

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ им. А.Н. Северцова

61.95-3/597-4

На правах рукописи

БЕНЬКОВСКАЯ Марина Яковлевна

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ
РАКООБРАЗНЫХ РОДА
SIMOCERPHALUS (CRUSTACEA, DAPHNIIFORMES)

03.00.08 - зоология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук



Научный руководитель
докт. биол. наук, проф.
СМИРНОВ Николай Николаевич

Москва, 1995

Оглавление

Введение.....	4
Глава 1. Состояние изучения рода <i>Simocerphalus</i>	9
Глава 2. Материал и методика.....	19
Глава 3. Морфология.....	27
3.1. Общая морфология.....	27
3.1.1. Морфология половозрелых особей.....	27
3.1.2. Неизвестные ранее особенности морфологии....	36
3.2. Сравнительная морфология.....	38
3.3. Изменчивость.....	45
3.3.1. Возрастные изменения.....	45
3.3.2. Линька и морфологические изменения связанные с ней.....	48
3.3.3. Сезонная и экологическая изменчивость....	49
3.3.4. Смена способа размножения.....	50
3.4. Экологическая морфология.....	51
3.5. Функциональная морфология.....	53
3.5.1. Механизм прикрепления к субстрату.....	53
3.5.2. Механизм очистки фильтрующего аппарата конечностей.....	62
Глава 4. Систематика.....	63
4.1. Оригинальное деление рода на подроды.....	63
4.2. <i>Simocerphalus</i> s. str.....	63
4.2.1. Обоснование системы подрода (с использованием статистических методик).....	65
4.2.2. Ревизия видов.....	67
4.3. <i>Simocerphalus</i> (<i>Echinocaudus</i>) subgen. n.	84

4.3.1. Обоснование системы подрода.....	86
4.3.2. Ревизия видов.....	86
4.4. <i>Simocerphalus</i> (<i>Coronocerphalus</i>) subgen. n.	105
4.4.1. Обоснование системы подрода (с использованием статистических методик).....	107
4.4.2. Ревизия видов.....	108
4.5. <i>Simocerphalus</i> (<i>Aquipiculus</i>) subgen. n.	119
4.5.1. Обоснование системы подрода.....	120
4.5.2. Ревизия видов.....	120
4.6. <i>Nomina dubia</i>	127
4.7. Виды ошибочно относимые к роду <i>Simocerphalus</i>	129
4.8. Ключ для определения подродов и видов <i>Simocerphalus</i>	129
4.9. Проблема различения видов у ветвистоусых.....	136
Глава 5. Закономерности географического распространения.....	138
5.1. Размер ареалов.....	138
5.2. Зоогеографическое районирование.....	140
5.3. Пути расселения.....	142
Выводы.....	144
Список литературы.....	148
Список работ, опубликованных по теме диссертации.....	174
Рисунки	

Введение

Актуальность темы. Ветвистоусые ракообразные рода *Simoserphalus* населяют зарослевую зону континентальных водоемов всего мира от умеренных и холодных широт до экватора. Это рачки размером 1-3мм., отличающиеся от своих ближайших родственников, дафний, способностью прикрепляться к субстрату (к подводным растениям и т. п.) (рис. 1).

Изучение этих животных представляет интерес по нескольким причинам. Они являются важным компонентом прибрежных экосистем, часто бывают доминантными. Наряду с другими ветвистоусыми видами рода *Simoserphalus* составляют незаменимое звено цепей питания, так как потребляют планктонные водоросли, бактерий, детрит, а сами служат пищей для разнообразных консументов второго порядка (насекомых, рыб, личинок амфибий). Благодаря своей распространенности и доступности эти ракообразные часто используются в качестве модельных объектов для токсикологических, экологических, физиологических биоиндикационных и других исследований. Наконец, они имеют хозяйственное значение, так как входят в кормовую базу промысловых рыб (Бенинг, 1941).

Эти ракообразные известны науке более 200 лет, однако многие аспекты их морфологии, систематики и географического распространения не изучены. Некоторые морфологические особенности, в частности, строение торакальных конечностей, ультраструктура поверхности створок и эфиппиума не описаны или описаны неправильно. Многие структуры изучены лишь у небольшого числа видов. Самцы ряда видов не описаны.

Данные о функциональной морфологии весьма неполны и проти-

воречивы. В частности, до сих пор не был выяснен вопрос о механизме прикрепления *Simocerphalus* к субстрату, неполны данные о системе очистки фильтрующего аппарата конечностей.

Морфологическая изменчивость *Simocerphalus*, как индивидуальная и сезонная, так и межпопуляционная, в частности, географическая изучена слабо. Мало данных о возрастных изменениях, изменениях происходящих под влиянием экологических факторов и физиологических процессов, в частности, линьки и перехода к гамогенезу. Механизм линьки симоцефалюсов не описан.

Изучение морфологии необходимо со многих точек зрения. Описательная морфология поставляет новые и уточняет старые диагностические признаки т. е. создает базу для систематики. Изучение изменчивости диагностических признаков необходимо для оценки их применимости и значимости. Исследование функциональной и экологической морфологии представляет особый интерес, так как у представителей рода *Simocerphalus* имеется ряд уникальных и еще недостаточно изученных приспособлений, связанных с жизнью в зарослях прибрежных макрофитов.

Описано 59 номинальных видов и подвидов *Simocerphalus*. Некоторые из них "забыты": не упоминаются в современной литературе ни в качестве самостоятельных таксонов, ни в качестве синонимов. Ряд видов понимается неправильно. Таксономический статус большинства форм вызывает разногласия в литературе. Имеется ряд неописанных видов, которые ошибочно принимаются за ранее описанные. Деление рода на подроды и группы видов не разработано. Не существует ни определителя, ни даже каталога видов рода в объеме фауны мира, а большинство региональных сводок устарело.

Принципиально устарели и подходы, применявшиеся в система-

тике ветвистоусых (Frey, 1982). За последнее время стала очевидна необходимость пересмотра систематики родов *Daphniiformes** на основе изучения возрастной, сезонной, индивидуальной и межпопуляционной изменчивости, с применением новых диагностических признаков, в том числе признаков, которые выявляются при помощи электронной микроскопии. Изучение систематики является необходимой основой для надежного определения видов, без которого невозможны никакие другие исследования.

Зоогеография пресных вод разработана гораздо хуже, чем, скажем, морская или наземная. Недостаточно изучена, в частности, и зоогеография ветвистоусых. В последнее время представление о широком распространении космополитизма среди них подвергается серьезной критике (Frey, 1982a). Некоторые "всесветно распространенные виды" при более детальном изучении оказались группами близких видов с небольшими ареалами (Frey, 1987). Таким образом, в настоящее время складывается совершенно новая зоогеография ветвистоусых и исследования в этой области весьма перспективны. В то же время, географическое распространение ракообразных рода *Simoserphalus* не пересматривалась с современных позиций.

