gerstaecker, 1866 (макротаксон) – 424, 430, 538, 540, 594, 597, 619
Disparalona Fryer, 1968 – 16, 84, 111, 124, 154, 159, 164, 191, 209, 225, 405, 408, 458
D. acutirostris (Birge, 1879) – 84, 111, 124, 154
D. hamata (Birge, 1879) – 16, 191
D. rostrata (Koch, 1841) – 84, 111, 124, 154, 209, 225
Drepanothrix Sars, 1862 – 25, 65, 122, 134, 137, 145, 149, 158, 165, 170, 198, 210, 231, 281, 283-284, 309, 314, 400, 405, 408, 412, 463
D. dentata (Eurén, 1861) – 65, 122, 137, 145, 165, 309, 405
Dumontia Santos-Flores, Dodson, 2003 – 7, 27, 46, 174-175, 231, 263, 283-284, 286, 553, 562, 600
D. oregonensis Santos-Flores, Dodson, 2003 – 7, 27, 46, 175, 600

Dumontiellus Smirnov, 2006 – 154, 225, 284, 605
D. africanus Smirnov, 2006 – 154, 225, 605
Dumontiidae Santos-Flores et Dodson, 2003 (семейство) – 7, 27, 35, 46, 112, 174, 210, 226, 256, 263, 277, 282-283, 286, 309, 313, 463, 486, 515-518, 559-560, 562-563, 607, 618
Dunhevedia King, 1853 – 84, 130, 154, 163-164, 167, 171, 190-191
D. crassa King, 1853 – 84, 130, 167
D. serrata Daday, 1898 – 84, 154, 163, 190
Ecdysozoa (макротаксон) – 5, 422
Ephemeroporus Frey, 1982 – 159, 163-164, 170-171, 284, 401, 488, 574
E. barroisi (Richard, 1894) – 163, 488, 582
Enewton harleyi (Kornicker et King, 1965) – 415, 578
Estatheroporus Alonso, 1990 – 159, 170-171, 574
Eucarida Calman, 1904 (надотряд) – 423, 568
Eulimnadia braueriana Ishikawa, 1895 – 539, 575, 597, 609
Euryalona Sars, 1901 – 89, 129, 140, 157, 160, 166, 196, 226, 251, 253
E. orientalis (Daday, 1898) – 89, 129, 140, 157, 166, 196, 226, 251, 253
Eurycercidae Kurz, 1875 (семейство) – 7, 24, 26-27, 42, 53, 75, 93, 96, 112, 124, 130, 132-133, 139, 151, 159, 162-163, 168, 174, 188, 200, 208, 210, 212-213, 224, 226, 233, 248, 268, 272, 282, 285-286, 304, 308-310, 326, 331-332, 340-342, 359, 429, 434-435, 454, 457-458, 466-467, 496, 504, 515-516, 518-520, 524, 560, 563-564, 568, 574, 579, 590, 618
Eurycercinae Kurz, 1875 (подсемейство, ранг повышен) – 24, 522
Eurycercoidea Dumont et Silva-Briano, 1998 (надсемейство) – 26, 559
Eurycercus Baird, 1843 – 7, 14, 17, 24, 34, 36, 41, 53, 75, 93-94, 130, 132, 139, 141, 151, 159, 161, 163, 168, 174-175, 188, 197, 200, 208, 210, 212-213, 224, 231-233, 248, 252-253, 256, 268, 273, 277-281, 283-286, 304, 309, 331-332, 340, 342, 354-355, 358-360, 362-365, 403, 426, 429, 431-432, 444, 455, 470-471, 480, 483, 488, 495-496, 502, 564, 568, 570, 574, 581, 583, 585, 590
E. glacialis Lilljeborg, 1887 – 41, 210, 232, 283-284, 432, 564, 585
E. lamellatus (O. F. Müller, 1776) – 7, 34, 36, 53, 75, 93-94, 130, 132, 139, 151, 163, 168, 175, 188, 200, 210, 213, 248, 252, 277-281, 283-284, 304, 310, 331, 354-355, 358, 362, 365, 429, 470, 488, 570, 583, 590
E. longirostris Hann, 1982 – 75, 151, 159, 168, 188, 208, 224, 268, 272-273, 332, 363
E. nigracanthus Hann, 1990 – 41, 585
E. norandinus Aranguren, Monroy et Gaviria, 2010 – 151, 161, 188
Evadne Loven, 1836 – 441, 570, 573
E. anonyx Sars, 1897 – 570
E. spinifera P.E. Müller, 1867 – 441
Extremalona Sinev et Shiel, 2012 – 17, 391, 604
Eylais Latreille, 1796 – 409
Geoffreya Kotov, Sinev et Berros, 2010 – 17, 160
Gondwanotrichidae Van Damme, Dumont et Shiel, 2007 – 7, 27-28, 49, 112, 158, 266, 313, 516-518, 559-560, 562-563, 608, 614, 618
Gondwanothrix Van Damme, Shiel et Dumont, 2007 – 7, 28, 49, 231, 266, 283-284, 476
G. halsei (Van Damme, Shiel et Dumont, 2007) – 7, 49, 266, 608
Graptoleberis Sars, 1862 – 47, 90, 93, 96, 109, 111, 126, 130, 140, 156, 167, 194, 198, 209, 228, 284, 334, 340, 448, 488
G. testudinaria (Fischer, 1848) – 90, 93, 96, 109, 126, 130, 140, 156, 194, 198, 209, 334, 488
Grimaldina Richard, 1892 – 64, 102, 120, 134, 136, 144, 149, 183, 205, 218, 231, 283-284, 298, 309, 405
G. brazzai Richard, 1892 – 64, 102, 120, 136, 144, 183, 205, 218, 298, 309, 405
Guernella Richard, 1892 – 65, 112, 134, 136, 144, 149, 206, 210, 219, 231, 283-284, 286, 309, 314, 598
G. raphaelis Richard, 1892 – 65, 144, 206, 219, 309, 598
Gymnomera Sars, 1865 (монофилетическая группа) – 22, 29, 372, 431-432, 434, 455, 458, 463, 476, 482, 525, 529-531, 533, 542-543, 554-555

Haplopoda Sars, 1865 (отряд) – 22, 29, 344, 372, 392, 421-422, 425-426, 428, 431, 434, 442, 444, 449, 451, 454, 458-459, 461, 463, 465-467, 472, 475-476, 481-482, 525, 528-531, 533, 538, 542, 554-555, 581, 587, 589, 600, 610, 619
Hexapoda Latreille, 1825 (макротаксон) – 451
Holopediidae Sars, 1865 (семейство) – 549, 589, 601
Holopedium Zaddach, 1855 – 393, 408, 435, 463, 466, 473, 488, 504, 574, 584, 589, 595
H. amazonicum Stingelin, 1904 – 488
H. gibberum Zaddach, 1855 – 473, 488, 574, 584
H. groenlandicum Korovchinsky, 2005 – 435
Isopoda Latreille, 1817 (отряд) – 423, 610
Ilyocryptidae Smirnov, 1976 emend. Smirnov, 1992 (семейство) – 7, 18, 22, 25-27, 42, 45, 62-63, 100-101, 110, 112, 118-119, 123, 132, 134, 139, 143, 158, 163-165, 171, 174, 180-181, 191, 198, 200, 204, 210, 212-213, 216-217, 224, 226, 229, 241, 256, 262, 265, 268, 277, 281, 283, 285-286, 295-296, 306, 308, 313, 318, 322, 326, 340-341, 365, 405, 407, 409, 412, 429, 448, 463-464, 485-486, 496-497, 502, 515-518, 555, 559-560, 562-564, 587, 591-592, 618
Ilyocryptinae Smirnov, 1976 (подсемейство, ранг повышен) – 25
Ilyocryptus Sars, 1862 – 7, 18, 21-22, 25, 45, 62-63, 95, 100-101, 111, 118-119, 132, 139, 143, 149, 162-163, 165, 175, 180-181, 191, 197, 199-200, 204, 210, 212-213, 216-217, 229, 231, 241, 252, 262, 265, 268, 283-284, 286, 295-296, 306, 308-309, 322, 362, 400, 405-408, 410-413, 415, 428-429, 435, 448, 457, 463-464, 488, 511, 553, 562-563, 571, 573, 577, 580, 587, 590-592, 598, 606
I. africanus Kotov et Štifter, 2005 – 488
I. acutifrons Sars, 1862 – 265, 308
I. agilis Kurz, 1878 – 45, 308, 322, 405, 429, 488, 590
I. brevidentatus Ekman, 1905 – 7, 163, 175, 200, 213, 591-592
I. cornutus Mordukhai-Boltovskoi et Chirkova, 1972 – 165, 400
I. cuneatus Štifter, 1988 – 62, 100, 119, 181, 204, 216, 488, 590
I. elegans Paggi, 1992 – 42, 175, 213, 220, 230, 253, 277-281, 283-284, 476, 592
I. gouldeni Williams, 1978 – 119, 139, 595
I. isanensis Kotov, Stifter et Sanoamuang, 2005 – 63, 101, 118, 180, 217, 296, 592
I. paranaensis Paggi, 1989 – 63, 100, 118, 165, 180, 204, 216, 268, 400, 411, 591
I. paranaensis inarmatus Kotov, Elías-Gutiérrez et Gutiérrez-Aguirre, 2001 – 63, 100, 118, 180, 204, 216, 268, 591
I. plumosus Kotov et Štifter, 2005 – 488
I. sarsi Stingelin, 1913 – 42, 62, 143, 204, 217, 295, 308, 591, 598
I. smirnovi Kotov et Timms, 1998 – 101, 143, 217, 488, 591
I. sordidus (Liévin, 1848) – 308, 488, 591, 606
I. spinifer Herrick, 1882 – 21, 62, 100, 119, 132, 143, 181, 204, 216, 295-296, 308, 405-406, 511, 580, 590-591
I. thailandensis Kotov et Sanoamuang, 2004 – 199, 213, 591
I. tuberculatus Brehm, 1913 – 63, 66, 103, 110-111, 137, 145, 183, 206, 219, 241, 243, 253, 590
I. uenoi Kotov et Tanaka, 2004 – 63, 100, 118, 180, 204, 217, 591
I. vitali Chirkova, 1982 – 295, 308, 571
Indialona Petkovski, 1966 – 89, 101, 128, 132, 158, 160, 196, 226, 231, 251, 265, 401, 554, 556, 590, 598
I. ganapati Petkovski, 1966 – 89, 128, 132, 158, 196, 226, 251, 590, 598
Indialonini Kotov, 2000 (триба) – 24, 556, 590
Insecta Linneus, 1758 (макротаксон) – 537, 593, 595
Isaura Joly, 1841 – 495
Karualona Dumont et Silva-Briano, 2000 – 17, 129, 156, 160, 163, 171, 414, 579, 604
K. alsafadii (Dumont et Brancelj, 1994) – 171, 414, 579
K. inkiti (Schiklejew, 1929) – 163
K. karua (King, 1853) – 129, 156

