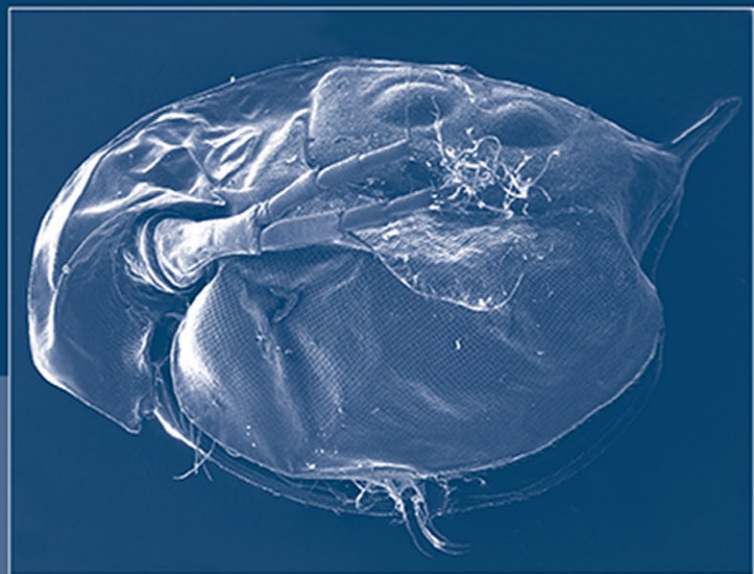


А.А. Котов

МОРФОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ
АНОМОРОДА
(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).

Содержание

Предисловие, не имеющее прямого отношения к Cladocera	3
Введение	6
Благодарности	8
Глава 1. Очерк истории исследований морфологии, систематики, эмбриологии и филогении Аномопода	10
1.1. Морфология и систематика	10
1.2. Макросистема и филогения Аномопода	22
1.3. Изучение эмбрионального развития Аномопода 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 <i>in vitro</i>	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 Аномопода	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 Аномопода на примере <i>Daphnia galeata</i> (при температуре 22°C)	344
4.3. Формирование головных и торакальных конечностей на примере <i>Eurycerus lamellatus</i>	354
4.4. К вопросу о тагмозисе Аномопода 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 Prochyridae	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

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 arborescens*", 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 *Monoculus*. 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, 1971а). Ныне существенное систематическое значение придается лишь наличию петель кишечника у Macrothricidae и Chydoridae. Многие из описаний Anomopoda тех времен были неадекватными и сопровождалась 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,