Изучение распространения симоцефалюсов актуально как с практической точки зрения - для создания региональных сводок и определителей, так и с теоретической - для суждения об истории расселения видов.

* В данной работе используется система ракообразных, предложенная Старобогатовым (1986)

На примере рода *Simocerphalus* мы решаем некоторые общие вопросы. В ходе ревизии мы столкнулись со сложностями, неразрешимыми в рамках классических представлений о виде и традиционных таксономических методик. Для различения видов мы разработали оригинальную статистическую методику, которая может быть применена и в систематике других животных. Полученные нами зоогеографические данные дают новую аргументацию к ведущейся в настоящее время дискуссии о распространении космополитизма у пресноводных беспозвоночных.

Цель работы - всесторонне изучить морфологию, систематику и зоогеографию рода *Simocerphalus* фауны мира.

При этом ставились следующие задачи:

1. Изучить морфологию ракообразных рода *Simocerphalus*, описать неизвестные и малоизвестные детали строения, в частности, морфологию головных пор, торакальных конечностей, ультраструктуру поверхности эфиппиума (с применением СЭМ) и т. д., а также описать морфологию самцов видов, у которых они не были известны.

2. Провести сравнение морфологии *Simocerphalus* и других *Daphniidae*. Изучить гомологию торакальных конечностей.

3. Изучить морфологическую изменчивость ряда признаков: индивидуальную, межпопуляционную, возрастную, сезонную и экологическую изменчивость, изменения, связанные с физиологическими процессами (такими, как линька, переход от партеногенеза к гамогенезу). Описать механизм линьки.

4. Изучить экологическую и функциональную морфологию симоцефалюсов. Выяснить, какие особенности строения связаны с обитанием в заросшей литорали. Исследовать механизм функционирования

ния прикрепительного аппарата и системы очистки фильтрующих частей торакальных конечностей.

5. Провести таксономическую ревизию рода *Simocerphalus* Schodler, 1858 в объеме фауны мира. Разработать деление рода на подроды и группы видов. Описать новые виды. Детально переписать сохранившиеся типовые серии. Для видов, у которых типы не сохранились, сделать переписание на основе материала из типового местообитания. Составить ключ для практического определения видов рода в объеме фауны мира.

6. Разработать и применить оригинальную статистическую методику для различения видов в сложных группах, где традиционные таксономические методы оказались неэффективны.

7. Уточнить ареалы видов рода с современных позиций. Проверить, не являются ли всесветно распространенные виды на самом деле группами близких видов с более локальным ареалами, как это выявлено у некоторых других *Daphniiformes*. Сделать выводы об истории расселения видов.

Благодарности. Я глубоко признательна Н.Н. Смирнову за научное руководство, Н.М. Коровчинскому за предоставление материалов и ценные советы, М.Е. Христиансен (M. E. Christiansen) (Зоологический музей, г. Осло, Норвегия), Ш. Халсей (Sh. Halsey) (Британский музей, г. Лондон), Л.А. Кутиковой и И.П. Николаевой (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург), М. Пелтиру (M. Peltier) (Музей естественной истории г.Олтен, Швейцария), Р. Жокю (Joque) (Музей Центральной Африки, г. Тервурен, Бельгия), Н.Л. Брюсу (N.L. Bruce) (Зоологический музей, г. Копенгаген, Дания), П.В. Берентсу (P.V. Berents) (Австралийский музей, г. Сидней, Австралия), В. Цайдлеру (W. Zeidler) (Музей Южной

Австралии, Аделаида, Австралия), Р. Вильсону (R. Wilson) (Музей Виктории, Аботсфорд, Австралия) за возможность ~~за~~ ознакомиться с коллекциями музеев, Д. Бернер (D. Berner), А. Литт (A. Litt), М. Б. Кингу (M. B. King), Д. Макноту (D. McNaught), А.В. Монакову, В.Ф. Матвееву, И. Мирабдуллаеву, А.В. Макрушину, Т.А. Бритаеву, А. Дюмону (H. Dumont), К.Х. Фернандо (K. H. Fernando), Л. Де Местеру (L. de Meester) за собранные ими материалы, А.О. Беньковскому за помощь на всех этапах, Г.И. Орловой за консультации по физике, а также всем сотрудникам биостанции "Глубокое озеро" за содействие в полевой работе.

Глава 1

Состояние изучения рода *Simocerphalus*

Общая морфология. Большая часть сведений по общей морфологии симоцефалюсов разбросана в таксономических работах. Эти описания имеют разное качество, зачастую противоречат друг другу. Наиболее полны описания, сделанные Лилъеборгом (Lilljeborg, 1900), Сарсом (Sars, 1888, 1894, 1895, 1896, 1898, 1901, 1903), Флёсснером (Flössner, 1972), Негря (Negrea, 1983), Дюмоном (Dumont, 1983).

Ряд особенностей остался незамечен всеми авторами. У многих видов не описаны головные поры, считающиеся для одного из семейств Daphniiformes, Chydoridae, важным диагностическим признаком. Строение торакальных конечностей, применяющееся в систематике рода *Daphnia*, (Глаголев, 1983а; Glagolev, 1986) у симоцефалюсов было изучено крайне фрагментарно.

По-видимому, первым, кто заинтересовался строением торакальных конечностей у представителей рода *Simocerphalus*, был Левин (Lievin, 1848). Однако приведенное им описание и изображение nI и nII партеногенетической самки *S. vetulus* весьма далеко от действительности. Более реалистично зарисовал эти структуры, а также эндиты nII партеногенетических самок *S. exspinosus* и *S. serrulatus* Лунд (Lund, 1870). Лильеборг (Lilljeborg, 1900) изобразил nI , nII , nV партеногенетической самки и nI самца *S. vetulus*. К сожалению, иллюстрации этих авторов практически не снабжены описаниями.

Бенинг (Behning, 1912) составил описание эндита nII самки *S. serrulatus* на основе иллюстраций Лунда и описал все 5 пар конечностей партеногенетических самок *S. vetulus* и *S. exspinosus*. Однако в его работе имеется ряд неточностей: допущена ошибка при описании числа и длины щетинок эндита nII у *S. exspinosus*, совершенно неверно описаны эндиты $nIII$ и nIV у всех видов. Мануйлова (1964) включила признаки строения конечностей в определительную таблицу *Simocerphalus*. Однако эта первая попытка использовать морфологию данных структур для различения видов оказалась неудачной, так как опиралась на неточные данные Бенинга.

Глаголев (1983) впервые точно описал строение nII партеногенетических самок *S. vetulus* и *S. exspinosus*, а также самца *S. vetulus*. Дюмон (Dumont, 1983) исследовал конечности у ряда австралийских видов и с успехом применил найденные им признаки в целях систематики.