Kazacharthra Novojilov, 1957 (вымерший отряд) – 430, 619
Kozhowia Vasiljeva et Smirnov, 1969 – 16, 88, 95, 155, 160, 193, 231, 250, 252, 405, 590
K. brevidentata Vasiljeva et Smirnov, 1971 â Smirnov, 1971 – 250
K. gajewskajae Vasiljeva et Smirnov, 1969 – 88, 155, 193
K. kozhowi Vasiljeva et Smirnov, 1969 – 95, 155, 250
Kurzia Dybowski et Grochowski, 1894 – 16, 87, 127, 157, 160, 194, 337, 488, 587
K. latissima (Kurz, 1875) – 87
K. longirostris (Daday, 1898) – 157, 488
K. polyspina Hudec, 2000 – 87, 127, 157, 194, 337
Laevicaudata Linder, 1945 (отряд) – 421, 431, 434, 449, 451, 454, 458, 465, 472, 474-475, 487, 490, 492, 525, 528, 538, 542, 552, 582-583, 590, 597, 599-600, 606-607, 619
Lathonura Lilljeborg, 1853 – 11, 25, 48, 64, 96, 104, 112, 122, 134, 144, 149, 167, 198, 205, 210, 212, 219, 231, 284, 309, 403, 405, 411, 463, 572
L. rectirostris (O.F. Müller, 1776) – 11, 64, 104, 122, 144, 167, 205, 219, 309, 405, 411, 572, 584, 600
Latona Straus, 1820 – 341, 405, 408, 435, 438, 458-459, 466, 554-555, 575
L. setifera (O.F. Müller, 1776) – 435, 438
L. tiwari Biswas, 1964 – 435
Latonopsis Sars, 1888 – 405, 438, 458-459, 466, 554-555
L. australis Sars, 1888 – 413, 438
Leberis Smirnov, 1989 – 16, 87, 109, 126, 129, 132, 156, 194, 228, 276, 509, 582, 604
L. davidi (Richard, 1895) – 87, 109, 126, 156, 194, 228, 276, 509, 604
L. davidi punctatus (Daday, 1898) – 509
L. diaphanus (King, 1853) – 129, 595
Lepidocaris Scourfield, 1926 – 368, 472, 482, 503, 532, 536, 602
L. rhyniensis Scourfield, 1926 – 602
Leposida Kotov, 2007 – 370, 373-374
L. ponomarenkoi Kotov, 2007 – 370, 373-374
Leptodorida Negrea, Botnariuc et Dumont, 1999 (надотряд) – 530, 549, 571
Leptodoridae Lilljeborg, 1861 (семейство) – 530, 549, 571
Leptodora Lilljeborg, 1861 – 254, 372, 396, 425-426, 431-432, 442, 449, 451, 463, 466-467, 476, 530-531, 533, 546, 555, 574-575, 584, 586, 588-589, 595, 597, 601-602, 609-610
L. kindtii (Focke, 1844) – 442, 463, 574-575, 588-589, 595, 597, 602, 610
Leptodorosida Kotov, 2007 – 370, 373-374
Leptodorosididae Kotov, 2007 (вымершее семейство) – 370
L. zherikhini Kotov, 2007 – 370, 373-374
Leydigia Kurz, 1875 – 16, 19, 87, 93, 127, 129, 157, 160, 163-166, 194, 198, 209, 228-231, 251, 253-254, 283, 304, 306, 334-335, 340, 405-406, 411-413, 415, 429, 448, 590-592, 602, 608
L. acanthocercoides (Fischer, 1854) – 19, 198, 251, 304, 602
L. australis Sars, 1885 – 256, 413, 438, 622
L. ciliata Gauthier, 1939 – 87, 127, 157, 194, 209, 228, 251, 253, 592
L. iberica Kotov et Alonso, 2010 – 19
L. laevis Gurney, 1927 – 55, 113, 129, 166, 201, 253, 257, 582, 598
L. leydigi (Schödler, 1863) – 87, 93, 127, 157, 163, 165, 228, 334-335, 406, 429
L. louisi mexicana Kotov, Elías-Gutiérrez et Nieto, 2003 – 306, 334, 591
L. microps Sars, 1916 – 165
Leydigiopsis Sars, 1901 – 16, 160, 198, 336, 340, 405, 408, 411-413, 448, 603
L. brevirostris Brehm, 1938 – 198
L. curvirostris Sars, 1901 – 336
Limnadia Brongniart, 1820 – 450, 574, 596
L. lenticularis (Linnaeus, 1761) – 450, 596
Limnosida Sars, 1862 – 462, 468, 488, 524
L. frontosa Sars, 1862 – 488
Lynceus O.F. Mueller, 1776 – 10, 474-475, 481, 490, 583, 590, 594, 597

L. biformis (Ishikawa, 1895) – 475
L. brachyurus O.F. Mueller, 1776 – 474-475, 590, 597
L. dauricus Thiele, 1907 – 475, 590
L. gouldi (Baird, 1862) – 584
L. simiaefacies Harding, 1941 – 475, 583
Macrothricidae Norman et Brady, 1867 emend. Dumont et Silva-Briano, 1998 (семейство) – 7, 10, 14, 17, 22, 24-27, 42, 47-48, 50-51, 64-71, 96, 101-106, 110-112, 115, 120-122, 132, 134, 136-138, 141, 144-149, 158, 162-165, 170, 174, 183-186, 191, 198-200, 205-207, 210-213, 218-224, 226, 229-230, 243-246, 253-254, 265, 267-268, 285-286, 297, 300-301, 306, 308, 313-314, 318, 323-326, 340, 364-365, 400, 403, 405, 408, 410-412, 423, 443, 448-449, 451, 455, 461-463, 466, 477, 487-488, 496-497, 502, 505, 516, 518-520, 548, 555, 560, 562-565, 570-573, 577, 579-581, 583, 590, 592, 598, 602, 605, 614, 618
Macrothricoidea Dumont et Silva-Briano, 1998 (надсемейство) – 26, 559
Macrothricinae Norman et Brady, 1867 – 25-27, 598
Macrothrix Baird, 1843 – 7, 17-18, 22, 25, 27, 48, 50, 67-71, 101, 104-106, 110-111, 121, 130-131, 134, 138, 146-149, 161-163, 165, 170-171, 174-175, 184-186, 198-200, 206-207, 210, 213, 220-223, 229-231, 244-246, 253-254, 265, 267-268, 277-281, 283-284, 299-301, 309, 314, 324-326, 340-341, 400, 403, 405, 408, 410-412, 448, 461, 463, 476, 479, 488, 496-497, 553, 563, 577, 579-580, 587, 590-592, 594, 603, 607, 609
M. atahualpa Brehm, 1936 – 267
M. brandorffi Kotov et Hollwedel, 2004 – 171, 400, 591
M. boergeni Studer, 1878 – 284, 488
M. breviseta Smirnov, 1976 – 67, 138, 148, 162, 221
M. camjatae Harding, 1955 – 165
M. capensis (Sars, 1916) – 104, 138, 146, 223, 253, 300, 309, 314, 571
M. dadayi Behning, 1941 – 147, 246, 301, 314, 326, 590
Macrothrix elegans Sars, 1901 – 42, 175, 213, 220, 230, 253, 277-281, 283-284, 476, 592
M. flabelligera Smirvov, 1992 – 105, 110
M. flagellata (Smirnov et Timms, 1983) – 68, 105, 138, 147, 162, 245
M. groenlandica Lilljeborg, 1901 – 199, 231
M. hardingi Petkovski, 1973 – 105, 185, 207, 221, 268, 553
M. hirsuticornis Norman et Brady, 1867 – 104, 185, 207, 220, 231, 246, 283, 301, 309, 587, 590, 594, 607
M. hystrix Gurney, 1927 – 71, 111, 411
M. indistincta Smirnov, 1992 – 67, 105, 138, 148, 162, 207, 220
M. laticornis (Jurine, 1820) – 68, 106, 110, 121, 138, 147, 165, 405, 410, 412, 448, 603
M. longiseta Smirnov, 1976 – 244
M. malaysiensis Idris et Fernando, 1981 – 171
M. mexicanus Ciros-Pérez, Silva-Briano et Elías-Gutiérrez, 1996 – 131
M. odontocephala Daday, 1902 – 131
M. oviformis Ekman, 1900 – 71
M. paulensis (Sars, 1900) – 106, 121, 147, 186, 207, 222, 253, 265, 283-284, 309, 403, 476, 591-592
M. pennigera Shen, Sung et Chen, 1961 – 71, 111, 165, 411
M. pectinata (Smirnov, 1976) – 68, 105, 110, 138, 148, 162, 207, 221
M. pholpunthini Kotov, Maiphae et Sanoamuang, 2005 – 69, 121, 147, 171, 186, 253, 400
M. rosea (Jurine, 1820) – 67, 104, 110, 121, 138, 146, 184, 199, 206, 220, 268, 300, 309, 325, 579, 609
M. sioli Smirnov, 1982 – 171, 400
M. spinosa King, 1853 – 7, 50, 70, 101, 104, 146, 163, 184, 200, 206, 213, 223, 230, 299, 405, 461, 596
M. superaculeata (Smirnov, 1982) – 106, 147, 222, 592
M. tabrizensis Dumont, Silva Briano et Subhash Babu, 2002 – 138, 300, 324
M. tripectinata Weisig, 1934 – 246, 253, 283-284, 341, 590
M. triserialis Brady, 1886 – 199, 231, 577, 579

