

На правах рукописи

Беккер Евгения Игоревна

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ
ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ РОДА EURYCERCUS BAIRD, 1843
(CLADOCERA: ANOMORPHA: EURYCERCIDAE)
МИРОВОЙ ФАУНЫ

03.02.04 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва

2012

Работа выполнена в лаборатории экологии водных сообществ и инвазий
Учреждения Российской академии наук Института проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Котов Алексей Алексеевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, в.н.с.
Беломорской биологической станции МГУ
Колбасов Григорий Александрович

доктор биологических наук, г.н.с. лаборатории
древнейших организмов Палеонтологического
института РАН
Пономаренко Александр Георгиевич

Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук
Институт биологии внутренних вод им. И.Д.
Папанина РАН

Защита состоится 7 февраля 2012 г. в 14.00 на заседании диссертационного
совета Д 002.213.01 при Учреждении Российской академии наук
Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу:
119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел./факс: 8 (495) 952 35 84,
www.sevin.ru, e-mail: zashita@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ОБН РАН по адресу:
119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан 28 декабря 2011г.

Ученый секретарь совета по защите
докторских и кандидатских диссертаций
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera, Crustacea) – одна из самых обычных групп пресноводных беспозвоночных животных, являющаяся объектом разнообразных гидробиологических исследований. Виды рода *Eurycercus* Baird, 1843 – одни из наиболее крупных представителей отряда Anomopoda Sars, 1865 и кладоцер в целом. Они населяют зарослевую зону многих водоемах Евразии и Северной Америки, а также присутствуют в Африке и Южной Америке. Представители рода являются важным компонентом пресноводных экосистем. Питаясь бактериями, детритом и водорослями, они, в то же время, сами служат кормовыми объектами для консументов второго порядка. В северных водоемах эврицеркусы составляют значительную часть рациона некоторых видов рыб. Благодаря хорошей сохранности головных щитов и створок, представители рода – важный объект в палеолимнологических исследованиях.

Однако, несмотря на существенную роль представителей рода в пресноводных экосистемах, его систематика остается слабо изученной. Долгое время считалось, что род включает в себя всего два вида, что негативно сказывалось на качестве фаунистических, зоогеографических и экологических исследований, в которых авторы касались эврицерцид. Последняя ревизия этого рода проведена Н.Н. Смирновым (1971), выделившим только три вида, хотя впоследствии другими исследователями было описано несколько новых таксонов из разных регионов.

Цель настоящей работы: систематическая ревизия рода *Eurycercus* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Eurycercidae) в объеме мировой фауны.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Заново исследовать морфологию всех ранее описанных представителей рода *Eurycercus*.
2. Проанализировать пригодность традиционных и новых морфологических признаков для различения близких видов и оценить правомочность выделенных ранее подродов и видов.
3. Реконструировать филогению рода.
4. Провести молекулярно-генетический анализ для подтверждения ревизии, основанной на морфологических данных.
5. На основе полученного оригинального материала уточнить представления о географическом распространении видов рода *Eurycercus* и попытаться выяснить историю расселения группы.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. В рамках диссертации впервые проведена полная систематическая ревизия рода *Eurycercus* в объеме мировой фауны. Впервые полностью проанализирован набор морфологических характеристик, используемых в систематике рода, предложены новые признаки, позволяющие добиться более надежной дифференциации близкородственных видов. Для всех ранее известных видов выполнены подробные морфологические описания, снабженные детальными иллюстрациями, многие особенности строения при этом описаны впервые.

Существенно изменены представления о видовом разнообразии рода, валидными признано 12 видов, в том числе описано три новых вида. На основе исследования морфологических признаков, а также данных молекулярно-генетического и филогенетического анализа обоснована новая схема подродовой структуры, предполагающая выделение в роде *Eurycercus* только двух подродов вместо обычно выделяемых трех. Представлена новая схема географического распространения представителей рода. Представители рода найдены во многих местообитаний, для которых они ранее не отмечались. Существенно изменены представления об ареалах некоторых видов. Выдвинуты гипотезы о возможных центрах формирования современного видового разнообразия рода и путях расселения видов.

Полученные данные имеют важное теоретическое значение для инвентаризации современного и прошлого биоразнообразия пресноводных водоемов, а также для выявления общих закономерностей в зоогеографическом распространении ветвистоусых ракообразных и пресноводных животных в целом. Данные по морфологии и филогении рода имеют значение для сравнительного анализа различных групп кладоцер и понимания филогенетических взаимосвязей внутри этой группы.

Практическая значимость. Впервые составлен ключ для определения эврицерцид мировой фауны, который может использоваться специалистами-гидробиологами для адекватного определения видового состава. Описания морфологии частей тела эврицерцид, хорошо сохраняющихся в донных отложениях, могут также использоваться при составлении определителей остатков животных в донных отложениях. Полученные данные могут быть использованы для подготовки курсов по зоологии беспозвоночных, палеоолиминологии и биогеографии.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на Всероссийской школе-конференции «Cladocera: систематика и биология» (Борок, 2007), XIII Международной школе-конференции молодых учёных «Биология внутренних вод» (Борок, 2007), Всероссийской научно-практической конференции с международным участием “Экология, эволюция и систематика животных” (Рязань, 2009), Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского «Экология водных беспозвоночных» (Борок, 2010), XIV Школа-конференция молодых учёных «Биология внутренних вод» (Борок, 2010), Российско-швейцарском семинаре "Cladocerans (Crustacea) as model organisms for ecological and evolutionary research approaching the age of genomics" (Фрибур, Швейцария, 2010), 9-м Международном симпозиуме по ветвистоусым ракообразным (Вербания, Италия, 2011) и на межлабораторных коллоквиумах ИПЭЭ РАН (2009 – 2011).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, в том числе 3 статьи в рецензируемых журналах из перечня ВАК РФ, еще одна статья из перечня ВАК принята в печать.

Структура и объем диссертации. Содержание диссертации изложено на 242 страницах машинописного текста. Работа состоит из введения, восьми глав, выводов, приложения, а также библиографического списка, содержащего 203 источника, в том числе 177 на иностранных языках. Работа проиллюстрирована 48 рисунками и 4 таблицами.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю А.А. Котову за всестороннюю помощь на всех этапах работы, Н.Н. Смирнову, Н.М. Коровчинскому, М.И. Шатуновскому за ценные советы, замечания и рекомендации, Д.Дж.Тэйлору (D.J. Taylor, Buffalo, USA) за предоставленную возможность использования предварительных молекулярно-генетических данных по роду *Eurycerus*, А.А. Ивановскому, Т.Г. Стойко и Ю.А. Мазею за годы плодотворного сотрудничества. Искренняя признательность всем коллегам и друзьям за неоценимую помощь в сборе полевого материала. Отдельное спасибо моим родителям за понимание, поддержку и уверенность в необходимости защиты.