Итак, все проведенные до сих пор исследования морфологии конечностей *Simocerphalus* касаются только некоторых европейских

и австралийских представителей рода. У большинства видов *Simocerphalus* эти структуры совершенно не изучены, либо известны лишь в общих чертах у партеногенетических самок и, очень редко, - у самцов. Никаких данных по их строению у эфиппидальных самок в литературе нам найти не удалось. Несмотря на то, что каждая пара конечностей имеет собственный план строения, почти все авторы ограничиваются только описанием морфологии двух передних пар. Индивидуальная и возрастная изменчивость конечностей почти совершенно не изучена.

Ретикуляция створок упоминается во многих работах, где есть описания симоцефалюсов. Однако в большинстве случаев она характеризуется неправильно. Так, Флэсснер (Flössner, 1972) и Лилльеборг (Lilljeborg, 1900) описывают ее как "удлиненные ячейки с тонкой пунктировкой в середине". Негря (Negrea, 1983) считает, что она состоит из "неправильных многоугольных ячеек и точек". Бенинг (1941) характеризует ее как "продолговато-сетчатую структуру". Наиболее правильным оказалось старое описание, предложенное Бэрдом (Baird, 1850). Он отмечает, что рельеф карапакса имеет вид "полосковидных углублений".

Строение антеннулы *Simocerphalus* описывалось многими авторами. Однако до сих пор нет единого мнения о числе эстетасков. Флэсснер (Flössner, 1972) и Лилльеборг (Lilljeborg, 1900) указывают, что у самок *S. vetulus* их 6-7, а Негря (Negrea, 1983) считает, что их 9.

Сравнительная морфология. Наиболее авторитетная сводка по морфологии *Daphniidae* выполнена Фрайером (Fryer, 1991). Она содержит сведения обо всех аспектах строения и о путях адаптивной радиации родов семейства, в том числе и рода *Simocerphalus*. Не-

которые данные по сравнительной морфологии и филогении Daphniidae приводит Дюмон (Dumont, 1983). Сравнительная морфология конечностей изучена Кэнноном (Cannon, 1933), Глаголевым (1983а) и Фрайером (Fryer, 1991), головных пор - Дюмоном и Ван де Вельдом (Dumont, Van de Velde, 1976).

Возрастные изменения симоцефалюсов изучались рядом авторов (Лебедева, 1968; Ревенко, 1983; Negrea, 1983). Различным аспектам эмбрионального развития посвящены десятки работ (Montu, 1975; Murugan, 1977; Bernardi, 1978; Sharma, Sharma, 1989; Malhotra, Langer, 1991 и т. д.).

Линька симоцефалюсов и связанные с ней изменения практически не описаны. Некоторые общие сведения о линьке ветвистоусых приводят Плато (Plateau, 1970) и Фрайер (Fryer, 1991).

Изменчивость под влиянием факторов среды известны фрагментарно. Влияние темноты и голода на морфологию глаза и глазка изучено Каптеревым (Kapterew, 1910) и Ермаковым (1924). Последний автор изучил также и травматические изменения (Ермаков, 1927). Грин (Green, 1966) исследовал вариации каротиноидной окраски тела. Изучена зависимость размера глаза от того, обитают ли в водоеме визуально ориентирующихся ^{есть} хищников ^и (Michael et al., 1982). Имеются лишь отдельные попытки использования данных по изменчивости в целях систематики, притом лишь на качественном уровне (Negrea, 1983).

Образ жизни симоцефалюсов известен достаточно полно и практически одинаков у всех видов рода. Симоцефалюсы обитают в литорали озер и рек, а также в мелких, в том числе пересыхающих водоемах, в колодцах, на рисовых чеках, в болотах. Они встречается в эвтрофных, мезотрофных и олиготрофных озерах при pH 5-7

(Negrea, 1983). Выдерживают соленость до 6,3 ‰. Эвритермичны (Васильева, 1959), выносят температуру +3- +28°C. Могут встречаться даже подо льдом при высокой концентрации пищевых частиц. Были найдены в горах (до 5140м.) (Delachaux, 1918). Наиболее обычны в зарослях, иногда живут среди нитчаток или на открытой литорали. Род считается приуроченным к литорали. Однако Брем (Brem, 1959) пишет, что находил *S. serrulatus* в пелагиали.

Симоцефалюсы в зависимости от условий размножаются гамогенетически 1 или 2 раза в год. В умеренных поясах гамогенез предшествует холодному времени года, а в тропический и субтропических - жаркому.

Симоцефалюсы являются первичными фильтраторами, то есть потребляют пищевые частицы из толщи воды: зеленые водоросли (Васильева, 1959), инфузорий (Archbold, Berger, 1985), бактерий (Vasconcelos, 1990; Brendelberger, 1991), могут потреблять также и детрит, но развиваются на нем плохо (Васильева, 1959).

Эти животные поедаются рыбами: уклейкой, линем, судаком, щукой, колюшкой (Бенинг, 1941), личинками насекомых, в частности стрекоз (Colton, 1987; Johnson, 1973), гидрами (Schwarz et al., 1983), личинками амфибий (Mitchell, Williams, 1982).

Специфические паразиты: *Thelohania simocerphali* (Воронин, 1986), *Nosemoides simocerphali* (Loubes, Akbarieh, 1977) (микроспоридии), *Blastidium roedophthorum* (грибы) (Manier, 1976). Вентральный край головы и створок *Simocerphalus* часто покрыт сидячими инфузориями.

S. vetulus считается синантропным видом (Макрушин, 1980). Его бурное размножение свидетельствует об органическом загрязнении водоема.

Популяционной экологии видов рода посвящены десятки работ (Corigliano, Bernardi, 1978; Manca, Bernardi, 1985; Perrin et al., 1987; Corigliano, 1987; Perrin, 1989; Николаев и др., 1983; Ang, Fernando, 1973 и т. д.). В них обсуждается популяционная динамика, влияние на нее конкуренции и хищничества. Имеются также токсикологические исследования (Klekowski, Zvirgzds, 1971; Прокопенко и др., 1976; Giesy et al., 1983; Kettle, Noyelles, 1986) и исследования, где обсуждается роль *Simoscephalus* как биоиндикатора загрязнения (Макрушин, 1980).

Функциональная морфология многих структур изучена недостаточно. Интересной особенностью *Simoscephalus*, отличающей его от большинства других *Daphniidae*, является способность временно прикрепляться к различным предметам.

Способность *Simoscephalus* "подвешиваться" к субстрату была известна с середины XVIII в. (Schaeffer, 1755) и впоследствии стала считаться главным отличительным признаком рода (Schödler, 1858). Многие зоологи придают данной черте большое значение. Так, Фрайер (Fryer, 1991) считает, что именно она определила многие экологические и морфологические особенности животного, а Шрадек-Хушек с соавторами даже дали этому рачку название "Vesenska", от чешского слова "veset"- вешать (Šrámek-Hušek et al., 1962).