Mandibulata (макротаксон) – 451, 469, 475, 580, 601
Maraura Sinev et Shiel, 2008 – 17, 604
Matralona Van Damme et Dumont, 2009 – 17, 160, 459, 608
Megafenestra Dumont et Pensaert, 1983 – 18, 24, 123, 134, 141, 165, 167, 172, 212, 238, 252, 376, 404, 449-450, 459, 517, 561
M. aurita (Fischer 1849) – 238, 450
Micromoina Dumont, Rietzler et Kalapothakis, 2013 – 19, 562, 579
Miralona Sinev, 2004 – 17, 160, 603
Mixopleuroxus Hudec, 2010 – 16
M. sriatoides (Šrámek-Hušek, 1946) – 16
Moina Baird, 1850 – 7, 18, 22, 24-25, 44, 60-61, 99, 111, 117, 134, 149, 162-163, 170, 174-175, 179, 197, 200, 203, 213, 230-231, 240, 252, 261, 265, 277-281, 283, 287, 294, 308, 311, 318, 320-321, 326, 361, 364, 371, 376, 378, 382, 387-388, 391, 411, 429, 451, 458, 461, 497, 550, 553-554, 561-562, 571, 581, 584, 591, 594-596, 600, 607
M. australiensis Sars, 1896 – 61
M. belli Gurney, 1904 – 61
M. brachiata (Jurine, 1820) – 197, 261, 497, 581
M. chankensis Uénî, 1939 – 60, 99, 117, 179, 197, 203, 240, 294, 321
M. diksamensis Damme et Dumont, 2008 – 265
M. dumonti Kotov, Elías-Gutiérrez et Granados-Ramírez, 2005 7, 44, 60, 117, 163, 175, 200, 203, 213, 277-281, 283, 320, 429, 591
M. (*Exomoina*) Hudec, 2010 (подрод) – 18, 562
M. macrocopa (Straus, 1820) – 60, 99, 149, 162, 179, 203, 240, 287, 321, 388, 604
M. micrura Kurz, 1875 – 61, 240, 287, 596
Moina (*Moina*) Baird, 1850 – 18
M. reticulata (Daday, 1905) – 61, 174
M. weismanni Ishikawa, 1896 – 117, 274, 571
Moinidae Goulden, 1968 (семейство) – 7, 13, 18, 22, 24-26, 44, 47, 60-61, 93, 99, 111-112, 115, 117, 124, 149, 162-163, 170, 172, 174, 179, 197, 200, 203, 210, 213, 224, 226, 239-240, 256, 261, 264, 277, 281-286, 294, 306, 308, 311, 314, 318, 320-322, 326, 340-342, 361, 364, 376, 380, 391-393, 403, 426, 429, 447, 455, 463, 485-486, 488, 490, 495, 497, 499, 501-503, 516-518, 548, 554, 559, 561-562, 573, 584, 591, 595-596, 598, 612
Moinodaphnia Herrick, 1887 – 42, 60, 99, 117, 134, 179, 203, 230, 231, 239, 294, 321, 364, 366-367, 401, 561
M. macleayi (King, 1853) – 60, 99, 117, 179, 203, 239, 294, 321, 363, 366-367
*Monoculu*s Linnaeus, 1758 – 10
Monope Smirnov et Timms, 1983 – 159
Monospilus Sars, 1862 – 91, 95, 101, 111, 128, 130, 158, 160, 162, 196, 405, 410, 412-413, 564, 594
M. dispar Sars, 1862 – 91, 111, 128, 130, 158, 196, 594
Myriapoda Latreille, 1802 (макротаксон) – 451
Nedorchynchotalona Kotov et Sinev, 2011 – 17
Neothrix Gurney, 1927 – 26, 51, 70-71, 103, 111, 122, 134, 137, 146, 197-198, 223, 231, 256, 265, 283-284, 309, 405, 408, 411, 463, 563
N. armata Gurney, 1927 – 51, 70-71, 103, 122, 137, 146, 223, 309
Neothricidae Dumont et Silva-Briano, 1998 (семейство, не принимается как валидное) – 26-27, 562-563
Nicsmirnovius Chiambeng et Dumont, 1999 – 16-17, 156, 161, 231, 415-417, 577, 591, 607
N. camerounensis Chiambeng et Dumont, 1999 – 417, 577
N. eximius (Kiser, 1948) – 156, 416, 591
“non-Macrothricinae” (подсемейство по Dumont, Silva-Briano, 1998) – 26-27
Notoalona Rajapaksa et Fernando, 1987 – 128, 158, 160, 599
N. globulosa (Daday, 1898) – 128, 158, 599
Notostraca Sars, 1867 (отряд) – 253, 426, 429-431, 450, 452-453, 471, 475, 537, 542, 548, 558, 583, 595-596, 600, 606-607, 619

Notothrix Damme, Shiel et Dumont, 2007 (младший омоним) – 27-28, 608
Notothrix Hicman, 1955 – 28
Nototrichidae Damme, Shiel et Dumont, 2007 (невалидный таксон) – 210
Onchobunops Fryer et Paggi, 1972 – 42, 48, 66, 103, 110, 131, 137, 145, 149, 183, 206, 219, 231, 243, 253, 283-284
O. tuberculatus Fryer et Paggi, 1972 – 63, 66, 103, 110-111, 137, 145, 183, 206, 219, 241, 243, 253, 590, 625
Onychopoda Sars, 1865 (отряд) – 10, 15, 22, 29, 392, 421, 426, 428, 431, 434-435, 440-441, 444, 449, 451-452, 458-459, 461, 463, 465-467, 471-472, 474-476, 481-482, 503, 525, 528-531, 533-534, 538, 542, 544, 549-550, 554-555, 557, 572, 578, 587, 594, 600, 610, 619
Onychura Eriksson, 1934 (макротаксон) – 538, 576, 619
Ophryoxidae Smirnov, 1976 emend. Dumont et Silva-Briano, 1998 (семейство) – 7, 26-27, 42, 48, 64, 96, 102, 112, 115, 120, 134, 136, 143, 158, 174, 182, 205, 210, 218, 241, 265, 306, 308, 313, 323, 326, 340, 405, 488, 496, 515-516, 518, 520, 560, 562-563, 614, 618
Ophryoxinae Smirnov, 1976 (подсемейство, ранг повышен) – 25
Ophryoxus Sars, 1862 – 7, 17, 25, 48, 64, 102, 120, 134, 136, 143, 149, 171, 182, 205, 218, 231, 241, 252-253, 265, 283-285, 309, 313, 323, 395, 400, 405, 408, 444, 457, 562, 572, 602
O. gracilis Sars, 1862 – 7, 48, 64, 102, 120, 136, 143, 182, 205, 218, 241, 265, 309, 323, 395, 400, 572, 602
Oxyurella Dybowski et Grochowski, 1894 – 95, 130, 160, 163, 194, 198, 304, 341, 363, 366, 410, 448, 595
O. longicaudis (Birge, 1910) – 95
O. singalensis (Daday, 1898) – 89, 127, 157, 194, 198, 209, 226, 363
O. tenuicaudis (Sars, 1862) – 95, 130, 163, 198, 410, 595
Ostracoda Lateille, 1802 (класс) – 96, 409, 413, 415, 435, 458, 568, 578-579, 585, 588, 601
Ovalona Van Damme et Dumont, 2008 – 17, 85, 607
O. meridionalis (Sinev, 2006) – 85, 155
Palaeorak Kotov, 2009 – 371, 379, 383-384, 386, 523
P. scherbakovi Kotov, 2009 – 371, 379, 383, 386
Paracyclestheria Shen et Dai, 1987 – 538
Parakozhowia Kotov, 2000 – 17, 88, 156, 193, 231, 405, 590
P. baikalensis (Vasiljeva et Smirnov, 1969) – 88, 156, 193
Paralona Šrámek-Hušek, Strašcraba et Brtek, 1962 – 81, 95, 153, 165, 169, 189, 229, 231, 275, 405, 468, 579
P. pigra (Sars, 1862) – 81, 153, 169, 189, 275, 405, 579
Parophryoxus Doolitle, 1909 – 25, 171, 231, 283-284, 286, 309, 341, 408
P. tubulatus Doolitle, 1909 – 309
Parvalona Van Damme, Kotov et Dumont, 2005 – 17, 405, 411-412, 448, 608
Penilinae Dana, 1849 (подсемейство) – 550
Penilia Dana, 1852 – 199, 451, 454, 459, 461, 463, 466, 476, 488, 549-550, 595
P. avirostris (Dana, 1849) – 199, 488, 595
Phreatalona Van Damme, Brancelj et Dumont, 2009 – 17, 125, 155, 192, 414-415, 607
P. labrosa (Vasiljeva et Smirnov, 1969) – 125, 155, 192, 604
P. smirnovi (Petkovski & Floessner, 1972) – 414
Phyllopoda Preuss, 1951 (макротаксон) – 425, 453, 459, 479, 537, 548, 570, 576, 578, 588, 594, 596, 601, 605, 609, 616, 619
Picripleuroxus Frey, 1993 – 96, 130, 159, 167
P. striatus (Schödler, 1862) – 96, 130, 167
Planicirclus Frey, 1991 – 42, 167, 284
P. alticarinatus Frey, 1991 – 167
Pleuroxus Baird, 1843 – 7, 16, 82-83, 95, 101, 110, 130, 132, 140, 153, 159, 163, 165, 167, 169-171, 175, 190, 197-198, 200, 209-210, 213, 225, 273-274, 277-281, 333, 400, 403, 405, 408, 499, 508, 577, 582, 590-591, 599, 602, 605

P. aduncus (Jurine, 1820) – 167, 197, 582, 605
P. annandalei (Daday, 1908) – 197, 591
P. caca Harding, 1955 – 82, 101, 153, 169, 190, 209, 225
P. fryeri Kotov, Sinev et Berrios, 2010 – 274
P. hastirostris Sars, 1904 – 167
P. helvenacus Frey, 1991 – 110
P. paraplesius Frey, 1993 – 197
P. pamirensis (Werestschagin, 1923) – 165, 197, 591
P. procurvus Birge, 1879 – 167, 171, 602
P. trigonellus (O. F. Müller, 1776) – 82, 110, 130, 153, 169, 190, 197-198, 405, 599
P. truncatus (O.F.Müller, 1785) – 83, 153, 167, 171, 333
P. uncinatus Baird, 1850 – 82, 130, 140, 153, 167, 190, 225, 256, 273, 405, 488, 622
P. wittsteini Studer, 1878 – 7, 82, 101, 132, 163, 175, 197, 200, 213, 277-281
Plurispina Frey, 1991 – 110, 159, 284, 444, 553
P. chauliodus Frey, 1991 – 110
Podon Lilljeborg, 1853 – 573
Podonidae Mordukhai-Boltovskoi, 1968 (семейство) – 461, 549, 570-571, 595
Polyphemidae Baird, 1845 – 529, 549, 571, 595
Polyphemus O.F. Müller, 1785 – 10, 440-441, 452, 463, 474-475, 503, 529, 550, 554, 568, 584, 610
P. pediculus (Linnaeus, 1761) – 10, 440-441, 452, 474, 568, 610
Proanomopoda ord.nov. (вымерший отряд) – 370, 559, 561, 619
Prochydoridae Smirnov, 1992 (семейство) – 370-371, 375-376, 379-384, 386, 468, 516, 522-524, 559, 561, 590
Prochydorus Smirnov, 1992 – 370, 379-381, 384-385, 523
P. rotundus Smirnov, 1992 – 370, 379-381, 384
Pseudochydorus Fryer, 1968 – 93, 96, 159, 163-164, 231, 254, 284, 408, 418, 420, 458, 607
P. globosus Baird, 1843 – 93, 96, 163, 254, 607
Pseudomoina Sars, 1912 – 65, 103, 110, 112, 136, 144, 171, 174, 183, 191, 205, 219, 231, 243, 252, 283-286, 324, 340
P. lemnae (King, 1853) – 65, 103, 110, 136, 144, 183, 205, 219, 243, 324
Pseudomonospilus Smirnov, 2001 – 17, 161, 405, 412-413
P. biocellatus Smirnov, 1994 – 413
Pseudopenilia Sergeeva, 2004 – 466, 529, 572
P. bathyalis Sergeeva, 2004 – 529
Pseudosida Herrick, 1884 – 459, 473, 555
Pseudosida sp. – 473
„Pulex aquaticus arborescens“ in Swammerdam, 1669 – 10
Radopoda Dumont et Silva-Briano, 1998 emend. nov. (подотряд) – 25-26, 490-491, 517-519, 559-560, 579-580, 618
Rak Smirnov et Timms, 1983 – 16, 159, 171
Rechbachiella Müller, 1983 – 424-425, 451, 454, 468, 472, 475, 478, 482, 532, 536, 609
Remipedia Yager, 1981 (класс) – 29
Rhynchochydorus Smirnov et Timms, 1983 – 159, 408
R. australiensis Smirnov et Timms, 1983 – 408
Rhynchotalona Norman, 1903 – 89, 95, 127, 129-130, 157, 160, 165-166, 196, 226, 326, 408, 412, 454-455
R. falcata (Sars, 1862) – 89, 95, 127, 129-130, 157, 166, 196, 226
Sarsilatona Korovchinsky, 1895 – 405, 459, 466, 554-555
Saycia Sars, 1904 – 42, 96, 133, 249, 253, 283-284, 286, 308-310, 444, 488, 495-496, 520, 581
S. cooki (King, 1866) – 133, 249, 253, 305, 310, 488
Sayciidae Frey, 1967 sensu Dumont, Silva-Briano, 1998 (семейство, не принимается как валидное) – 26-27, 520, 564
Sayciinae Frey, 1967 (подсемейство) – 24, 133, 159, 283, 305, 522, 524, 560, 563-564, 605