Настоящее исследование поддержано грантами РФФИ (проекты 09-04-00201-а, 10-04-0009-к, 11-04-10038-к); Программой фундаментальных исследований Президиума РАН “Биологическое разнообразие” (проект 1.1.8.) и Региональным общественным фондом содействия отечественной науке.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обоснована актуальность темы, поставлены цели и задачи исследования.

ГЛАВА 1. СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ (обзор литературных источников)

В данном разделе рассмотрена история изучения клadoцep в целом, а также история изучения рода *Eurycercus*, единственного в семействе Eurycercidae Kurz, 1875 sensu Dumont et Silva-Briano, 1998. Специальный раздел посвящен обзору публикаций по анатомии, морфологии и физиологии представителей рода. Показано, что за довольно продолжительное время накопилось большое количество ценных, но разрозненных данных по морфологии и систематике, нуждающихся в переосмыслении и обобщении.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Используемый материал. Материалом для исследования послужили пробы более чем из 400 местообитаний (рис. 1). Малое число точек на нашей карте в южном полушарии связано не с низкой интенсивностью исследования этого региона, а с тем, что оттуда известны только единичные популяции эврицеркусов.

Сбор и обработка фиксированного материала. Личные сборы проводили в Московской, Архангельской, Пензенской областях и Республике Саха (Якутия) в открытом прибрежье и в зарослях макрофитов водоемов различного типа, при помощи небольшой планктонной сети (20–30 см в диаметре, с размером ячеи 100 мкм). Собранный материал фиксировали 95% этанолом. Также мы использовали многочисленные пробы, собранные нашими коллегами с применением различных методов сбора и фиксации.

Особей отбирали из фиксированного материала под бинокулярным стереомикроскопом и исследовали при помощи оптического микроскопа в капле водного раствора глицерина или глицерин-формальдегидной смеси. Минимум двух партеногенетических самок из каждого местообитания (если это было возможно) препарировали под стереомикроскопом для изучения деталей строения конечностей и постабдомена. Рисунки выполняли с использованием рисовального аппарата, установленного на микроскопе Olympus BX 41 или Olympus CX 41.

Анализ морфометрических характеристик. Для оценки правомочности использования морфометрических характеристик для различения двух североамериканских видов нами был повторно воспроизведен их анализ согласно схеме, предложенной Хэнн (Hann, 1982), с использованием регрессионного анализа возрастной изменчивости ряда признаков. Для наших измерений нами было отобрано по 10 особей из трех популяций из Индианы (север США) и двух из Северной Каролины (юг США). Для каждого признака, использованного Б. Хэнн для различения видов, нами была построена диаграмма его возрастной изменчивости в каждой популяции.

Филогенетический анализ. Для проведения кладистического анализа использован пакет программ RAUP 4.0b10 (Swofford, 2000). Филогенетические деревья строили методом максимальной парсимонии (maximum parsimony), используя алгоритм branch-and-bound, укоренение филогенетических деревьев проводили по внешней группе, в качестве которой использован гипотетический предок. Достоверность группирования клад проверяли, используя бутстреп-тест (bootstrap test), 100 повторностей.

Выделение ДНК для генетического анализа. Способы обработки полученных данных. При наличии материала, для каждого вида исследовали по несколько популяций. Для выделения ДНК использовали набор QuickExtract (Episentre). Стандартную полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили с использованием набора реактивов Go Taq reagent mix (Promega) и стандартных праймеров для COI участка митохондриального генома для беспозвоночных животных (Folmer et al., 1998). Полученные последовательности собирали и редактировали при помощи пакета программ Geneious 5. Деревья строили по критерию максимального правдоподобия. Достоверность полученных результатов оценивали при помощи двух методов: непараметрического бутстреп-теста (non-parametric bootstrapping) с использованием программы RAxML и теста уровня правдоподобия (approximate likelihood ratio tests) в программе Seaview.