Некоторые исследователи (Stingelin, 1904, Meyer-Rochow, 1979) полагали, что *Simoscephalus* прикрепляется к поверхностям при помощи присоски или клейкого органа, расположенного в области головных пор, на заднем, дорсальном крае головы. Подобный механизм прикрепления был выявлен у *Sida* (Günzl, 1978, 1980). Другие исследователи считали, что для прикрепления служат крюч-

коносные щетинки антенн (Schödler, 1858, Fryer, 1991). Существует также точка зрения, что *Simocerphalus* прикрепляется одновременно областью головных пор и щетинками антенн (Lilljeborg, 1900, Šrámec-Nušek et al., 1962). Ни одна из гипотез не получила до сих пор удовлетворительного экспериментального подтверждения.

Систематика. Симоцефалюсы были известны натуралистам еще с XVII века. В долиннеевский период они именовались "Ungeschwanzter, zackiger Wasserfloh", бесхвостые зубчатые водяные блохи (Freu, 1982a). Научное, бинарное наименование они получили впервые в монографии О.Ф.Мюллера по фауне Дании (Müller, 1776). Видовое название "*Daphne vetula*" Мюллер снабдил очень кратким диагнозом (7 слов по-латыни), который включал в себя лишь признаки, оказавшиеся впоследствии общими для всего рода *Simocerphalus*. Таким образом, он считал всех "бесхвостых водяных блох" представителями одного вида в пределах рода *Daphnia*.

Подобные представления сохранялись и позже, в течение почти 100 лет. В этот период было несколько попыток описания различных видов симоцефалюсов (*Monoculus exspinosus* De Geer, 1778, *Daphnia serrulata* Koch, 1841, *Daphnia congener* Koch, 1841 и т.д.). Однако диагнозы этих видов были почти столь же нечетки, как и у *Daphne vetula* Müller. Сейчас не удастся с уверенностью определить к каким из признаваемых ныне таксонов относятся эти описания. Бэрд (Baird, 1850) рассматривал приведенные выше названия как синонимы *Daphne vetula*.

Первым, кому удалось различить виды симоцефалюсов достаточно определенно, был Эдвард Шедлер (Schödler, 1858). В своей работе он приводит удовлетворительные диагнозы *S. vetulus*, *S.*

exspinosus, *S. congener* и *S. serrulatus*, выделяя совокупность этих видов в самостоятельный род *Simocerphalus*. Одним из главных недостатков работы Шёдлера было то, что он не присваивал описанным видам оригинальных названий, а использовал старые, предложенные Мюллером, Кохом и Де Гиром. Сопоставление шёдлеровских видов со старыми носит, как отмечал Лильеборг (Lilljeborg, 1900), в значительной степени условный характер.

Наиболее авторитетную сводку, подытоживающую знания, накопившиеся в конце прошлого века по европейским ветвистоусым, составил Лильеборг (Lilljeborg, 1900). В своей монографии, посвященной кладоцера Швеции, он привел описания четырех видов симоцефалюсов. Особо следует отметить то, что он дает развернутое описание самцов, в то время как более ранние авторы ограничивались лишь краткими замечаниями о них, а также то, что он учитывал возрастную и сезонную изменчивость.

В нашем веке было описано всего 2 европейских таксона. В целом, систематика европейских представителей рода изменялась мало (Мануйлова, 1964). Современные работы по фауне кладоцер Европы (Šrámek-Hušek et al., 1962; Flössner, 1972; Negrea, 1983, Margaritora, 1985) содержат примерно тот же набор видов симоцефалюсов и примерно тот же спектр диагностических признаков, что монография Лильеборга (Lilljeborg, 1900).

Европейские виды изучены лучше, чем симоцефалюсы из других частей света. Однако многие различия видов неполно описаны или вовсе неизвестны, не определены пределы изменчивости ряда диагностических признаков. По поводу трактовки некоторых из них существуют разногласия. Кроме того, имеются формы, которым в разных работах придается различный таксономический статус.

За пределами Европы изучение клadoцер, и симоцефалюсов в частности, началось в прошлом столетии. Первые сведения о симоцефалюсах Азиатской части нашей страны приводит Сарс (Sars, 1898; 1903). К наиболее авторитетным отечественным сводкам, включающим данные как по европейским, так и по азиатским симоцефалюсам, относятся определители Бенинга (1941), Мануйловой (1964) и Смирнова (1977). Эти работы базируются, в основном, на представлениях Лилеборга и, в меньшей степени, Сарса.

Исследование симоцефалюсов в Юго-Восточной Азии, Австралии и Океании было начато в середине прошлого века Кингом (King, 1853a,b). Фауну этого региона изучали Штингелин (Stingelin, 1905), Грохмалицкий (Grochmalicki, 1915) и др. Наиболее полная и современная сводка по австралийским симоцефалюсам принадлежит Дюмону (Dumont, 1983).

Изучение симоцефалюсов Африки начал Фишер (Fischer, 1860). В дальнейшем фауной этого региона занимались Сарс (Sars, 1895) Ришар (Richard, 1894), Метуен (Methuen, 1910), Брем (Brehm, 1933a) и др. Они описали несколько новых видов рода с этого континента, а также привели сведения о нахождении там видов, известных ранее из Евразии и Австралии. Фауна *Simocerphalus* Америки также изучается с конца прошлого века (Birge, 1893). Однако до настоящего времени ни по Африке, ни по Америке не создано исчерпывающих систематических сводок.

Проблемы существующие на настоящий момент в систематике рода *Simocerphalus* весьма многочисленны. Из 59 предлагавшихся названий видов, подвидов и вариететов этого рода 6 совершенно забыты, ^{и ?} не упоминаются в современных работах ни в качестве самостоятельных таксонов, ни в качестве синонимов. Некоторые виды

понимаются в литературе неправильно. Ряд названий должны быть признаны синонимами. Статус многих форм должен быть уточнен. Главным затруднением в современной систематике ветвистоусых является то, что слабо изучена изменчивость (Frey, 1982).

Единственная всесветная ревизия рода была выполнена Шедлером в 1877 г. и содержала сведения о 13 номинальных видах и варь^иететах. В настоящее время описано уже 59 номинальных таксонов и очевидна необходимость новой всеобъемлющей ревизии рода на основе изучения изменчивости.

В литературе можно встретить словосочетания "группа *S. vetulus*", "группа *S. exspinosus*" (Dumont, 1983). Однако до сих пор не был определен объем этих групп и их диагнозы. Таким образом, требуется разработка деления рода на подроды и группы видов.