Scapholeberinae Dumont, Pensaer, 1983 (подсемейство) – 24, 27, 134, 165, 174, 282, 311, 326, 342, 397, 400, 449, 459, 561, 579
Scapholeberis Schoedler, 1858 – 18, 24, 57-58, 98, 110-111, 116, 123, 131, 134-135, 141, 143, 165, 167, 172, 178, 202, 212, 215, 239, 252-253, 291, 312, 376, 397-398, 404, 449, 455, 459, 517, 561, 609
S. echinulata Sars 1903 – 57, 111
S. microcephala Sars 1890 – 58, 98, 116, 135, 178, 202, 215, 291
S. mucronata (O. F. Müller 1776) – 58, 116, 135, 239, 253, 291, 609
S. spinifera (Nicolet 1849) – 111
Sida Straus, 1820 – 36, 362, 425-426, 431, 438-439, 454, 458, 466, 468, 473, 476, 488, 490, 524, 555-556, 590, 607
S. crystallina (O. F. Müller, 1776) – 36, 362, 438-439, 473, 590, 607
S. ortiva Korovchinsky, 1979 – 480
Sididae Baird, 1850 (семейство) – 369-371, 431, 458, 463, 549-550, 554, 568, 589, 601
Sidinae Baird, 1850 (подсемейство) – 371, 554
Sidini Baird, 1850 (триба) – 370-371, 554
Simocephalus Schoedler, 1858 – 11, 18, 21-22, 57-58, 98, 111, 116, 131, 134-135, 141-143, 165, 170-171, 174, 178, 197, 202, 215, 229, 231-232, 236-237, 252, 260, 283, 290, 312-313, 326, 342, 360-362, 364, 366-367, 370-371, 376-378, 382, 401, 444, 446, 457, 460, 517, 553, 555, 558, 561, 571, 574, 577, 587, 595-599, 610
Simocephalus (*Aquipiculus*) Orlova-Bienkowskaja, 1995 (подрод) – 313
S. acutirostratus (King, 1853) – 131, 141, 237, 596
Simocephalus (*Coronocephalus*) Orlova-Bienkowskaja, 1995 (подрод) – 141
S. exspinosus (De Geer, 1778) – 58, 98, 141-142, 178, 197, 202, 215, 237, 260, 290, 362, 367, 460
S. lusaticus Herr, 1917 – 57, 165, 574
S. serrulatus (Koch, 1841) – 131, 197, 237, 571
S. vetulus (O. F. Müller, 1776) – 11, 58, 135, 141-142, 202, 232, 236, 283, 361-362, 577, 587, 610
Siphonostomatoida Thorell, 1859 – 453, 587
Smirnovidaphnia Kotov, 2007 – 370, 372
S. smirnovi Kotov, 2007 – 370, 372
S. testacea (Smirnov, 1971) – 369-370, 372
Spinalona Ciros-Pérez et Elías-Gutiérrez, 1997 – 160, 163, 166, 200, 213, 253, 405, 412-414, 511, 590
S. anophtalma Ciros-Pérez et Elías-Gutiérrez, 1997 – 163, 166, 200, 213, 253, 414, 590
Spinicaudata Linder, 1945 – 149, 430-431, 435, 448-454, 458-459, 465, 472-473, 481, 492-493, 501-503, 525, 528, 537-539, 542, 546, 552, 581-582, 597-600, 606-607, 609, 619
Streblocerus Sars, 1862 – 17, 25, 65-66, 101, 103, 122, 134, 137, 145, 149, 158, 197, 206, 210, 212, 219, 231, 283-284, 309, 313-314, 323, 405, 408, 412
S. pygmaeus Sars, 1901 – 66, 101, 103, 137, 145, 149, 158, 206, 219, 405
S. serricaudatus (Fischer, 1849) – 65, 122, 137, 145, 149, 158, 197, 219, 309, 323, 405, 412
Tretocephala Frey, 1965 – 89, 127, 129, 157, 161, 196, 251, 253, 275, 454-455
T. ambigua (Lilljeborg, 1901) – 89, 127, 129, 157, 196, 251, 253, 275
Triops sp. – 450, 547
Unapertura Sarmaja-Korjonen, Hakojaervi et Korhola, 2000 – 17, 389
U. latens Sarmaja-Korjonen, Hakojaervi et Korhola, 2000 – 389
Wlassiscia Daday, 1903 – 27, 103, 122, 134, 137, 146, 149, 210, 231, 283-284, 297, 309, 314, 324, 496, 631
W. pannonica Daday, 1904 – 103, 122, 137, 146, 297, 309, 324

Содержание

Предисловие, не имеющее прямого отношения к Cladocera 3
Введение 6
Благодарности 8
Глава 1. Очерк истории исследований морфологии, систематики, эмбриологии и филогении Anomopoda 10
1.1. Морфология и систематика 10
1.2. Макросистема и филогения Anomopoda 22
1.3. Изучение эмбрионального развития Anomopoda и других Cladocera 28
1.4. Выведение Cladocera из покоящихся яиц 30
1.5. Заключение главы 31
Глава 2. Материал и методика 32
2.1. Изучение фиксированного материала 32
2.2. Изучение эмбрионов при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) 35
2.3. Изучение эмбрионального развития *in vitro* 35
2.4. Индуцирование появления самцов ювенильным гормоном 36
2.5. Кладистика 36
2.6. База данных по Cladocera 37
2.7. Буквенные обозначения на иллюстрациях 37
Глава 3. Сравнительная морфология Anomopoda 40
3.1. Детальность описаний как основа сравнительной морфологии 40
3.2. Общее строение тела партеногенетических самок 41
3.3. Покровы 93
3.4. Головной отдел 111
3.5. Раковинка 164
3.6. Грудной отдел (торакс) 172
3.7. Брюшной отдел (абдомен) 174
3.8. Постабдомен (каудальный отдел) 174
3.9. Головные конечности 199
3.9.1. Антенна I 199
3.9.2. Антенна II 212
3.9.3. Мандибулы 232
3.9.4. Ротовые части 253
3.10. Торакальные конечности 254
3.11. Строение гамогенетических самок 287
3.12. Строение самцов 314
Глава 4. Наблюдения за развитием эмбрионов как основа гомологизации морфологических структур 343
4.1. Заметка о периодизации эмбрионального развития Cladocera 343
4.2. Общая последовательность событий в эмбриогенезе Anomopoda на примере *Daphnia galeata* (при температуре 22°C) 344
4.3. Формирование головных и торакальных конечностей на примере *Eurycercus lamellatus* 354
4.4. К вопросу о тагмозисе Anomopoda и гомологизации их конечностей 360
4.5. Разнообразие строения дорсального органа у поздних эмбрионов 366
Глава 5. Ископаемые Cladocera 368
5.1. Палеозойские находки 368
5.2. Мезозойские находки 368
5.3. Подтверждение древности Cladocera и обычности их присутствия в до-кайнозойских отложениях 387
5.4. Краткая заметка о кайнозойских находках 388
5.5. Перспективы дальнейших исследований 389

Глава 6. Экологическая морфология ... 390
6.1. Относительный характер экологического объяснения морфологических особенностей ... 390
6.2. Адаптации к жизни во временных водоемах ... 391
6.3. Адаптации к планктонному образу жизни ... 392
6.4. Адаптации к жизни в нейстоне ... 404
6.5. Адаптации к бентосному образу жизни ... 404
6.6. Адаптации к обитанию в интерстициали ... 415
6.7. Адаптации к пещерному образу жизни ... 417
6.8. "Полуназемные" (semi-terrestrial) Cladocera ... 417
6.9. Адаптации к макрофагии ... 418
Глава 7. Эволюционная морфология Anomopoda и Cladocera в целом ... 422
7.1. Тагмозис и сегментация ... 422
7.2. Эволюция основных морфологических структур ... 431
7.3. Головные и торакальные конечности ... 464
7.4. Гамогенетические особи ... 491
7.5. Олигомеризация ... 506
7.6. Уродства ... 508
Глава 8. Филогения Anomopoda ... 512
8.1. Эволюционно-морфологический подход ... 512
8.2. Формальный кладистический анализ ... 513
8.3. Сходство выводов эволюционно-морфологического и кладистического анализов ... 513
8.4. Анализ основных монофилетических и парафилетических групп в пределах Anomopoda ... 513
8.5. Гипотетический предок современных Anomopoda ... 520
8.6. Отсутствие синапоморфий у Anomopoda и Prochydoridae ... 522
Глава 9. Филогения Cladocera ... 525
9.1. Филогенетическое дерево Cladocera ... 525
9.2. Анализ основных монофилетических и парафилетических групп в пределах Cladocera ... 525
9.3. Ископаемый отряд Cryptopoda на филогенетическом дереве Cladocera ... 533
9.4. Гипотетический предок Cladocera ... 534
Глава 10. Происхождение Cladocera и ранняя дифференциация Anomopoda ... 536
10.1. Древность Branchiopoda ... 536
10.2. Правомочность взглядов о происхождении Cladocera от "Conchostraca" при принятии допустимости парафилетических таксонов ... 537
10.3. Изменение представлений о древности Cladocera и Anomopoda ... 540
10.4. Отказ от представлений о полифилии Cladocera ... 542
10.5. Вопрос о неотеническом происхождении Cladocera ... 544
10.6. Континентальные водоемы как место возникновения Cladocera ... 547
10.7. Анцестральный образ жизни Cladocera ... 551
10.8. Уход "Conchostraca" во временные водоемы и магистральное направление экологической эволюции Cladocera ... 552
10.9. Неоднократность выхода Cladocera в планктон ... 554
10.10. Раннее обособление Anomopoda ... 556
10.11. Мои данные в контексте обсуждения реликтового статуса Cladocera ... 557
Глава 11. Макросистема ... 559
11.1 Отряд Proanomopoda ord. nov.и подотряды Anomopoda ... 559
11.2. Целесообразность выделения отдельных семейств ... 561
Общее заключение ... 566
Список литературы ... 568
Глоссарий ... 611
Алфавитный указатель полных названий таксонов ракообразных и некоторых других животных ... 620