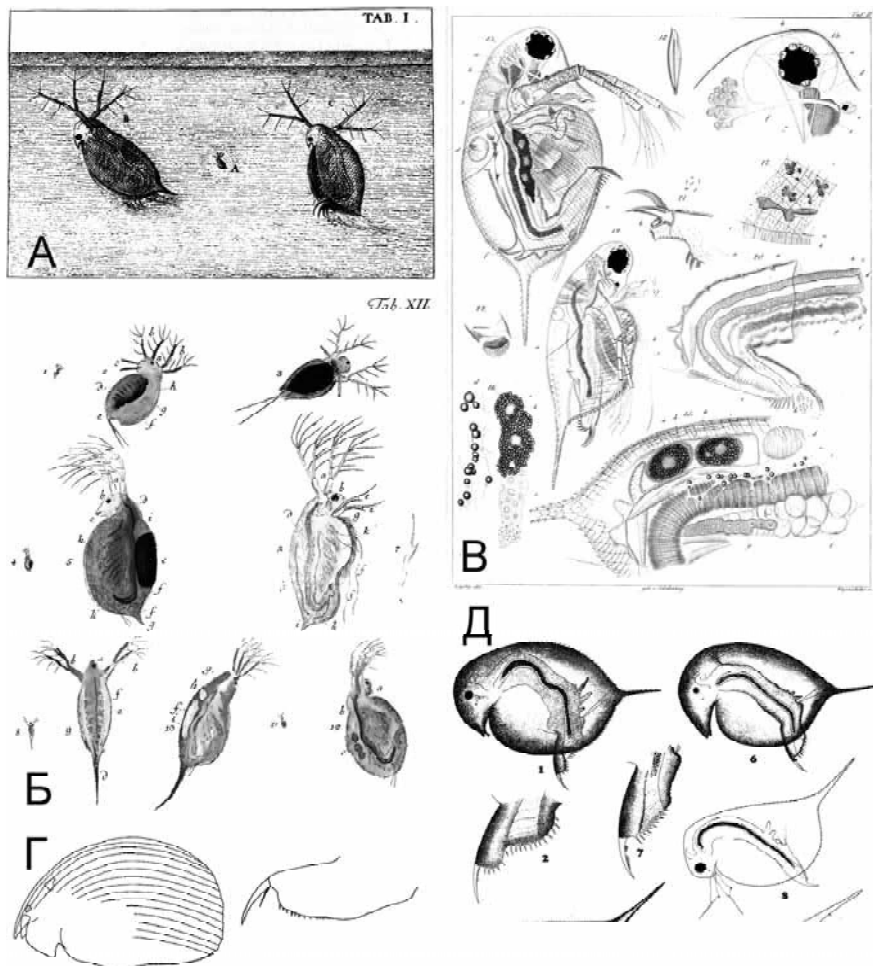


Рисунок 2. Изображения Anomopoda, выполненные различными исследователями в XVII-XX вв.: А – *Daphnia* sp. по: Swammerdam, 1669; Б – *Lathonura rectirostris* (1-3), *Daphnia pennata* (4-7), *D. longispina* (8-10), *Simocephalus vetulus* (11-12) по: O.F. Müller, 1785; В – *Daphnia longispina* (13-20) и *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 цикломорфов (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, Р. 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, 1999а-б, 2001а), 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, 1987с, 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 Аноморода из различных семейств также неоднократно становилось темой специальных исследований (Fryer, 1968, 1991b; Смирнов, 1971а; Чиркова, 1984; Zaret, Kerfoot, 1980; Young, Taylor, 1990; Smirnov, 1999а).

Павлов (1992) указал на явные недостатки "традиционного" объяснения функционирования пищедобывательного аппарата Branchiopoda, в том числе и Аноморода, однако, его результаты не получили должной оценки со стороны специалистов в области трофологии. В настоящее время изученность многих аспектов функциональной морфологии Аноморода 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 Аноморода.

Лишь в 60-70-х годах XX века начался качественно новый этап в изучении Аноморода, 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 (Freu, 1973) по роду *Eurycercus*, в которой автор выявил большее 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 (Frei, 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 (Frei, 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. Большинство 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 (Frei, 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 (Frei, 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 палеоолимонологических 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, Синева, 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), ревизируя исключительно европейских представителей рода *Alonella*, предложил выделение подрода *Nanoaltonella*, 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 под родам.

Ныне особенно интенсивно исследуется другое подсемейство хидорид, Aloninae, причем большая 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; Синева, 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 al., 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. Синева, 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 «вычищен» из группы *Alona* s.lat. на основании аутопоморфий, 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 *Euryercus*, 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; Смирнов, 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; Ciro-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 пробам 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-Martinez 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 сопровождалась 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 яиц в эфипии и наличием развитого экзоподита на первом торакопode 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 Пантанала (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 большая 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. Флесснера (Floessner, 1972, 2000), в Южной Америке — Х. Пагги (Paggi, 1977, 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 Аномопода. К сожалению, лишь немногие положения этой диссертации опубликованы (Глаголев, 1983a-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 ростром 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 ветвистых 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 эфиппийные 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, 1982с, 1987а, с). 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 ветвистых 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 Аноморода 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 Аноморода 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 Аноморода, 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 Аноморода

Название Аноморода для данной группы ветвистоусых ракообразных было предложено великим норвежским карцинологом Г.О. Сарсом (Sars, 1865), рассматривавшим Аноморода как одну из двух триб дивизиона Calyptomera (включавшего также трибу Stenopoda), противопоставленного дивизиону Gymnomera (с трибами Naplopoda и Onychopoda). Ныне Аноморода, Stenopoda, Naplopoda и Onychopoda рассматриваются в ранге отрядов (Fryer, 1987a-b). Дюмон и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998, P. 119) называли Аноморода "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 Аноморода 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 Аноморода (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 Аноморода рассматривался один из родов Daphniidae! Мало того, по мнению Геррика, Stenopoda также произошли от *Moina*, то есть от Аноморода. 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