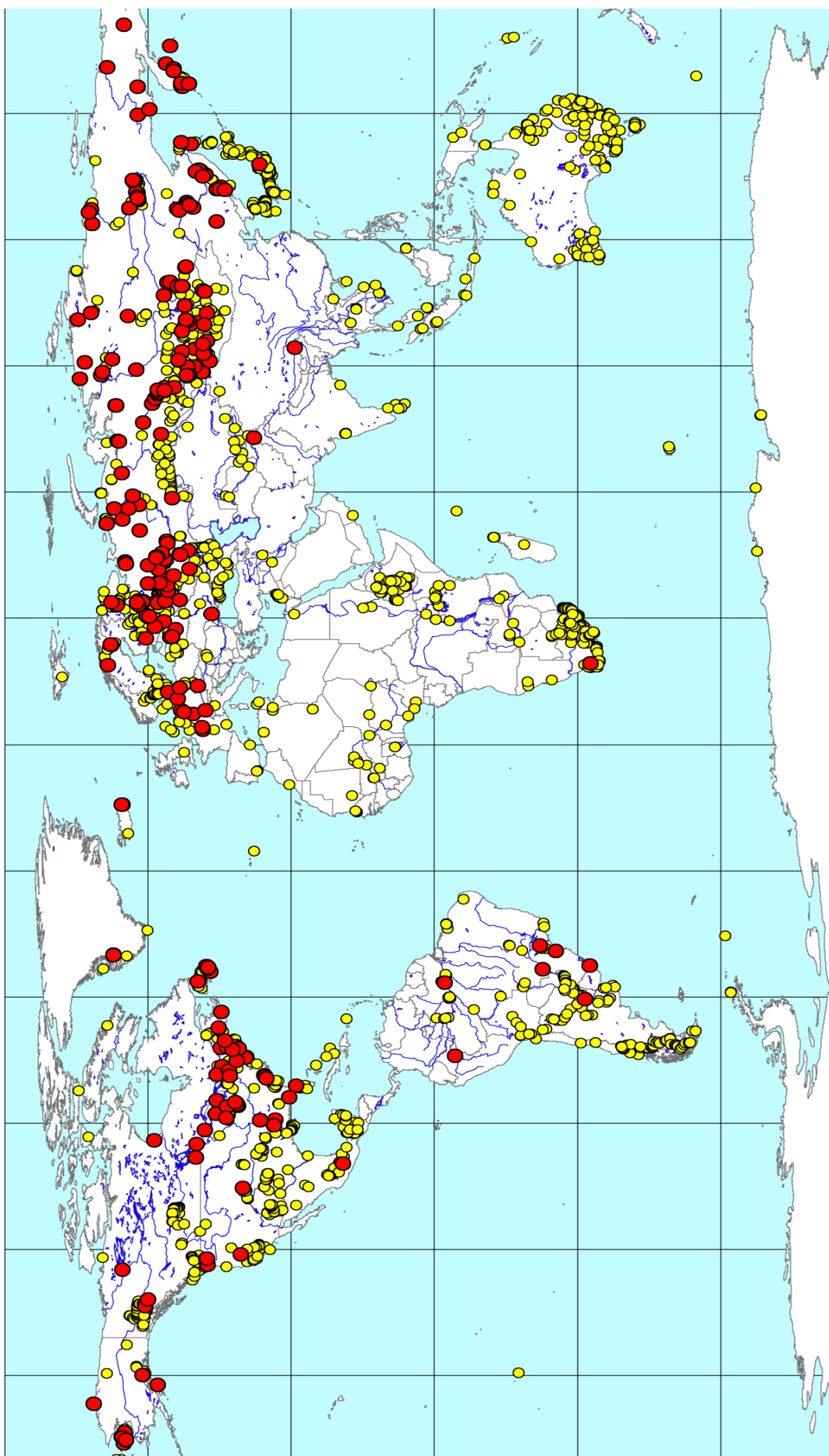


Рисунок 1. Местобитания, из которых имелись пробы (●) и в которых найдены представители рода *Emuergus* (●)

ГЛАВА 3. ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ EURYCERCIDAE (на примере *E. lamellatus*)

В главе 3 рассмотрены особенности внешнего и внутреннего строения представителей рода *Eurycercus* (рис.2). На примере *E. lamellatus* приводится подробное описание строения партеногенетической, эфиппальной самки и самца с указанием всех морфологических структур, используемых в описании видов.

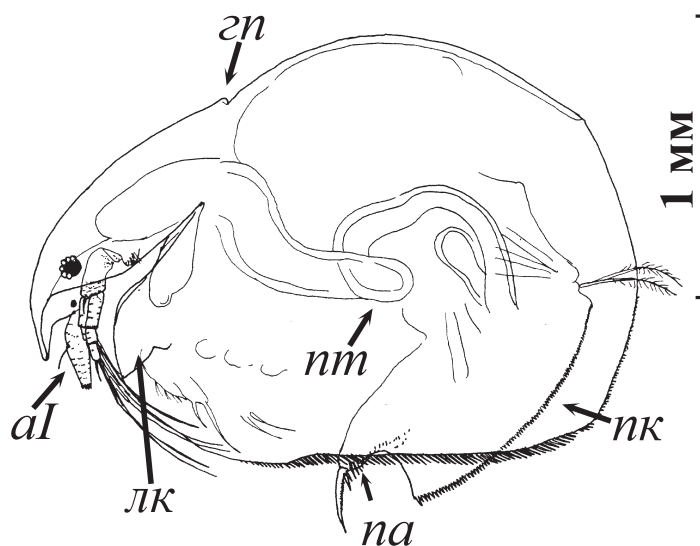


Рисунок 2. Общий вид представителя рода *Eurycercus* на примере *E. lamellatus* (вид сбоку).

aI - антенна I; *gn* - головные поры; *лк* - лабральный киль; *na* - постанальный край постабдомена; *нк* - преанальный край постабдомена; *nt* - петли кишечника.

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СИСТЕМАТИКИ СЕМЕЙСТВА EURYCERCIDAE

В главе 4 рассматриваются морфологические основы систематики семейства Eurycercidae. Проводится инвентаризация ранее применявшихся диагностических признаков видового ранга: размер тела, сжатость тела с боков, форма вершины лабрального кия, положение и форма главной дорсальной головной поры, положение латеральной щетинки на теле антенны I, число и пигментация зубчиков на преанальном крае постабдомена, наличие групп зубчиков на внутренней дистальной доле торакопода I, размер центрального крюка (видоизмененной щетинки) на внутренней дистальной доле, количество петель кишечника, наличие печеночных выростов. Проведен критический анализ ранее применявшихся диагностических признаков. Некоторые из них были признаны

малоинформативными, для всех остальных было уточнено состояние признака для каждого конкретного вида.

Предложено и обосновано использование новых, ранее не применявшихся в систематике эврицерцид признаков: глубина складки на спинной стороне створки, расположенной позади главной головной поры, относительная длина антенны I, размер зубчиков на основании антенны I, наличие складок на передней поверхности основания антенны I, морфология зубцов на границе анального и постанального края постабдомена. В результате анализа морфологических признаков показано, что таксономически полезными являются признаки более олигомеризованных структур, вместо подсчета многочисленных элементов, число которых может варьировать даже внутри популяции.

Был проведен оригинальный анализ диагностических признаков подродового ранга, на основе полученных данных выполнено обоснование выделения подродов. Выделение подродов по Д. Фраю (Freu, 1975) было основано на уникальной комбинации трех важнейших диагностических морфологических признаков для каждого из них. Однако нами было обнаружено два вида с переходными наборами признаков, не укладывающихся в схему Д. Фрая. Это позволило усомниться в том, что выделение одного из подродов правомочно. Результаты анализа строения главной головной дорсальной поры, а также факт наличия печеночных выростов у представителей подрода *Teretifrons* привели к выводу о том, что диагноз подрода должен быть уточнен.

ГЛАВА 5. СИСТЕМАТИКА СЕМЕЙСТВА EURYCERCIDAE

В данной главе приводятся диагноз семейства, таксономические комментарии по семейству и роду, список всех таксонов, описанных к настоящему времени. По оригинальному и типовому материалу переоценены и переописаны все известные ранее виды, 9 из них признано валидными. Помимо этого описано три новых вида. Основой данной главы являются подробные описания всех видов с многочисленными иллюстрациями и таксономическими комментариями. Приведен ключ для определения видов рода *Eurycercus* мировой фауны по самкам.

Семейство Eurycercidae Kurz, 1875 sensu Dumont et Silva-Briano, 1998

Диагноз. Тело овальное. Голова крупная, главная головная пора — окаймленное овальное поле специальной кутикулы, имеет вид большого «окна», малые латеральные поры расположены по сторонам от главной, головной щит

хорошо развит, рострум относительно длинный, прикрывающий антенны I спереди. Глазок имеется. Постабдомен очень большой, широкий, сильно сжат с боков, с длинным пильчатым преанальным краем. Выводковая камера незамкнутая. Кишечник с одной-двумя петлями. Антенны I самок умеренной длины. Антенны II короткие, обе ее ветви трехчлениковые. Антеннальная формула 0-0-3/1-1-3. Шесть пар торакоподов различного строения, IV-V пары с большими экзоподитами, число щетинок на экзоподитах III – V равно 8, 8–10 и 7–8; III – IV пары не несут мощных вееров многочисленных фильтрующих щетинок. Эфиппиум слабо хитинизирован, с многочисленными яйцами. Наиболее крупные представители аномопод, длина тела до 6 мм.