Contents

Introduction 6
Acknowledgements 8
Chapter 1. Historical essay on morphology, taxonomy, embryology and phylogeny of Anomopoda 10
1.1. Morphology and taxonomy 10
1.2. Macrosystem and phylogeny of Anomopoda 22
1.3. Study of embryonic development of Anomopoda and other cladocerans 28
1.4. Hatching of cladocerans from resting eggs 30
1.5. Conclusions of chapter 31
Chapter 2. Material and methods 32
2.1. Study of preserved material 32
2.2. Study of embryos with scanning electron microscope (SEM) 35
2.3. Study of embryonic development *in vitro* 35
2.4. Induction of male appearance by juvenile hormone 36
2.5. Cladistics 36
2.6. Database on Cadocera 37
2.7. Abbreviations in illustrations 37
Chapter 3. Comparative morphology of Anomopoda 40
3.1. Obligatoriness of detailed descriptions as a basis for comparative morphology ... 40
3.2. General morphology of parthenogenetic females 41
3.3. Covers 93
3.4. Head 111
3.5. Carapace 164
3.6. Thorax 172
3.7. Abdomen 174
3.8. Postabdomen (caudal tagm) 174
3.9. Head appendages 199
3.9.1. Antenna I 199
3.9.2. Antenna II 212
3.9.3. Mandible 232
3.9.4. Mouth parts 253
3.10. Thoracic appendages 254
3.11. Morphology of gamogenetic females 287
3.12. Morphology of males 314
Chapter 4. Observations of embryogenesis as a basis for homologisation of morphological structures 343
4.1. Note on periodisation of embryogenesis in Cladocera 343
4.2. General sequence of events in embryogenesis of Anomopoda, case of *Daphnia galeata* (under 22°C) 344
4.3. Formation of head and thoracic appendages in *Eurycercus lamellatus* 354
4.4. Questions on tagmosis in Anomopoda and homologisation of their appendages 360
4.5. Diversity of dorsal organ structure in late embryos 366
Chapter 5. Fossil Cladocera 368
5.1. Palaeozoic records 368
5.2. Mesozoic records 368
5.3. Confirmation of antiquity of Cladocera and their commonness in pre-Caenozoic fossil layers 387
5.4. Brief note on Caenozoic records 388
5.5. Prospects of futher studies 389

Chapter 6. Ecological morphology 390
6.1. Relativeness of ecological explanation of morphological adaptations 390
6.2. Adaptations to life in temporary water bodies 391
6.3. Adaptations to planktonic mode of life 392
6.4. Adaptations to life in neuston 404
6.5. Adaptations to benthic mode of life 404
6.6. Adaptations to intersticial mode of life 415
6.7. Adaptations to life in caves 417
6.8. "Semi-terrestrial" Cladocera 417
6.9. Adaptations to macrophagy 418
Chapter 7. Evolutionary morphology of Anomopoda and Cladocera 422
7.1. Tagmosis and segmentation 422
7.2. Evolution of main morphological structures 431
7.3. Head and thoracic appendages 464
7.4. Gamogenetic specimens 491
7.5. Oligomerisation 506
7.6. Abnormalities 508
Chapter 8. Phylogeny of Anomopoda 512
8.1. Evolutionary-morphology approach 512
8.2. Cladistic analysis 513
8.3. Similarity of conclusions from evolutionary-morphology and cladistic analyses 513
8.4. Analysis of main monophyletic and paraphyletic clades within Anomopoda 513
8.5. Hypothetical ancestor of Recent Anomopoda 520
8.6. Absence of synapomorphies in Anomopoda and Prochydoridae 522
Chapter 9. Phylogeny of Cladocera 525
9.1. Phylogenetic tree of Cladocera 525
9.2. Analysis of main monophyletic and paraphyletic groups within Cladocera .. 525
9.3. Position of fossil order Cryptopoda in phylogenetic tree of Cladocera 533
9.4. Hypothetic ancestor of Cladocera 534
Chapter 10. Origin of Cladocera and earlier differentiation of Anomopoda 536
10.1. Antiquity of Branchiopoda 536
10.2. Competence of ideas on origin of Cladocera from "Conchostraca" in case of acceptance of paraphyletic taxon allowability 537
10.3. Change of ideas on antiquity of Cladocera and Anomopoda 540
10.4. Rejection of ideas on polyphiletic status of Cladocera 542
10.5. Question on neotenic origin of Cladocera 544
10.6. Continental water bodies as a place of Cladocera origin 547
10.7. Ancestral mode of life in Cladocera 551
10.8. Escape of "Conchostraca" to temporary water bodies and a main direction of ecological evolution of Cladocera 552
10.9. Repeated penetration of the plankton by Cladocera 554
10.10. Earlier differentiation of Anomopoda 556
10.11. Significance of my data for discussion of relict status of the Cladocera 557
Chapter 11. Macrosystem 559
11.1 Order Proanomopoda ord. nov. and sub-orders of Anomopoda 559
11.2. Advisability of separation of some anomopod families 561
General conclusions 566
Reference list 568
Glossary 611
Alphabetic index of Crustacea and some other animals (with full names) 620

Brief Abstract

Alexey A. Kotov. Morphology and phylogeny of the Anomopoda (Crustacea: Cladocera)

Crustaceans of the order Anomopoda Sars, 1865 (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) are the animals which are very diverse in their morphology and dominated in the plankton, littoral zone, benthos and neuston of continental water bodies of all types in all continents. The author is aimed to revise the previously obtained and original data on the morphology, embryology, taxonomy, palaeontology and phylogeny of the Anomopoda and to represent a kind of Encyclopedia on their morphology and morphological evolution. The author believes that such step is necessary for a general improvement of the study level in this group. An important peculiarity of this book is that the analysis of morphological characters is performed independently of any ideas of a value of particular structures for taxonomy, in contrast to majority of previous publications. In this book, a new order of extinct cladocerans and a new suborder of Recent Anomopoda are proposed. The book is addressed to a wide range of hydrobiologists and zoologists using different approaches in their work, from undergraduate students to experienced researchers.

Научное издание

А.А. Котов

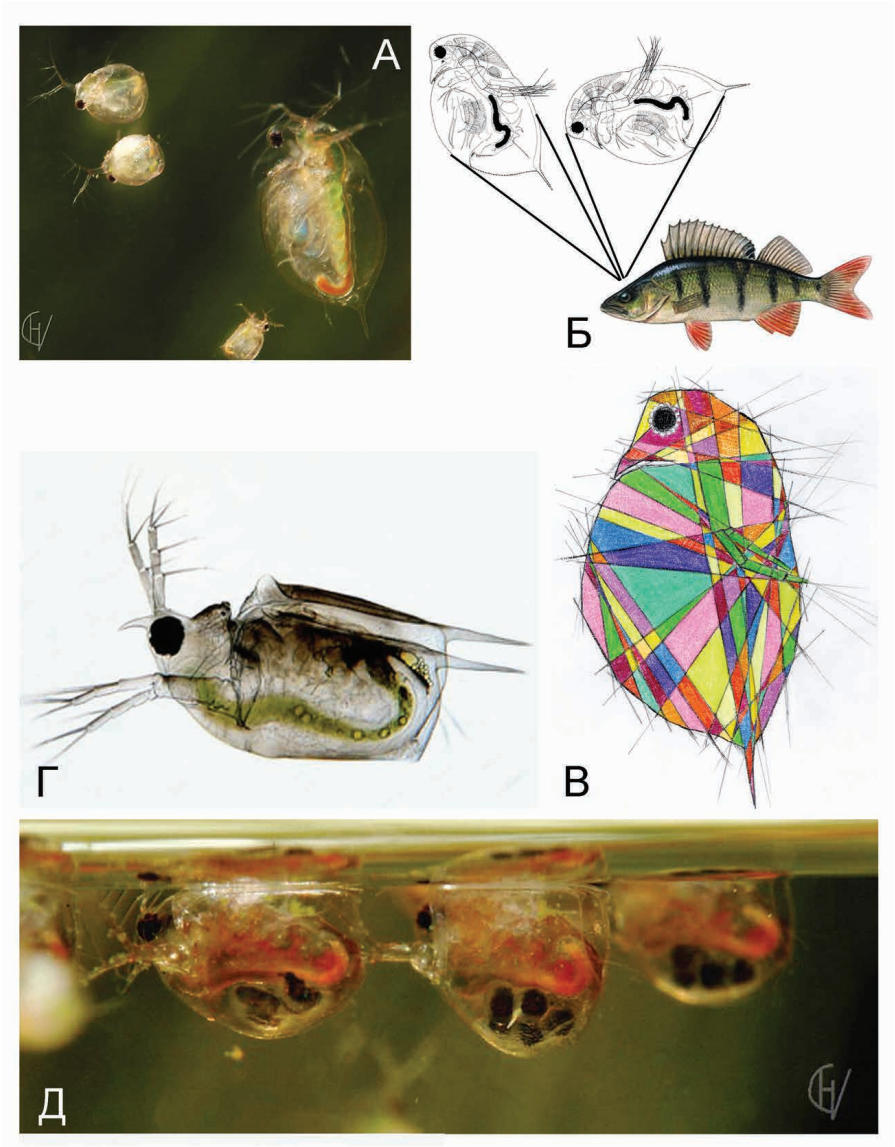
МОРФОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ANOMOPODA (CRUSTACEA: CLADOCERA)

Под редакцией к.б.н. Е.Ю. Ворониной

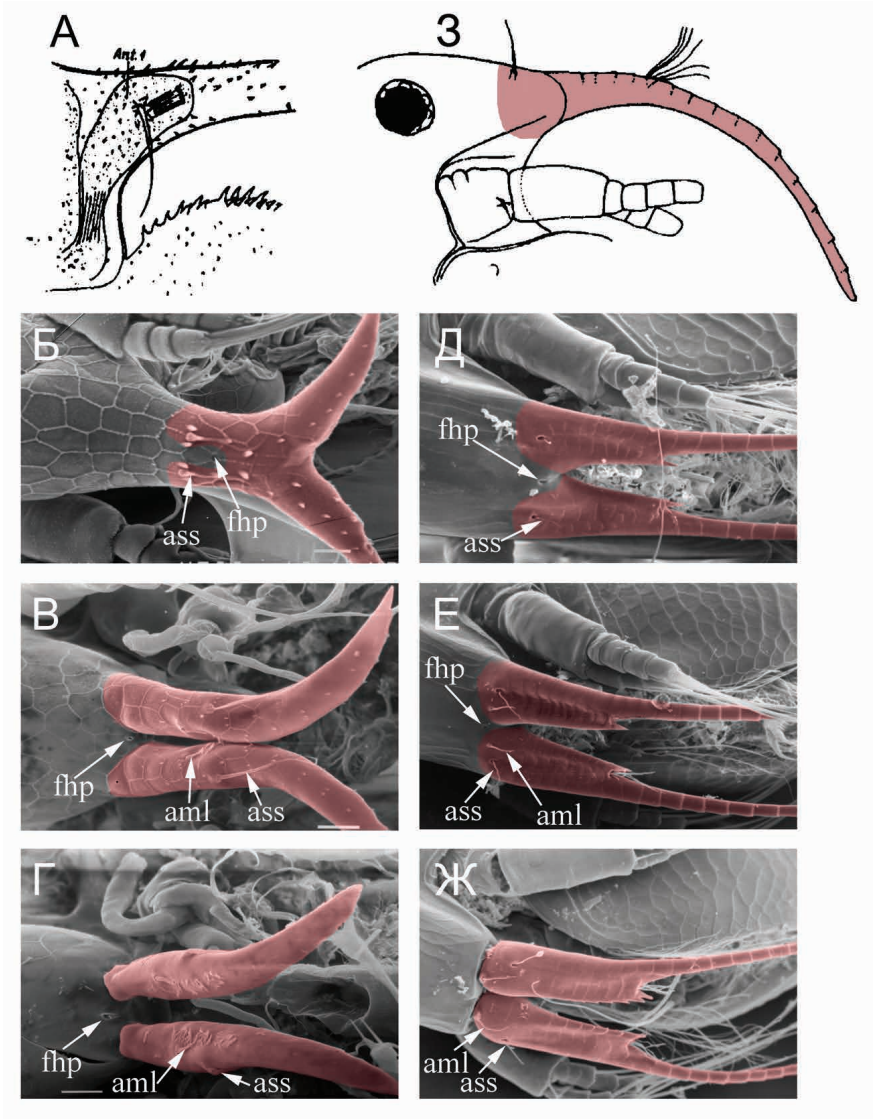
Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 638 с.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»
Москва, ул. 5-я Кабельная, 2б