Новые методики в современной систематике. Недостатки классических таксономических методов заставляют исследователей искать новые подходы к систематике ветвистоусых. Все шире используются признаки, которые выявляются при помощи электронной микроскопии (Dumont, 1983; 1976; Глаголев, 1983б), электрофорез (Hann, Nabert, 1982; 1986; Hann, 1987).

Фрай (Frey, 1982а) акцентировал внимание на необходимости изучения изменчивости в целях таксономии. Однако количественная методика такого применения разработана недостаточно.

Сведения о географическом распространении *Simocephalus* имеются во многих таксономических и фаунистических работах. Наиболее авторитетные сводки: (Lilljeborg, 1900) - по Швеции, (Бенинг, 1941) - по Кавказу, (Šrámek-Hušek et al., 1962) - по Чехии и Словакии, (Мануйлова, 1964; Смирнов, 1986) - по России

и сопредельным территориям, (Flössner, 1972) - по Германии, (Negrea, 1983) - по Румынии, (Margaritora, 1985) - по Италии, (Chiang, Du, 1979) - по Китаю, (Dumont, 1983) - по Австралии, (Olivier, 1960) - по Аргентине.

Тем не менее, зоогеография ветвистоусых и в частности *Simoserphalus*, изучена недостаточно. В последнее время представление о широком распространении космополитизма среди *Daphniiformes* подвергается серьезной критике (Frey, 1982a; Смирнов, 1986). Некоторые "всесветно распространенные виды" при более детальном изучении оказались группами близких видов с небольшими ареалами. Например, оказался сборным таксоном "*Eurysergus lamellatus*" (Frey, 1987).

Таким образом, в настоящее время складывается совершенно новая зоогеография ветвистоусых и исследования в этой области весьма перспективны. В то же время, зоогеография рода *Simoserphalus* не пересматривалась с современных позиций.

Глава 2

Материал и методика

Материал. Обработано более 10 тыс. особей из более чем 300 местонахождений, в том числе 15 типовых серий. Основным материалом для настоящей работы послужили пробы, хранящиеся в коллекции Лаборатории экологии пресноводных сообществ ИПЭЭ, где собраны ракообразные этого рода со всех континентов. Используются также собственные сборы автора и сборы, любезно предоставленные рядом лиц. Кроме того, используется материал из 13 музеев и

коллекций:

Планктонное хранилище Зоологического института РАН, С.-Петербург (Россия).....	ПХЗИН
Коллекция ветвистоусых ЗИН.....	КВЗИН
Коллекция препаратов Г.Ю. Верещагина (в ЗИН).....	КПВ
Зоологический музей Московского университета, Москва.	ЗММУ
Британский музей, Лондон (Великобритания).....	БМ
Музей Центральной Африки, Тервурен (Бельгия).....	МЦА
Зоологический музей, Копенгаген (Дания).....	ЗМК
Зоологический музей университета Упсала, Упсала (Швеция)	ЗМУ
Зоологический музей, Осло (Норвегия).....	ЗМОс
Зоологический музей, Олтен (Швейцария).....	ЗМОл
Австралийский музей, Сидней (Австралия).....	АМ
Музей Южной Австралии, Аделаида (Австралия).....	МЮА
Музей Виктории, Абботсфорд (Австралия).....	МВ

Список материала по каждому виду приведен в соответствующем разделе. Используемые сокращения фамилий сборщиков: Беньковский А.О. - Б., Верещагин Г.Ю. - В., Дюмон А. - Д., Коровчинский Н.М. - К, Макрушин А.В. - Мак., И. Мирабдуллаев - Мир., Монаков А.В. - Мон., Орлова-Беньковская М.Я. - О., Смирнов Н.Н. - С.

Методика изучения морфологии на качественном уровне. Животные фиксировались в 70% спирте или в 10% формалине с добавлением сахарозы. Изготавливались препараты в канадском бальзаме. Для зарисовки использовались рисовальные аппараты РА-4 и РА-6. Электронно-микроскопические фотографии сделаны на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-50A. Для СЭМ животные

высушивались в вакууме, затем приклеивались к металлическому цилиндру и покрывались слоем золота.

Торакальные конечности изучались в расправленном состоянии, что не дает возможности судить о прижизненном расположении их частей, однако удобно для выявления мелких деталей. Мы используем названия частей конечностей, которыми пользовались Бенинг (Behning, 1912) и Глаголев (1983а). Вооружение описывается формулами. Обозначения аналогичны таковым у Глаголева (1983а). Римскими цифрами обозначены выступы эндита, арабскими - внешние щетинки, буквами - внутренние, ех - экзит, еп - эндит, gn - гнатобаза, ер - эпиподит, нI - нV - первая-пятая торакальные конечности. В соответствии с отечественной традицией (Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964; Глаголев, 1983), мы понимаем под словом "эндит" совокупность всех внутренних выступов конечности, а не каждый отдельный выступ, как это делают некоторые зарубежные авторы (Fryer, 1991). В отличие от Кэннона (Cannon, 1932), мы нумеруем выступы эндита начиная с ближайшего к гнатобазе. Значение применяемых в работе морфологических терминов объяснено на рисунке (рис. 2).

Номенклатурные акты (описание новых таксонов, синонимизация, установление неотипов и лектотипов) в диссертации носят условный характер, так как это рукопись. Большинство актов уже находится в печати, другие будут опубликованы в ближайшее время.

Оригинальная методика измерений. Первоначально мы использовали 30 различных промеров, но оказалось, что лишь 7 из них имеют значение для различения видов (рис. 3). Измерение длины тела, высоты и длины головы проводилось при помощи микрометра

окулярного винтового (МОВ - 1-15). Однако многие важные в таксономическом отношении признаки типа "более выпуклый" - "менее выпуклый", "закругленный" - "заостренный" подобному измерению не поддаются. Нам удалось преодолеть эту сложность с использованием оригинальной методики промеров. Контур животного зарисовывался при помощи рисовального аппарата РА-6. Затем, после дополнительных построений (см. рис. 3) измерения производились линейкой по бумаге. Зная масштаб рисунка (рисовальный аппарат был предварительно откалиброван объект-микрометром), мы вычисляли истинные размеры частей животного.

Первичная статистическая обработка промеров на компьютере.

Обработка проводилась при помощи пакета статистических программ "Statgraphics":

1) Для каждой выборки по каждому из признаков вычислялось среднее, минимум, максимум и коэффициент вариации.

$$C_v = \frac{\sqrt{\sigma^2}}{M}$$

Мы не приводим таблиц данных, полученных на этом этапе в силу их громоздкости. Сведения о наиболее важных промерах приведены в диагнозах видов.