Типовой (единственный) род. *Eurycercus* Baird, 1843.

Род *Eurycercus* Baird, 1843

Диагноз. См. диагноз семейства.

Типовой вид. *Lynceus lamellatus* O. F. Müller, 1776 = *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller, 1776) в современном понимании. Типифицирован Байрдом (Baird, 1843) по монотипии.

Ключ для определения подродов и видов рода *Eurycercus* мировой фауны (по партеногенетическим самкам)

1. Кишечник с одной петлей, печеночный вырост присутствует; головные поры расположены на куполообразном возвышении на головном щите (рис. 3Г), либо на поперечной складке в задней части головного щита с углублением за ней (рис. 3А, Б), либо на куполообразном возвышении, расположенном на поперечной складке (рис. 3В), чувствительная щетинка антенны I расположена примерно в ее средней части подрод *Eurycercus* (*Eurycercus*) Baird, 1843, см. 2

– Кишечник с двумя петлями, печеночный вырост имеется или отсутствует; главная головная пора расположена непосредственно на головном щите или на очень низком и плоском возвышении и не выступает вовсе или лишь слегка выступает над спинным краем; чувствительная щетинка антенны I расположена суб-дистально..... подрод *Eurycercus* (*Teretifrons*) Frey, 1975, см. 11

2. Спинные головные поры не находятся на куполообразном возвышении, они расположены на поперечной складке в задней части головы; срединный спинной киль имеется на протяжении всего спинного края карапакса..... 3

– Спинные головные поры находятся на куполообразном возвышении, которое, в свою очередь, расположено на поперечной складке в задней части головы или непосредственно на головном щите; срединный спинной киль полностью отсутствует или выражен только в задней части спинного края карапакса 5

3. Тело сильно сжато с боков, спинной край головы уплощенный или слабо выпуклый на участке между сложным глазом и областью спинных пор, зубцы на анально-постанальной границе массивные, многовершинные

..... *E. microdontus* Frey, 1978

– Тело умеренно сжато с боков, спинной край головы на всем протяжении выпуклый, зубцы на анально-постанальной границе тонкие, одиночные или двойные

4. Главная головная пора расположена на поперечной складке на головном щите с достаточно сильным углублением позади нее, глубина которого больше высоты главной головной поры

– Главная головная пора расположена на поперечной складке на головном щите с небольшим углублением позади нее, глубина которого заметно меньше высоты главной головной поры

5. Куполообразное возвышение расположено на выступающей поперечной складке; спинной срединный киль выражен только в задней части спинного края карапакса

– Куполообразное возвышение расположено непосредственно на головном щите; срединный спинной киль отсутствует

6. Лабральный киль короткий, достигает приблизительно середины антенны I

– Лабральный киль длинный, достигает приблизительно конца антенны I или даже выступает за него

7. Зубцы на анально-постанальной границе массивные, многовершинные; зубчики в круговых рядах на поверхности антенны I относительно крупные, не расположены на выступах; базальная группа спикул на внутренней дистальной доле торакопода I редуцирована

– Зубцы на анально-постанальной границе тонкие, одиночные; зубчики в круговых рядах на поверхности антенны I мелкие, расположены на хорошо заметных выступах; базальная группа спикул на внутренней дистальной доле торакопода I хорошо развита

..... *E. norandinus* Aranguren, Monroy et Gaviria, 2010

8. Вершина лабрального кия отчетливо угловатая
 *E. nipponica* Tanaka et Fujita, 2002
 – Вершина лабрального кия закругленная 9
9. Крючковидная щетинка на внутренней дистальной доле особенно мощная, ее основание занимает всю верхнюю часть внутренней дистальной доли..... *E. macracanthus* Frey, 1973
 – Крючковидная щетинка на внутренней дистальной доле более тонкая, ее основание занимает только часть верхней части внутренней дистальной доли 10
10. Зубчики на антенне I относительно крупные
 *E. longirostris* Hann, 1982
 – Зубчики на антенне I очень мелкие
 *E. meridionalis* Bekker, Kotov et Elmoor-Loureiro, 2010
11. Главная головная пора расположена на очень низком и плоском возвышении, печеночный вырост имеется *E. nigracanthus* Hann, 1990
 – Главная головная пора расположена непосредственно на головном щите, печеночный вырост отсутствует *E. glacialis* Lilljeborg, 1887

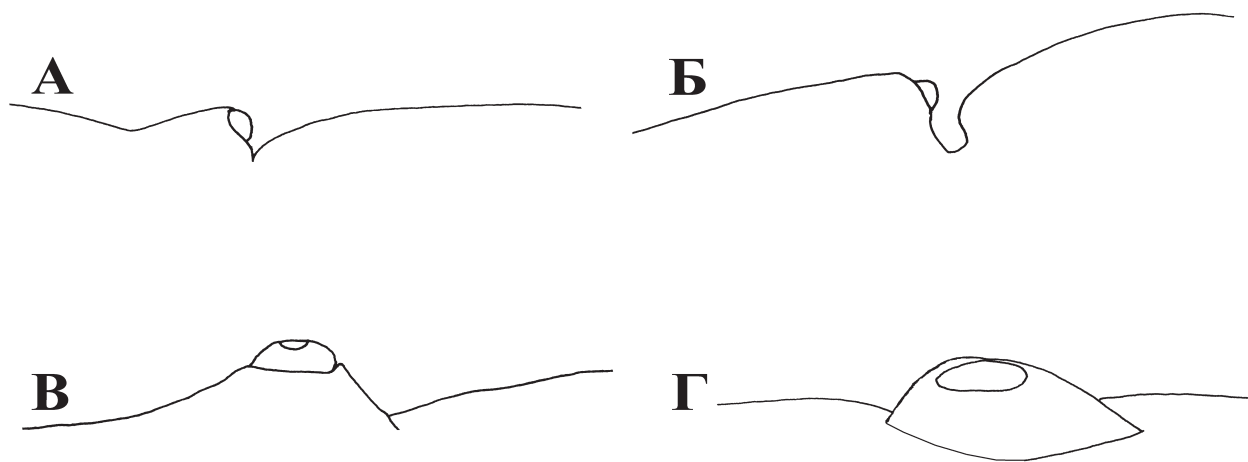


Рисунок 3. Морфологический ряд эволюционных преобразований головных пор у представителей рода *Eurycercus*: А – *E. microdonthus*; Б – *E. lamellatus*; В – *E. sp. nov.* 1; Г – *E. macracanthus*.