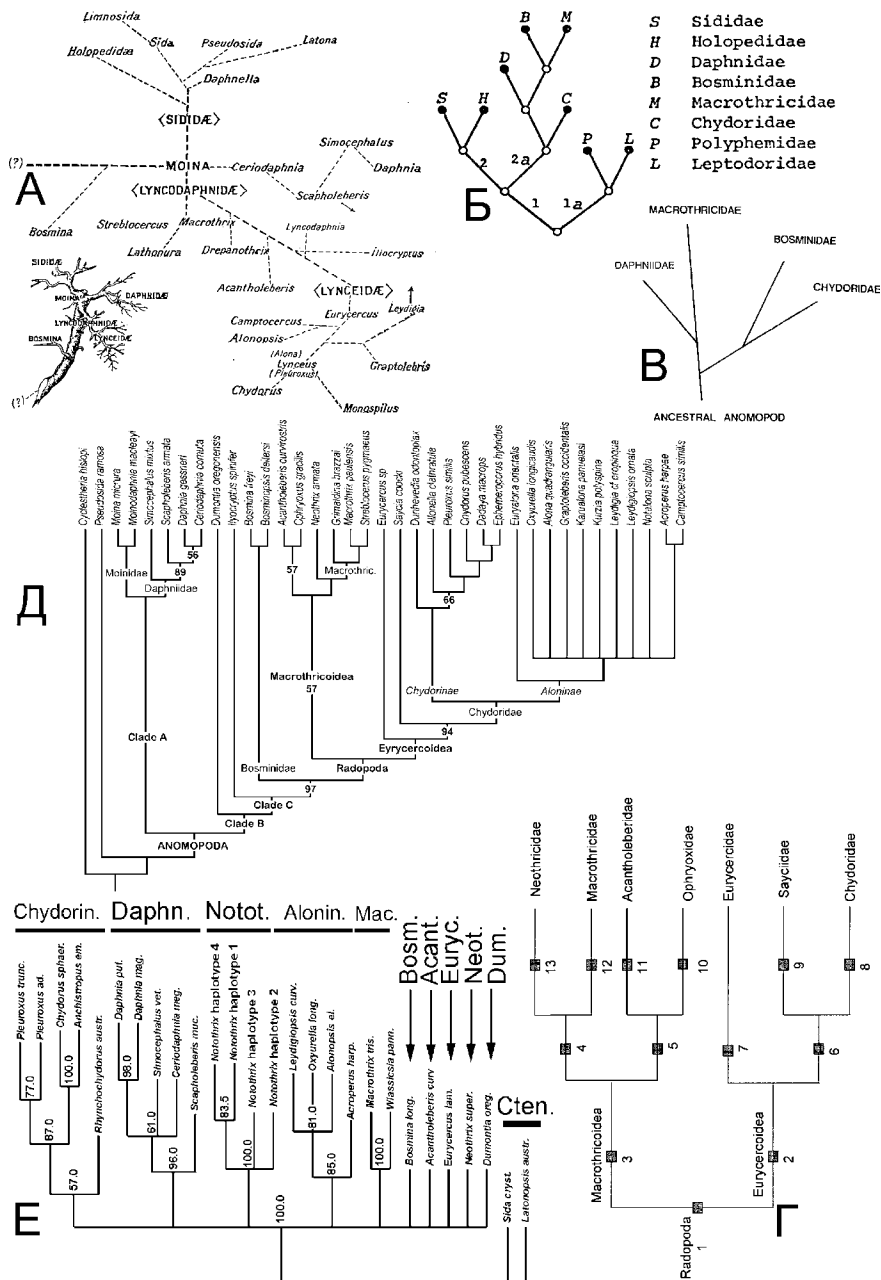


Рисунок 3. Некоторые предыдущие филогенетические реконструкции:
 A – Herrick, 1884; Б – Cotterman, 1982; В – Fryer, 1995; Г – Dumont, Silva-Briano, 1998; Д – Elmoor-Loureiro, 2004b; Е – Van Damme et al., 2007a.

Аноморода 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, выпшедшей 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 Аноморода 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 Saucinae. 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-В).

В течение XX века постепенно сформировалось мнение о Macrothricidae как наиболее примитивной группе Аноморода. Особенно горячим сторонником этой идеи стал Фрайер (Fryer, 1974, 1991b, 1995). Именно под влиянием этих представлений, реконструированный автором (Fryer, 1995) предок Аноморода 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 Аноморода и пришел к выводу, что у *Ophryoxus* они мало чем отличаются от таковых других Аноморода (*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 эфипиума и по особенностям его строения, среди Macrothricidae выделяется пять групп родов. В целом, имеются роды более близкие к *Daphniidae* или *Chydoridae*, степень различия эфипиумов 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 Аноморода (*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 Аноморода.

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

Согласно взглядам Дюмона и Сильва-Бриано (Dumont, Silva-Briano, 1998), две группы *Chydoridae*, рассмотренные Фраем (Freu, 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 Плуоскрутиды 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 крючков на торакопоре 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 Плуоскрутиды (Dumont, Silva-Briano, 1998, P. 119). Также все хидоридоподобные и все макротрицидоподобные животные (Плуоскрутиды 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 большую часть таксонов (см. отображение обсуждаемого дерева на Рис. 3-Д, однако, следует принять во внимание, что только группировка всех Chydoridae и клады Radopoda + Bosminidae 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-Е) (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* Nicman, 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 Аноморпода 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 обобщения морфологии кладоцер (Dejdar, 1930; Глаголев, 1983а). Лишь немногие из исследователей ветвистоусых ракообразных касались позднего эмбриогенеза (Grobbe, 1879; Baldass, 1941). В понимании Ивановой-Казас (1979), ранний эмбриогенез у членистоногих заканчивается формированием зародышевой полосы. 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; Berrill, Henderson, 1972; Shuba, Costa, 1972; Kankaala, Wulf, 1980; Naraki et al., 2013). Иногда прослеживалась судьба в эмбриогенезе глазка, глаз (Lörmann, 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 Аноморпода 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* (Аноморода), чем открыл новый этап в данном направлении.

В последнее время СЭМ особо широко используется для изучения эмбрионов Gymnomera (Onychopoda + Harplopoda) (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 Аноморода и Стенорода 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 Harplopoda 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 Аноморода стал объектом исследований с применением новейших иммуно-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 Аноморода) 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 усовершенствована Обрешкове и Фрэззом (Obreshkove, Fraser, 1940) и неоднократно применялась в работе с Аноморода 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 Аноморода и Стенорода 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.