2) Для выявления связи некоторых количественных характеристик с размером и соответственно с возрастом особи мы подсчитывали коэффициенты корреляции:

$$r = \frac{S_a + S_p + S_d}{2\sqrt{S_a \cdot S_p}}$$

$$\text{где } S_a = \sum_{i=1}^{20} (x_{ai} - M_a)$$
$$S_p = \sum_{i=1}^{20} (x_{pi} - M_p)$$

M_p - среднее арифметическое значение длины тела;

M_a - среднее арифметическое значение параметра a , корреляцию которого с размером мы вычисляем;

x_{pi} - длина тела особи;

x_{ai} - значение параметра a у особи.

(Плохинский, 1970).

Оригинальная методика различения видов - сочетание двухмерных диаграмм рассеивания и кластерного анализа (на компьютере).

1) Построение двухмерных диаграмм рассеивания. Суть метода: На координатной плоскости по осям отложены относительные значения признаков, каждой особи соответствует точка. Мы ставим в соответствие каждой выборке (20 особей) выпуклый многоугольник, построенный по крайним точкам. Очевидно, чем больше перекрывание таких многоугольников, тем более сходны выборки. Отсутствие пересечения означает морфологический разрыв (Любищев, 1979). Цель применения: поиск межвидового морфологического hiatus по парам признаков в тех случаях, когда по одиночным признакам имеется перекрывание.

2) Кластерный анализ. Суть метода: Исходные данные для кластерного анализа представляют собой таблицу, где перечислены для всех выборок средние стандартизованные значения признаков, то есть отношения выборочных средних к общему (среднему из средних). Программа ставит в соответствие каждой выборке точку в многомерном пространстве признаков, с координатами равными

стандартизованным средним. Затем вычисляются попарно расстояния между всеми этими точками по формуле:

$$L_{ij} = \sqrt{\underbrace{(x_i - x_j)^2}_1 + \underbrace{(y_i - y_j)^2}_2 + \dots \underbrace{\dots}_n}$$

Где $L_{i,j}$ - расстояние между точками i и j , (x_i, y_i) - координаты i -ой точки, (x_j, y_j) - координаты j -ой точки в многомерном пространстве признаков, n - число координат (признаков). (Инструкция к пакету статистических программ "Statgraphics", 1987)

2 наименее удаленные друг от друга точки относятся к одному кластеру (к одной ветви). Для следующего шага кластеризации эти 2 точки заменяются одной, такой, что ее координаты равны средним арифметическим координат этих точек. Затем весь процесс повторяется заново. Таким образом, на каждом шаге количество ветвей уменьшается на 1 до тех пор, пока не будет построено все дерево, до корня.

Цель применения: мы применяли кластерный анализ для того, чтобы оценить, какие выборки близки друг к другу по всей совокупности метрических признаков и, вероятно, принадлежат к одному и тому же виду.

Метод диаграмм рассеивания и кластерный анализ хорошо дополняют друг друга. Они независимы, так как первый оперирует только с крайними значениями признаков, а второй только со средними. Если оба метода дают одинаковый результат, то он высоко достоверен.

Таксономические описания. Мы придерживаемся принципа, что

в диагноз вида должны входить все те и только те признаки, которые отличают его от других (то есть хотя бы от одного другого) в пределах данной группы или подрода, причем самок от самок, самцов от самцов. Во избежание повторов, признаки, пригодные для определения как самок, так и самцов вынесены в разделы "Особь обоего пола". Диагнозы подродов и групп видов строятся аналогично. Признаки общие для всего рода, а также черты диморфизма одинаковые у всех видов *Simocerphalus* не включаются в диагнозы, а описываются в разделе "Общая морфология".

Эксперименты по выяснению механизма прикрепления проводились на биостанции "Глубокое озеро" ИПЭЭ РАН. Для изучения механизма прикрепления *Simocerphalus* к субстрату использовались особи *S. vetulus* из оз. Глубокое и *S. serrulatus* из Тереховского пруда. (Московская обл.). Мы помещали *Simocerphalus* в сосуды, где имелись вертикальные, наклонные (угол более 90° ко дну), нависающие (угол менее 90° ко дну) и верхние горизонтальные поверхности, чтобы определить, во-первых, к каким из них животное способно прикрепляться и во-вторых, какие части тела касаются субстрата и, следовательно могут играть роль в прикреплении. Наблюдение велось при помощи бинокулярного микроскопа МБС-9, сверху и сбоку, для чего в последнем случае микроскоп располагался горизонтально.

Для того, чтобы выяснить, участвует ли в прикреплении область головных пор, мы закрывали ее у живых ракообразных густым маслом и наблюдали за поведением таких особей. Путем прижизненного удаления тех или иных щетинок антенн, мы изучали, какие из них принимают участие в прикреплении. Удаление щетинок антенн и нанесение масла на затылочную область производилось тонкими

препаровальными иглами. Мы считали, что животное прикрепляется нормально, если в большинстве случаев оно занимает неподвижное, симметричное положение сразу после соприкосновения с субстратом; затрудненно - если в большинстве случаев после соприкосновения оно некоторое время скользит вдоль субстрата и лишь потом закрепляется; очень затрудненно - если к прикреплению приводит меньшая часть соприкосновений. Конкретные особенности экспериментов и число наблюдений описаны в разделе "Механизм прикрепления к субстрату".

Для исследования физической природы сил, удерживающих животное на субстрате, мы помещали в сосуд с ракообразными поверхности с различными свойствами: смачиваемые и несмачиваемые, заземленные и незаземленные, гладкие и шероховатые, а затем наблюдали, какие поверхности пригодны для прикрепления, а какие нет.

Эксперименты по зависимости размера глаза и глазка от температуры проводились в Зеленограде (Московская обл.). Мы сравнивали размер глаза глазка у трех выборок *S. vetulus* по 20 штук, происходящих из одного водоема. Первая из них была собрана и зафиксирована 12. 5. 1990, вторая - 5. 11. 1990. Третья была собрана также 5. 11. 1990, но затем содержалась в аквариуме 20 дней при комнатной температуре.

Глава 3. Морфология

3.1. Общая морфология

3.1.1. Морфология половозрелых особей

Самка. Длина партеногенетической самки 0,86-3,46мм, эфиппальной 1,24-1,90мм. Створки широко-яйцевидные (рис. 1, Б); передняя часть значительно ниже задней. Место расхождения створок (рис. 2(23)) находится несколько выше их задне-верхнего угла (рис. 2(22)). Выступ задне-верхнего угла створок, а также часть дорсального и иногда вентральный край створок покрыты зубчиками большего или меньшего размера (рис. 2(28), 5, Г). Зубчики расположены в 2 ряда (по ряду на каждой створке) и часто погружены в слизистое вещество. Под выступом задний край всегда несколько скошен вперед (рис. 2(21)). Вентральный край (рис. 2(15)) более или менее выпуклый, образует с задним более или менее явный тупой угол. Вдоль свободного края, несколько выше него, створки несут внутреннее вооружение (рис. 6, А-В). На вентральной стороне оно представлено рядом направленных назад крупных оперенных щетинок, увеличивающихся спереди назад, которые нежестко закреплены в основании и могут свисать из-под створок (рис. 6, Б). На участке, где брюшной край переходит в задний, внутреннее вооружение состоит из 2-5 коротких оперенных зубцов (видоизмененных щетинок), большинство из которых равномерно изогнуты назад, а самая задняя имеет S-образную форму (рис. 6, А). Внутреннее вооружение заднего края имеет вид ряда из групп мелких, тесно стоящих щетинок разной величины. (рис.