ГЛАВА 6. ФИЛОГЕНИЯ РОДА *EURYCERCUS*

Признаки, использованные для филогенетической реконструкции, приведены в табл. 1. Наш филогенетический анализ 12 морфологических признаков привел к выявлению двух наиболее экономных деревьев, согласованное дерево представлено на рис. 4. Топология дерева, полученного в ходе бутстреп-теста (bootstrap 50% majority-rule consensus tree) не отличается от таковой согласованного дерева, а все основные клады относительно хорошо поддержаны статистически. Синапоморфии клад представлено на рис. 4.

Для реконструкции филогении рода нам представлялся особо значимым морфологический ряд эволюционных преобразований головных пор, поэтому эту серию мы кодировали как «упорядоченную» (ordered). Находка вида *E. sp. nov. 1* с признаками (поры на куполообразном возвышении, которое, в свою очередь, расположено на поперечной складке), переходными между двумя альтернативными продвинутыми состояниями (поры на поперечной складке и поры на куполообразном возвышении) свидетельствует о том, что два последних состояния признака не появились независимо в разных кладах, а представляют собой этапы морфологической эволюции в пределах одного ряда.

Выделение двух подродов, *Eurycercus s.str.* и *E. (Teretifrons)*, поддержано многочисленными синапоморфиями. При этом подрод *E. (Bullatifrons)* в понимании Д. Фрая содержит (помимо «типичных» таксонов) *E. nipponica* с переходными признаками, то есть, парафилетичен. Подрод *Eurycercus s. str.* также парафилетичен, он включает две независимые клады. Также специальную отдельную кладу формирует единственный таксон *E. sp. nov. 1* с переходной морфологией. Таким образом, в случае принятия подрода *E. (Bullatifrons)* в качестве валидного таксона, необходимо выделить еще несколько подродов, что менее обосновано, чем сведение первого в синонимы *Eurycercus s. str.*

Обращает на себя внимание тот факт, что, хотя мы при построении нашего дерева использовали только морфологические признаки, оно в целом согласуется с таковым, построенным по молекулярно-генетическим данным (см. главу 7).

Таблица 1. Признаки партеногенетических самок, использованные для реконструкции филогении рода *Eurycercus*.

1. Размер взрослой самки превышает 4 мм (0); не превышает 4 мм, обычно около 2 мм.
2. Петли кишечника отсутствуют (0); одна петля (1); две петли (2).
3. Ротрум очень короткий (0); удлинён (1).
4. Главная головная пора расположена: непосредственно на головном щите или на очень низком и плоском возвышении (0); на поперечной складке в задней части головного щита (1); на куполообразном возвышении, которое, в свою очередь, расположено на поперечной складке (2); на куполообразном возвышении непосредственно на головном щите (3) (упорядоченная трансформационная серия, рис. 3).
5. Карапакс без срединного продольного кия (0), киль имеется (1), киль развит только в задней части карапакса (2).
6. Антенна I длинная (0), укорочена (1).
7. Антенна I с чувствительной щетинкой в средней ее части (0), расположена субдистально (1).
8. Зубчики на антенне I относительно крупные (0), очень мелкие (1).
9. Шип на проксимальном членике экзоподита антенны II не выступает за дистальную границу второго членика (0); выступает (1).
10. Среди щетинок внутренней дистальной доли торакопода I нет крючковидных щетинок (0); одна из щетинок крючковидная (1).
11. Экзоподит торакопода IV с 10 щетинками (0), с восемью щетинками (1).
12. Экзоподит торакопода V с восемью щетинкам (0), с семью щетинками (1).

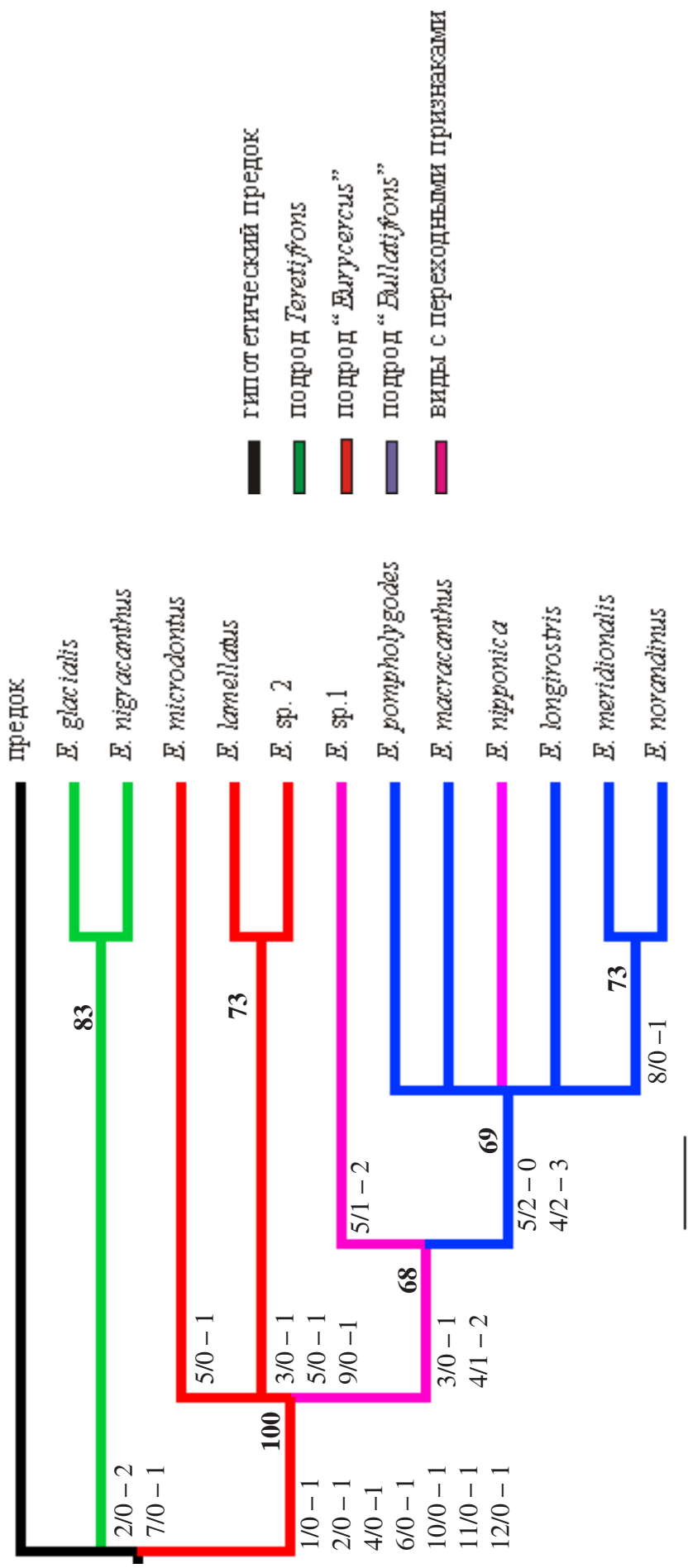


Рисунок 4. Консенсусная кладограмма двух наиболее экономных деревьев для видов рода *Eurysericus*. Поскольку дерево, полученное в ходе бутстреп-теста (bootstrap 50% majority-rule consensus tree), не отличалось по топологии от согласованного дерева, поддержка надежности клад ($\%$) нанесена прямо на вторые.