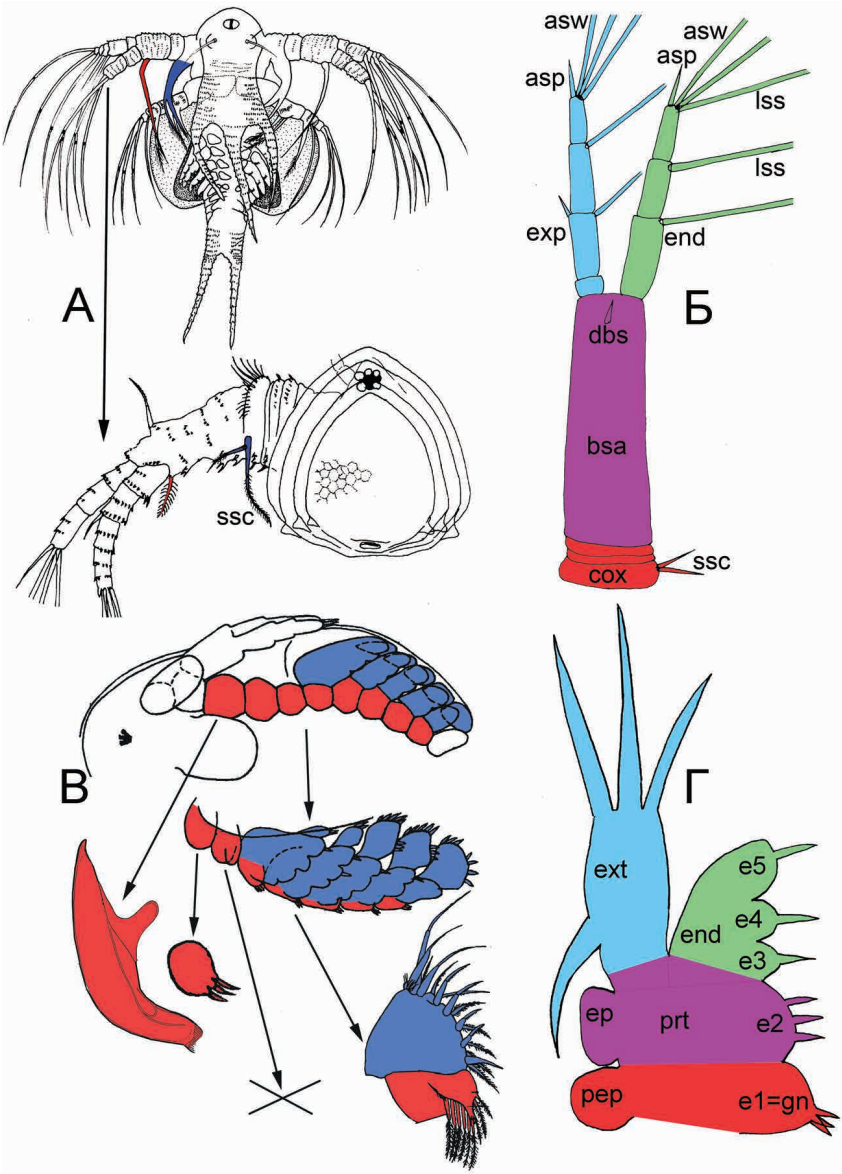
Подписано в печать 09.04.2013.
Формат 60x90/16. Объем 42 усл.печ.л. Бум. офсетная.
Тираж 250 экз.



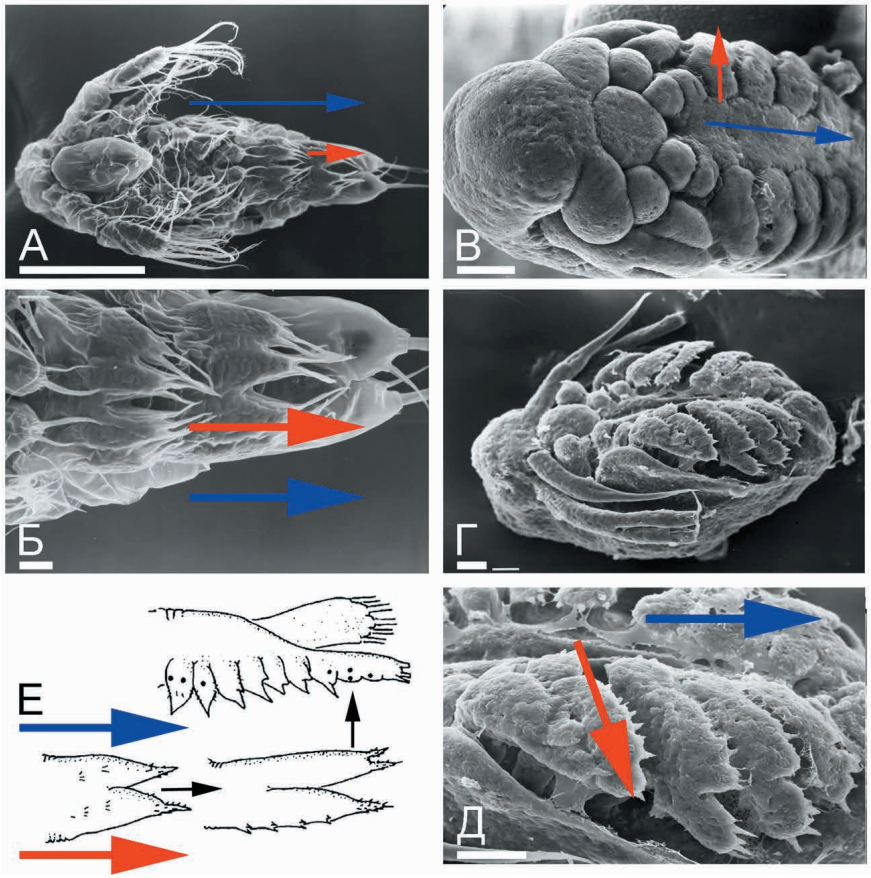
Цветная вкладка 1. Экологическая морфология Daphniidae:
А — Плывущие рядом представители родов *Ceriodaphnia* и *Daphnia*, обратите внимание на разницу в положении продольной оси тела при движении; Б — Уменьшение заметности *Daphnia* вследствие расположения оси тела практически вертикально; В — *Daphnia curvirostris*, изображенная в стиле кубизм — данный рисунок М.А. Гололобовой призван продемонстрировать субъективность восприятия формы различными исследователями; Г — окраска *Scapholeberis mucronata*; Д — *Megafenestra aurita*, самки на нижней стороне поверхностной пленки воды. Фотографии А и Д опубликованы с любезного разрешения Г. Виссера (Gerard Visser).



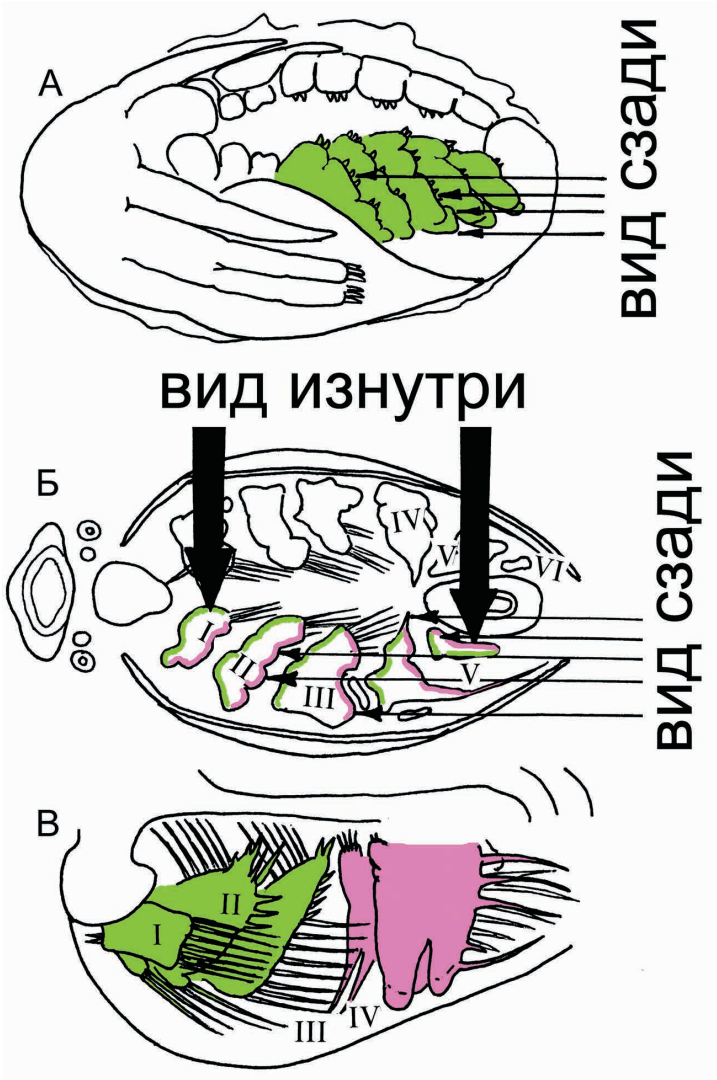
Цветная вкладка 2. Слитые с головой основания антенн I "Conchostraca" (А) и самок Bosminidae (Б-З):
А – первая пост-ларвальная стадия *Lynceus gouldi* (Laevicaudata); Б-Г – взрослая самка, ювенильный самец второго возраста и взрослый самец *Bosminopsis deitersi*; Д-Ж – взрослая самка, ювенильный самец второго возраста и взрослый самец *Bosmina* cf. *longispina*; З – партеногенетическая самка *Bosmina longirostris*. Не в масштабе. Цветом помечены антенны I, свободные или слитые с головой. (А, З по: Gurney, 1926).