6, В). Средняя щетинка в каждой группе заметно крупнее остальных. Ретикуляция большей части карапакса в виде продолговатых ячеек, вытянутых снизу-спереди - назад-наверх. (Рис. 5, А). По периметру створок, а также в районе глаза (на передней поверхности головы) имеются короткие, многоугольные ячейки (рис. 5, В).

Голова относительно небольшая, дорсально ясно отделена от туловища выемкой на головном щите (рис. 2(35)), который продолжается далее, вдоль спинной стороны. По бокам головы, над основаниями плавательных антенн располагаются широкие кили - фортники (рис. 2(37)). При взгляде сверху они образуют широкий, округлый капюшон, несколько выдающийся вперед в области глаза (рис. 7, 8). Сзади они продолжают на створки и сходятся на спинном краю позади сердца (рис. 2(34)). Рострум всегда острый (рис. 2(5)). Антеннулы прикрепляются или к его кончику или к основанию. Головные поры расположены на дорсальном крае, в непосредственной близости от границы головы и створок (рис. 2(36), 7). Они представляют собой поперечный ряд из 3 крупных (в центре) и 2 мелких (по бокам) отверстий неправильной формы, окруженных валиками. Такие же валики соединяют соседние отверстия. Иногда головных пор нет. Глаз круглый (рис. 2(1)). Форма глазка изменчива. Он может быть круглым, ромбовидным, узким с расширением в нижней части, узким без расширения или разнообразно изогнутым.

Антеннулы (рис. 9, В) палочковидные, дистальный конец их заметно более узкий с несколько скошенным передним краем. На этом же крае, ближе к основанию находится выступ, несущий короткую чувствительную щетинку. У живых особей эта щетинка обыч-

но прижата к задней поверхности рострума и немного выдается из-за него. На конце антеннула имеет 9 эстетасков разной длины. Они почти полностью скрыты под створками. У *S. (Coronocerphalus)* антеннулы несут на внутренней стороне ребра и зубчики (рис. 4, Л, М), у других видов антеннулы гладкие (рис. 4, И, К). Антенны (рис. 10) короткие, концы их дистальных члеников едва достигают середины створок. На основании базиподита, с внешней стороны находятся две двучленистые, голые чувствительные щетинки (рис. 11, В). Сходная с ними, но более длинная щетинка располагается на внешней стороне дистального конца базиподита (рис. 11, А, 12, Г), между основаниями ветвей. Напротив нее, с внутренней стороны имеется маленький шипик (рис. 11, Б, 12, В). Длина щетинки всегда превышает длину первого членика верхней ветви.

Вооружение ветвей:

0 - 1шип+1щетинка - 2щетинки+1щетинка с крючком

1щетинка - 1щетинка - 3щетинки

Крайняя наружная щетинка верхней ветви (рис. 11, Г) значительно модифицирована: она заметно короче остальных, имеет утолщенный базальный членик, вдоль ее наружной стороны располагаются сетулы, особенно крупные проксимально (рис. 12, А, Б). На конце она несет крючок. Все остальные щетинки однотипные, с гомономным оперением из грубых сетул. Поверхность антенн покрыта неправильными поперечными рядами мелких шипиков, а концы всех члеников ветвей и базиподита несут более крупные (рис. 13, А). Ротовой аппарат типичного для всех дафнид строения (рис. 9, А, Г, Д, 13, Б).

Общий план строения конечностей в пределах рода одинаков.

Число щетинок на каждом выступе строго фиксировано. Вопреки мнению ряда авторов (Behning, 1912; Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964), межвидовые различия касаются лишь длины и вооружения некоторых щетинок.

нI (рис. 14, А, В):

ex:1;a,б

en: I(1-4;a)+II(1-2;a)+III(1-2;a)+IV(1;a;б); ep.

Внешние щетинки длинные, двучлениковые, оперенные. Внешняя щетинка экзита (1) - длинная, оперена мягкими длинными сетулами, нечетко разделена на 2 членика, она прикрепляется спереди от эпиподита и огибает его. Внутренняя щетинка экзита (а) - очень длинная, двучлениковая, в дистальной части покрыта шипиками или щетинками с одной стороны. Внутренняя щетинка экзита (б) - очень мелкая, оперенная. Внутренние щетинки эндита (а) I, II и III выступа - короткие, дистально оперенные или покрытые зубчиками спереди. Одна внутренняя щетинка (а) IV выступа - очень мелкая, голая, а другая (б) - довольно длинная, двучлениковая, спереди оперена или покрыта шипиками. Спереди ноги несут 2 щетинки с крючками на конце, покрытые дистально, на вогнутой стороне шипиками. Основание и верх конечности покрыты длинными сетулами.

нII (рис. 14, В):

ex:1-2; gn:1-10

en: I(1;a)+II(a)+III(a)+IV(1-2;a); ep.

Гнатобаза несет (сверху вниз) следующее вооружение: ряд длинных сетул; две щетинки (1 и 2), вооруженные длинными сету-

лами с нижней стороны, щетинку (3) с голым основанием и зубчиками в дистальной части с нижней стороны; четыре щетинки (4, 5, 7, 8) с голым основанием и с сетулами в дистальной части с обеих сторон; щетинку (6) (в середине между двумя парами щетинок предыдущей группы), мелкую, слабо оперенную в дистальной части с обеих сторон, длинную щетинку (9) с голым основанием и с зубчиками в дистальной части с верхней стороны; очень длинную щетинку (10) с длинными сетулами с верхней стороны. Дистальнее щетинок, прямо рядом с ними, имеется шип. Эндит у основания несет мелкий крючок, загнутый назад, и дистальнее него - шипик. Относительная длина щетинок эндита является диагностическим признаком видов.

nIII (рис. 15, А, Г):

ex:1-6; gn: от 40 до 50

en: I(1-4;a)+II(1-2;a)+III(1-2)+IV(1-2);ep.