ГЛАВА 7. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ГОЛАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ

Для молекулярно-генетического анализа были доступны все голарктические таксоны, за исключением *E. pompholygodes*, по которому, к сожалению, отсутствовал спиртовой материал. Полученные молекулярно-генетическими методами клады хорошо соответствуют видам, выявленным по результатам морфологического анализа (рис.5). Специально отметим, что выделение каждого из видов (филогрупп) хорошо поддержано статистически. Исключение составляет только *E. nipponica*, который относительно слабо дифференцируется от *E. longirostris*.

Подрод *E. (Teretifrons)* представлен тремя видами. *E. glacialis*, согласно нашим данным, широко распространен в Арктической зоне, о чем свидетельствуют малые генетические различия между удаленными популяциями (из Гренландии и с Алеутских островов). *E. nigracantus* изначально был описан с о-ва Ньюфаундленд, и, по всей вероятности, является эндемиком данного региона. Сиквенсы из Генбанка, якобы принадлежащие “*E. cf. longirostris*”, депонированные туда североамериканскими коллегами (Jeffery et al., 2011), принадлежат неизвестному представителю подрода *E. (Teretifrons)* из арктической Канады. К сожалению, мы не располагали материалом по этому виду.

Все остальные виды группируются в большую, хорошо поддержанную статистически кладу, подрод *Eurycercus* s.str. emend. nov. Выделение трех подродов по Д. Фраю (Freu, 1975) не получило поддержки по нашим данным. Так, *E. sp. nov. 1* и *E. macracanthus* с высокой степенью вероятности представляют собой близкородственные виды. При этом, первый – крайне специфичный таксон с необычной комбинацией морфологических признаков, в то время как второй – типовой вид подрода *E. (Bullatifrons)* с типичной для него морфологией. Кроме того, два вида из подрода *E. (Eurycercus)* в понимании Д. Фрая (Freu, 1975), *E. microdontus* и *E. lamellatus*, не образуют монофилетической группы, что также компрометирует выделение подродов по Фраю.

Наши данные однозначно свидетельствуют о том, что на территории Неарктики существует лишь один вид *E. longirostris*, в отличие от мнения Б. Хэнн (Hann, 1982), доказывавшей существование двух близкородственных видов, *E. longirostris* и *E. vernalis*.