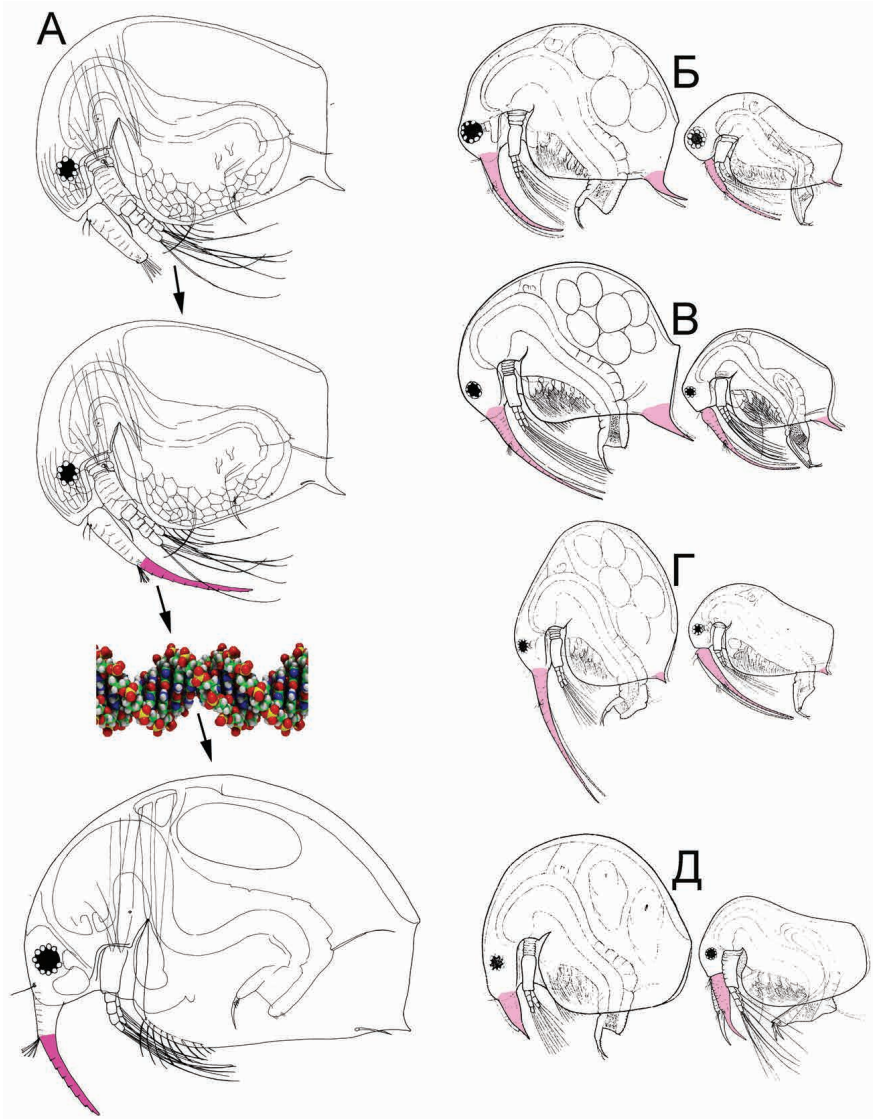
Цветная вкладка 3. Гомологизация головных и торакальных придатков Cladocera: А — Соответствие некоторых щетинок на антенне II Cladocera таковому у "Conchostraca" (сверху — *Cyzicus tetraceus*, снизу — *Ilyocryptus spinifer*); Б — Реконструкция антенны II гипотетического общего предка Anomopoda; В — Соответствие мандибулы и максиллы гнатобазе на торакоподе, на примере эмбриона *Eurycercus lamellatus* (Anomopoda); Г — Гомологизация частей торакопода Branchiopoda, которой я придерживаюсь в данной книге. Не в масштабе. (А: видоизменено из: Dumont, Negrea, 2002 и Kotov, Williams, 2000; Б-Г: ориг.).



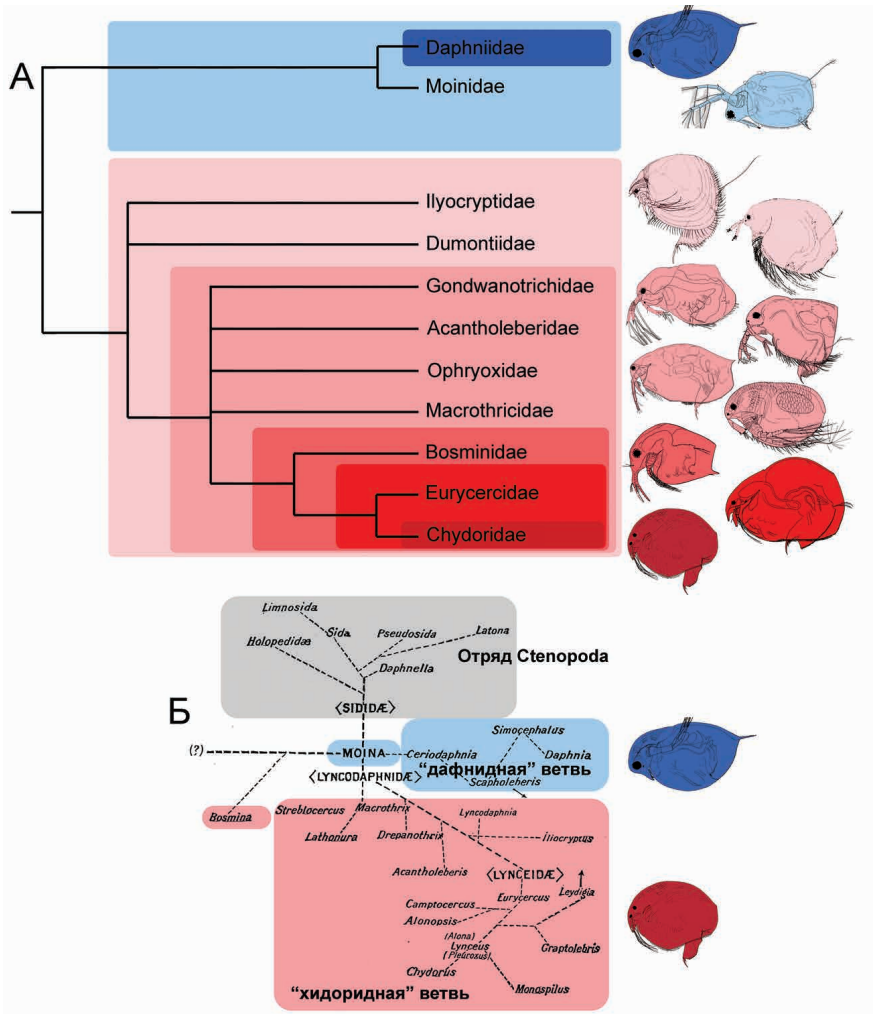
Цветная вкладка 4. Закладка торакоподов у различных Crustacea:
А-Б — Copepoda (*Eudiaptomus gracilloides*); В-Д — Branchiopoda (*Bosmina longirostris*); Е — кембрийская *Rehbachiella kinnekullensis*. Масштаб: А, В-Д — 0.1 мм; Б — 0.01 мм. Синим цветом помечена продольная ось тела, красным — продольная ось формирующегося торакопода. (Е по: Walossek, 1993).



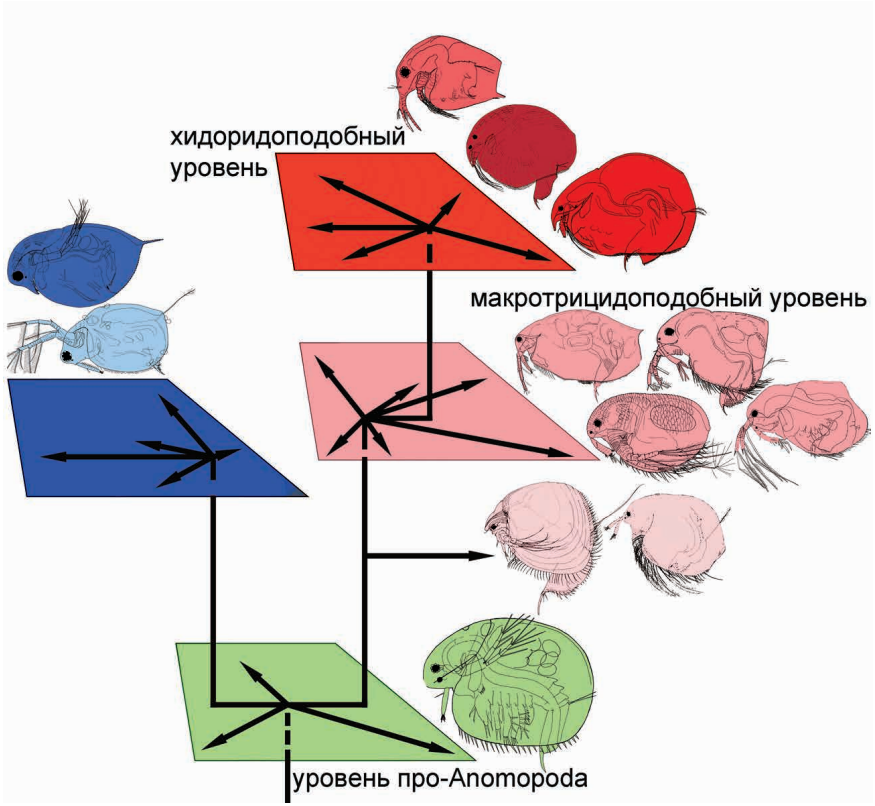
Цветная вкладка 5. Стороны торакальной конечности Anomopoda на примере *Bosmina*: А — эмбрион; Б-В — взрослое животное, система торакальных конечностей, продольный срез и вид изнутри. Не в масштабе. (Б-В по: Graf, 1930).



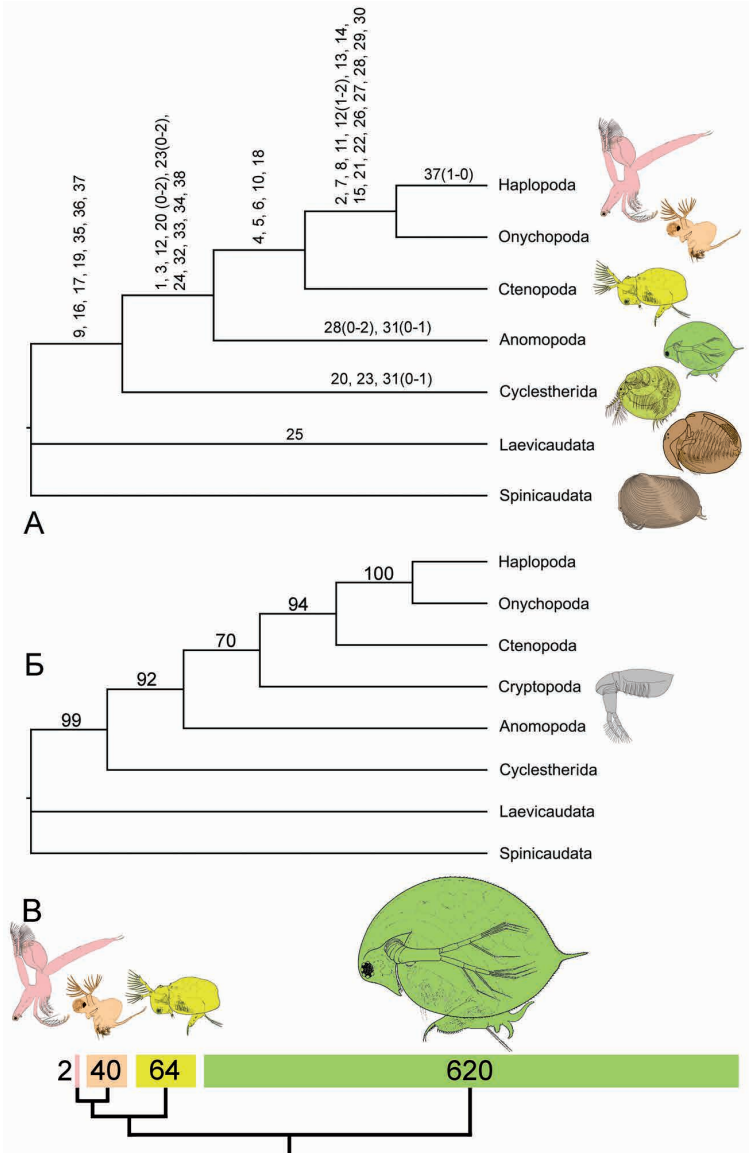
Цветная вкладка 6. Морфология антенн I *Bosmina*:
А — схема, объясняющая происхождение выроста на антенне I; Б — самец и самка *B.* (*Euboosmina*) cf. *longispina*; В — самец и самка *B.* (*E.*) cf. *longicornis*; Г — самец и самка *B.* (*E.*) cf. *cedersstroemi*; Д — самец и самка *B.* (*E.*) cf. *crassicornis*. Не в масштабе. (Б-Д по: Lilljeborg, 1901).