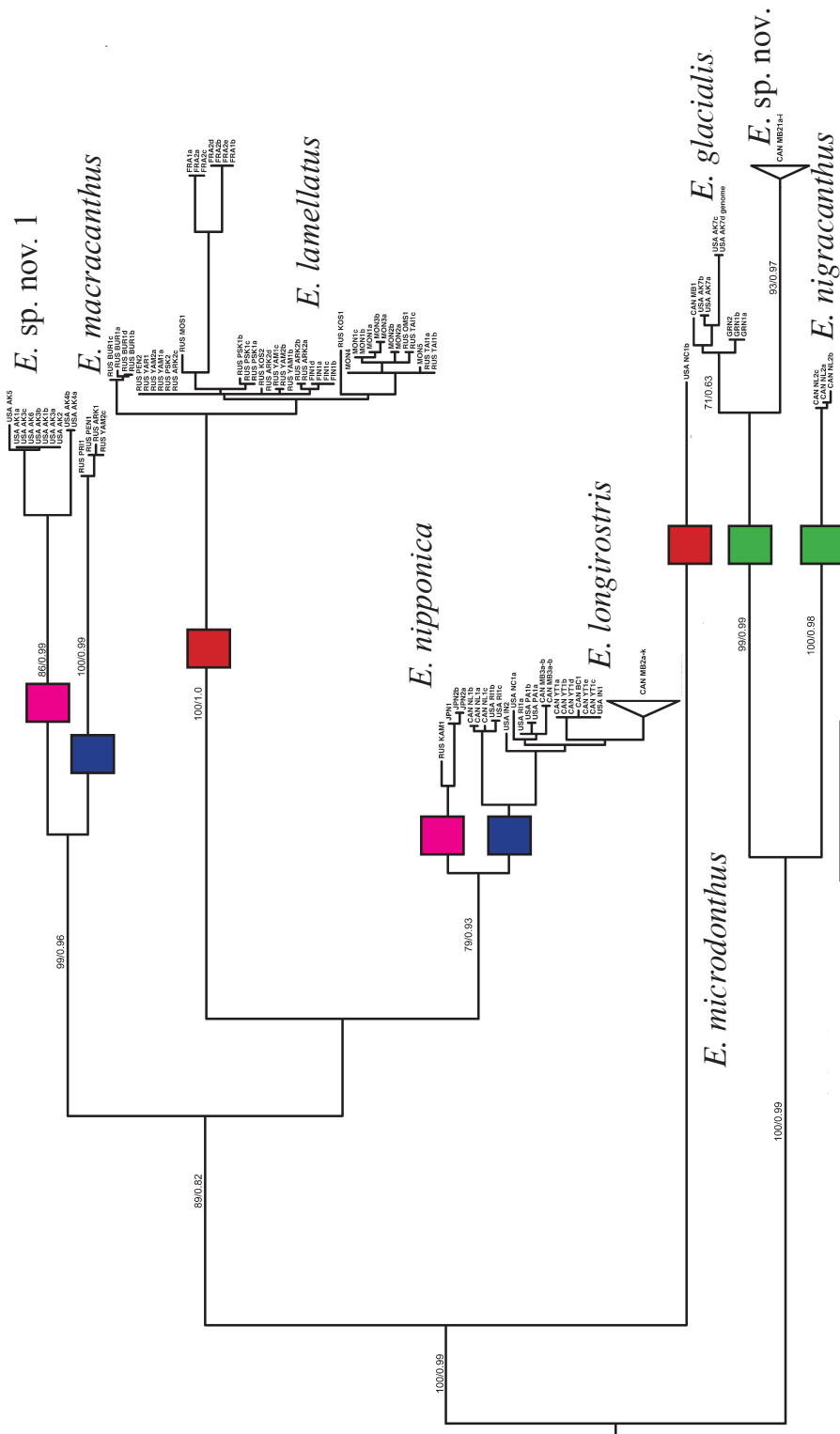


Рисунок 5. Филограмма для рода *Eurysercus*, основанная на анализе разнообразия нуклеотидных последовательностей митохондриального гена *COI* методом максимального правдоподобия. Статистическая поддержка ветвей получена по результатам бутстреп-теста (%) и теста уровня правдоподобия, значения ниже 70% (или 0.7) не приводятся. Подрод *Teretifrons* (■); подрод “*Eurysercus*” (■); подрод “*Bullatifrons*” (■); виды с переходными признаками (■).

Проведенные нами исследования не выявили отдельных группировок популяций с севера и юга США. Специально отметим, что нами исследован материал из окрестностей типовых местообитаний *E. longirostris* (Индиана, USA IN1 и USA IN2) и *E. vernalis* (Северная Каролина, USA NK1).

ГЛАВА 8. ЗООГЕОГРАФИЯ

Наши результаты еще раз опровергают теорию космополитического распространения видов ветвистоусых ракообразных, в частности, нами найдено, что популяции из южного полушария, ранее определявшиеся как *E. lamellatus*, принадлежат к самостоятельным эндемичным видам (рис. 6). Нами значительно уточнены представления о распространении отдельных видов. Так, два описанных ранее вида, *E. macracanthus* и *E. pompholygodes*, были указаны из очень ограниченных областей Палеарктики (Frey, 1973, 1975; Chen et al., 1995; Hessen, Walseng, 2008). В нашей работе показано, что эти виды имеют гораздо более широкие ареалы.

Всего в Голарктике существует как минимум 10 видов, в Неотропиках – два вида (плюс единственная популяция *E. lamellatus*, которую мы рассматриваем как результат антропогенного заноса), а в Афротропической зоне – один вид, в Индомалайской зоне присутствуют отдельные популяции *E. lamellatus*, широко распространенного в Палеарктике. Максимальное число Голарктических видов – шесть из десяти (*E. lamellatus*, *E. glacialis*, *E. longirostris*, *E. macracanthus*, *E. nipponica*, *E. sp.nov. 1*) найдено нами в так называемой «берингийской» зоне.

Эврицерциды представляются древней группой, и, по мнению некоторых исследователей, основанному на данных молекулярно-генетического анализа (Sacherova, Nebert, 2003), обособились уже в середине палеозоя. Последняя оценка возраста может быть сильно завышена, но вполне вероятно, что предки эврицерцид существовали уже в Мезозое вместе с другими современными родами аномопод (Kotov, Taylor, 2011). В силу древности группы установить центр их происхождения не представляется возможным. Однако, располагая данными о современном распространении эврицеркусов, можно сделать осторожные предположения об истории формирования их современных фаун. Нами выдвинуты две гипотезы, отличия которых заключаются в различной датировке основных событий, а также в трактовке происхождения популяций различных видов рода *Eurycercus* в южном полушарии. Что же касается процессов, происходивших в

северном полушарии, то там по всей вероятности, имела место комбинация двух сценариев.

1) Первый сценарий базируется на «теории оттесненных реликтов», которая рассмотрена для *Cladocera* Н.М. Коровчинским (Korovchinsky, 2006).

По этой версии, до раннего кайнозоя предковые представители эврицерцид были широко распространены на всех континентах. Климат был относительно мягким, с мало выраженной широтностью. Затем, при глобальном похолодании и аридизации начиная, примерно, с олигоцена произошло массовое вымирание кладоцер, особенно в современных бореальных и тропических широтах. В связи с этим популяции как в южном, так и в северном полушарии – это реликтовые остатки древней и разнообразной группы с космополитическим распространением, большая часть таксонов которой вымерла.

2) Второй сценарий связывает основные события в истории рода с более поздним временем, плейстоценом-голоценом. В ходе резкого похолодания в плейстоцене произошло массовое вымирание представителей рода на обширных территориях. При этом рефугиумом стала Берингия с более умеренным климатом, откуда и стало происходить массовое расселение видов по всей Голарктике после потепления в позднем плейстоцене-голоцене. Проникновение видов в южное полушарие, вероятно, происходило путем их вселения из Голарктики, например, при переносе эфиппиев водоплавающими птицами. В пользу этого сценария свидетельствует высокое видовое разнообразие эврицерцид в Голарктике, в том числе, как указывалось выше, большинство из известных на сегодняшний день видов отмечены в Берингии. Отметим, что наиболее близкородственным виду *E. sp. nov.* из Южной Африки является *E. lamellatus*, который встречается в Палеарктике, в том числе, в Северной Африке.

Формирование фаун эврицерцид могло происходить по различным сценариям, однако многие из приведенных выше фактов свидетельствуют о большой роли «берингийских» территорий в сохранении современного их многообразия.

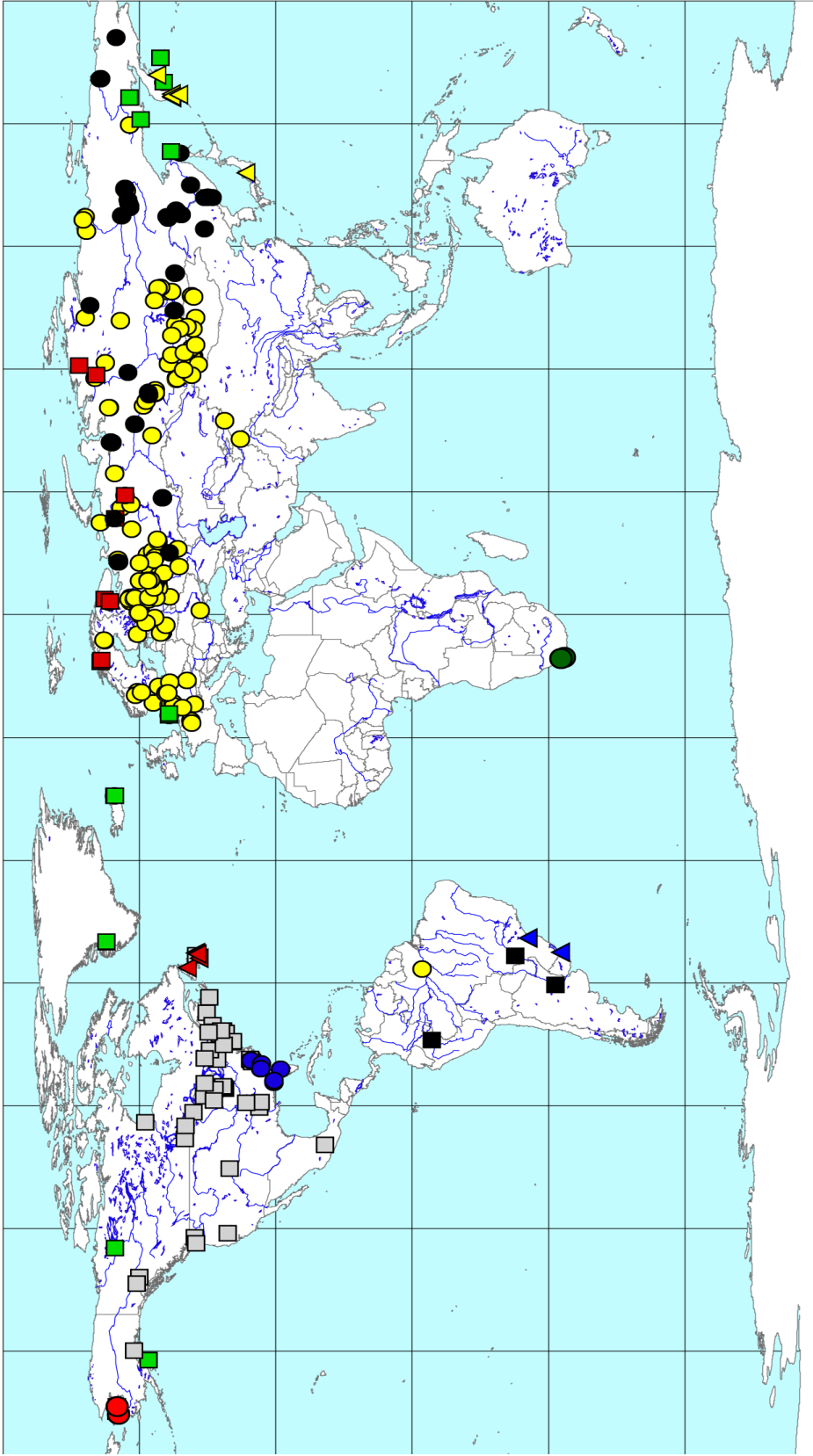


Рисунок 6. Распространение видов рода *Eurysercus* (исключительно по оригинальному материалу).
E. lamellatus (○); *E. microdontus* (●); *E. sp. nov. 2* (○); *E. macracanthus* (●); *E. pompholygodes* (■); *E. nipponica* (▲); *E. longirostris* (■); *E. meridionalis* (■); *E. norandinus* (▲); *E. sp. nov. 1* (○); *E. glacialis* (■);
E. nigracanthus (▲)

ВЫВОДЫ

1. Проведена систематическая ревизия рода *Eurycercus* в объеме мировой фауны. По оригинальному и типовому материалу переописаны все известные ранее виды, 9 из них признано валидными. Описано 3 новых вида. Впервые составлен ключ для определения видов рода мировой фауны.

2. В результате сравнительного анализа морфологических признаков показано, что таксономически полезными являются признаки более олигомеризованных структур.

3. По результатам морфологического и молекулярно-генетического анализа подтверждено выделение внутри рода только двух подродов: *Eurycercus* (*Eurycercus*) emend. nov. и *Eurycercus* (*Teretifrons*).

4. По морфологическим данным реконструирована филогения рода *Eurycercus*; полученные результаты согласуются с данными молекулярно-генетического анализа.

5. Существенно изменены представления о географическом распространении видов эврицерцид. Установлено, что в Голарктике обитает не менее 10 видов, в Южном полушарии – 4 вида. Максимальное число голарктических видов – 6 из 10 – обитают в так называемой «берингийской» зоне, которая, возможно, являлась рефугиумом и центром расселения видов этого рода в Голарктике.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в печатных изданиях из перечня ВАК РФ

1. Bekker E.I., Kotov A.A., Elmoor-Loureiro L. 2010. The genus *Eurycercus* Baird, 1843 (Cladocera: Eurycercidae) in the Neotropics // J. Nat. Hist., V. 44., P. 2481–2508.

2. Котов А.А., Синёв 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 // Зоологический журнал, Т.90, № 2, С. 131–142.

3. Беккер Е.И. 2011. Морфологические основы систематики семейства Eurycercidae Kurz, 1875 sensu Dumont et Silva-Briano, 1998 (Cladocera: Anomopoda) // Известия РАН. Серия биологическая, № 5, С. 557–568.

4. Bekker E.I., Kotov A.A., Taylor D.J., 2011. A revision of the subgenus *Eurycercus* (*Eurycercus*) Baird, 1843 emend. nov. (Cladocera: Eurycercidae) in the Holarctic with description of a new species from Alaska. *Zootaxa* (принято в печать).

Статьи в прочих печатных изданиях

5. Беккер Е.И. 2007. Видовой состав и структура зоопланктонного сообщества старичных водоемов г. Пензы // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. Сектор молодых ученых, №3 (7), С. 256–263.

Материалы и тезисы конференций

6. Беккер Е.И. 2007. Видовое разнообразие Cladocera пойменных водоемов Среднего Поволжья // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Материалы всероссийской школы-конференции с международным участием, п. Борок. Нижний Новгород: Вектор ТиС, С. 211 – 214.

7. Беккер Е.И. 2009. Современное состояние систематики ветвистоусых ракообразных рода *Eurycercus* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Eurycercidae) мировой фауны // Экология, эволюция и систематика животных. Материалы всероссийской научно-практической конференции с международным участием, Рязань. Рязань: НП “Голос губернии”. С. 301–302.

8. Беккер Е.И. 2010. Ревизия подрода *Eurycercus* (*Bullatifrons*) Frey, 1975 (Cladocera: Anomopoda) // Экология водных беспозвоночных. Материалы международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского, п. Борок. Ярославль: Принтхаус, С. 36–38.

9. Bekker E.I. 2011. A worldwide distribution of species of the genus *Eurycercus* (Cladocera, Anomopoda) // IXth International Symposium on Cladocera. Verbania, Italy. Book of Abstracts. P. 3.

10. Bekker E.I., Kotov A.A., Taylor D.J. 2011. A revision of Holarctic *Eurycercus* Baird, 1843 (Cladocera, Anomopoda) // IXth International Symposium on Cladocera. Verbania, Italy. Book of Abstracts. P. 3.