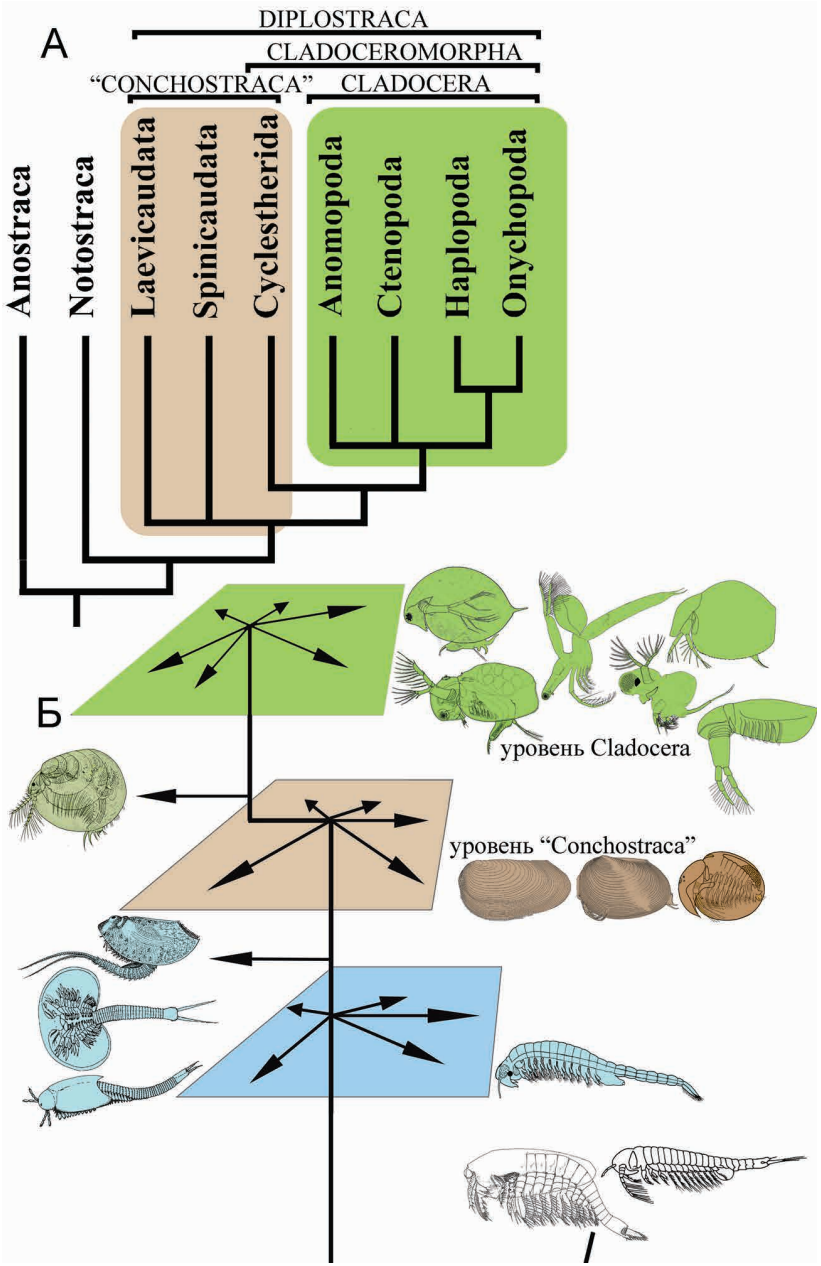
Цветная вкладка 7. Эволюционная морфоллогия Anomopoda:
А — Эволюционное дерево, построенное мной "конструктивно-морфологическим" методом; Б — Эволюционное дерево кладоцер по Геррику (Herrick, 1884) с помеченными мной основными эволюционными линиями Anomopoda.



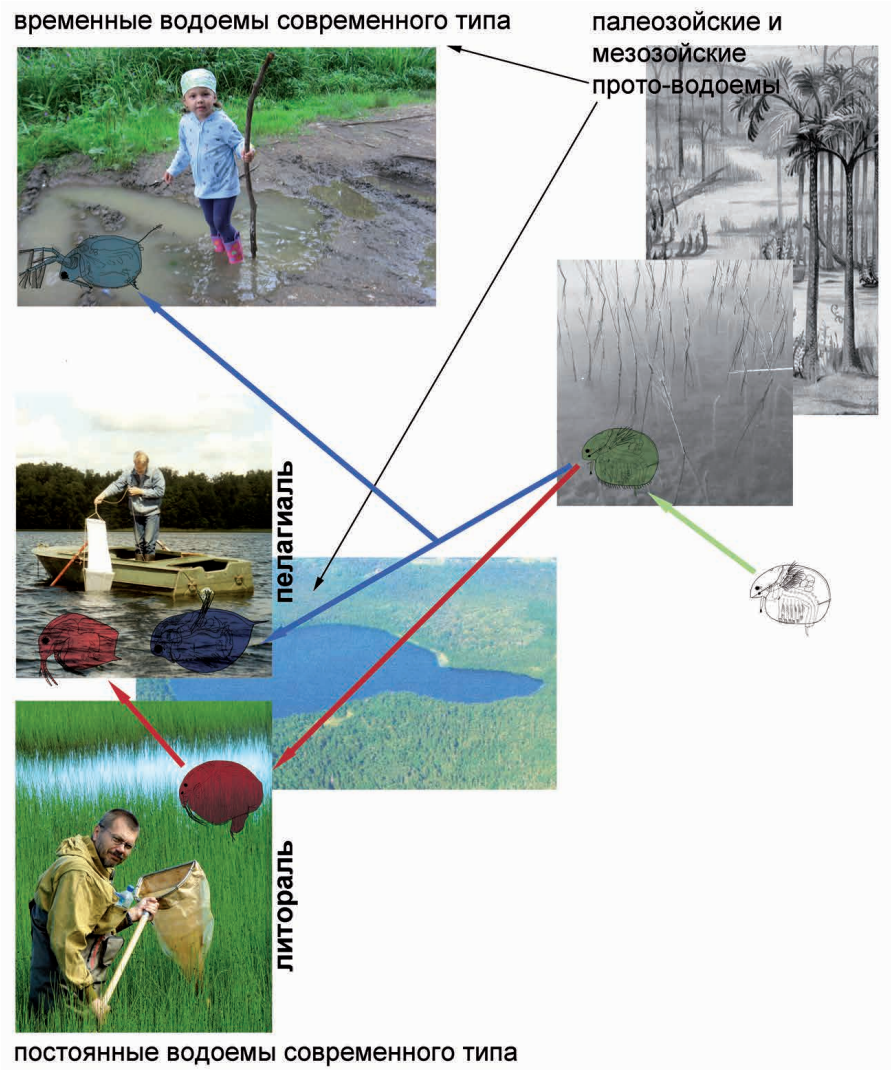
Цветная вкладка 8. Схема усложнения морфологической организации Anomopoda.



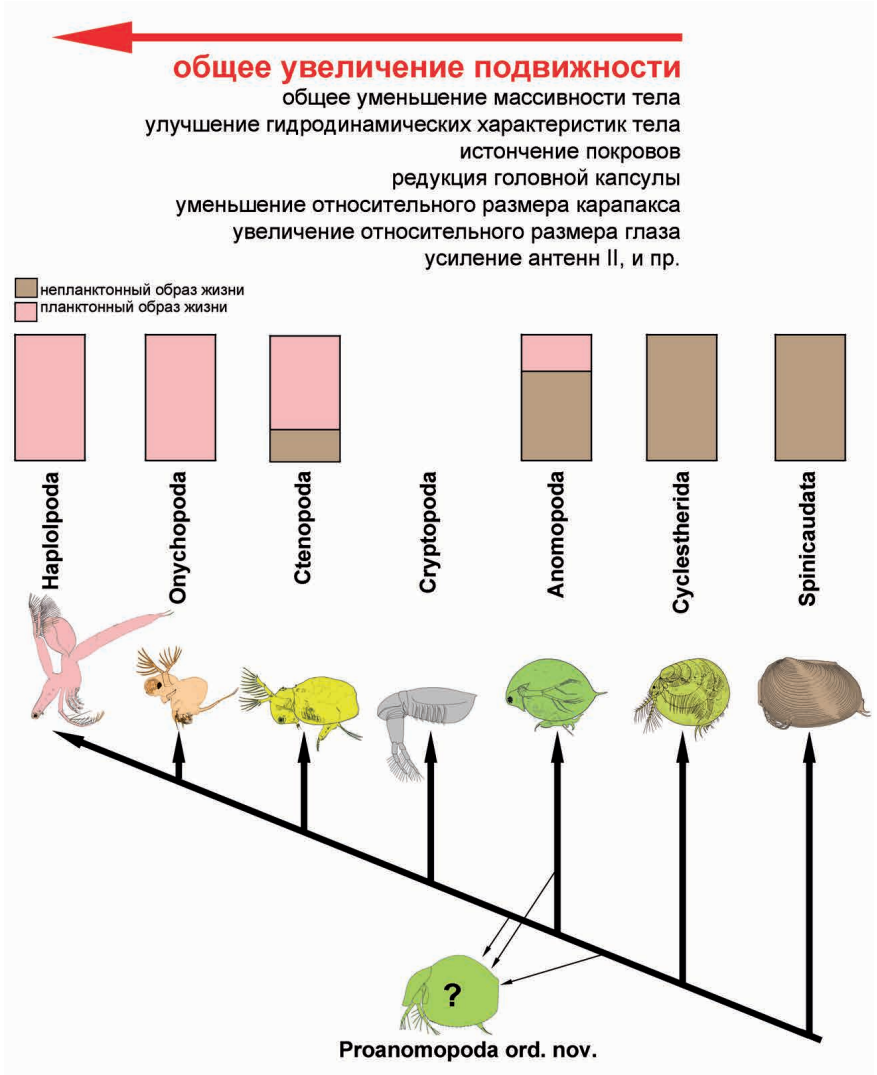
Цветная вкладка 9. Кладограмма для отрядов Cladoceromorpha: А — единственное наиболее экономное дерево для современных отрядов; Б — единственное наиболее экономное дерево для современных таксонов и вымершего юрского отряда Cryptopoda. Поскольку согласованное дерево, полученное в ходе бутстреп-теста (bootstrap 50% majority-rule consensus tree) не отличалось по топологии от наиболее экономного дерева, поддержка надежности клад (%) нанесена прямо на второе. В обоих случаях Spinicaudata и Laevicaudata были использованы в качестве двух внешних групп. В — кладограмма современных отрядов Cladocera, совмещенная с цветными прямоугольниками, ширина которых пропорциональна числу видов в каждом отряде.



Цветная вкладка 10. Эволюция Cladoceromorpha. А — Филогенетическое дерево Branchiopoda по: Olesen, 2003 с помеченными разными цветами парафилетическими “Conchostraca” и монофилетическими Cladocera. Б — Схема усложнения уровня организации Branchiopoda.



Цветная вкладка 11. Магистральное направление экологической эволюции Cladocera.



Цветная вкладка 12. Морфологическая эволюция отрядов Cladocera.