Экзит широкий, несет по периметру 6 двучлениковых, широких щетинок. Первые 4 из них оперены полностью с обеих сторон, пятая и шестая в проксимальной части оперены с обеих сторон, а в дистальной несут зубчики с одной стороны. Пятая бичевидная: ее дистальный, покрытый зубчиками, конец несколько изогнут. I и II выступы эндита несут кроме двучлениковых внешних щетинок еще по одной внутренней, короткой, неоперенной, а III и IV - только длинные, одночлениковые щетинки. Гнатобаза с широким веером однотипных двучлениковых щетинок, в основании покрыта сетулами, дистальная ее щетинка гораздо короче остальных, оперенная.

nIV (рис. 15, Б, В):

ex:1-6; gn: от 30 до 40

en:I(1); ep.

Экзит несет 6 несколько укороченных по сравнению с соответствующими щетинками nIII широких, двучлениковых щетинок: первые 5 равномерно оперены с обеих сторон, шестая - в основании оперена, в дистальной части - голая. Эндит представлен одним выступом с единственной широкой, оперенной щетинкой (1). Дистальная щетинка гнатобазы очень мелкая, тонкая, оперенная.

nV (рис. 5, Д):

ex:1-3

en:I(1); ep.

Экзит морфологически разделен на 2 выступа, один из которых направлен в сторону эпиподита и несет огибающую эпиподит длинную, двучлениковую щетинку (1), другой - в сторону эндита, несет короткую, широкую, оперенную щетинку (3) и тонкую, голую, короткую щетинку (2). Эндит представлен одним, крупным выступом, с единственной, крупной, оперенной щетинкой (1).

Постабдомен (рис. 19, А, Б) высокий. Дорсальный край образует анальную выемку и супраанальный выступ. Иногда проксимальнее имеется вторая выемка и второй выступ. Вдоль анального отверстия, с обеих сторон от него находится по несколько зубцов, из которых дистальные гораздо крупнее проксимальных. Крупные анальные зубцы покрыты шипиками в два ряда, как на внешней, так и на внутренней стороне (рис. 19, Б). Дорсальная и прилегающая к ней часть латеральных сторон постабдомена покрыта группами

мелких шипиков (рис. 19, А, В, Г). Коготки длинные, слабо изогнутые, вдоль дорсального края несут с внешней и внутренней стороны вооружение, состав которого является диагностическим признаком (рис. 21). Абдоминальных выростов обычно 2 (рис. 19, А). Проксимальный из них грушевидный, присутствует всегда. Дистальный может отсутствовать. Размер и направленность отростков подвержены сильной изменчивости. Проксимальнее этих двух отростков иногда заметны рудименты 3-его и 4-ого. Абдомен от плавательных щетинок до выростов всегда несет более или менее густое оперение.

Главное отличие гамогенетической самки (рис. 22) от партеногенетической - это наличие на спинной стороне эфиппиума с одним яйцом. Он темный, его покровы плотные, с ретикуляцией резко отличной от рельефа створок (рис. 23). Форма эфиппиума почти треугольная: спереди шире, чем сзади. Форниксы гамогенетических самок у ряда видов выступают в точке своего схождения, на дорсальном краю карапакса, в районе сердца. Головные поры и несущий их "затылочный выступ", как правило, крупнее, чем у обычных самок. Задне-верхний выступ створок не выражен даже у тех видов, у которых партеногенетические самки его имеют. Зубчики внешнего края створок в той или иной степени редуцированы, на дорсальном крае и задне-верхнем углу створок их никогда нет. В остальном эфиппиальная самка имеет точно такое же строение, как партеногенетическая.

Самец. (рис. 24) Длина: 0,96-1,28. Форма тела почти треугольная: сзади створки выше, чем спереди, дорсальный и дистальный край прямой, иногда с небольшой выемкой в проксимальной части. На передней части брюшного края створок имеется неболь-

шая вогнутость. Выступ на задне-верхнем углу карапакса выражен слабее, чем у самок. Ряд образованный щетинками внутренней стороны брюшного края параллелен свободному краю карапакса, из-за чего в проксимальной его части всегда имеется вогнутость независимо от того, имеют ли эту вогнутость самки того же вида. Ретикуляция в дорсальной части карапакса представлена не полосками и 1 рядом многоугольных ячеек как у партеногенетических самок, а 3-4 рядами коротких многоугольных ячеек. Окраска у самцов несколько светлее, чем у самок. Встречаются даже совершенно бесцветные особи.

Голова у самцов такой же формы, как у самок, у видов имеющих головные поры несет "затылочный" выступ, относительно большего, чем у самок размера. Головные поры (если имеются) крупные (весь комплекс обычно в 1,5-2 раза крупнее, чем у партеногенетических самок и слегка крупнее, чем у гамогенетических). Относительный размер этих пор еще больше, так как длина тела самца намного меньше, чем длина тела самки. Строение пор такое же как у самок. Рострум и место прикрепления антеннул как у самок соответствующих видов.

Антеннулы (рис. 9, Б) относительно более короткие и толстые, дистальнее чувствительной щетинки несут двучленистый жгутик на отдельном бугорке, либо на одном бугорке со щетинкой. Эстетаски не равны друг другу по длине. Глазок обычно более укорочен. Антенны и ротовые придатки такие же как у самок.

Торакальные конечности:

нI (рис. 18, А, Е, Ж):

ex:1; a, б

en: I(1-4; a, б)+II(1-2; a, б)+III(1-2; a, б)+IV(1; a-в, крючок, выступ); ep.

В целом, конечность такая же как у самок, но на конце IV выступа эндита имеется 1 широкая, короткая, дистально оперенная (1) и 3 короткие, тонкие, голые (a, б, в) щетинки, а также выступ, покрытый шипиками, и крючок с шипом на конце, прижатый к выступу.

нII (рис. 18, Б-Д):

ex:1-2; gn:1-10

en: I(1; a)+II(a)+III(a)+IV(1-2; a); ep.

Единственное отличие от соответствующей конечности самок состоит в том, что внутренние щетинки (a) трех дистальных выступов эндита длинные (превышают по длине базальный членик оперенной щетинки первого членика), изогнутые, с рядом шипиков вдоль дистальной части вогнутого края. Строение нIII, нIV и нV у самок и самцов совершенно одинаково.

Постабдомен (рис. 25), в целом более узкий, чем у самок. Его дорсальный край почти прямой, без существенных выступов и вогнутостей. У видов подрода *Simocerphalus s.str.* супраанальный выступ сосочковидно заострен спермадукт открывается на его вершине (рис. 25), у остальных видов он округлый, спермадукт открывается проксимальнее него. Анальных зубцов меньше, чем у са-

мок соответствующих видов. Абдоминальные выросты отсутствуют. Оперение постабдомена, абдомена и коготка как у самок.

1.1.2. Неизвестные ранее особенности морфологии

Существует около сотни работ, где описывается морфология ракообразных рода *Simocerphalus*. Тем не менее нам удалось обнаружить ряд неизвестных ранее деталей строения. Электронная микроскопия позволила выявить, что зубчики дорсального края створок располагаются не в 1, а в 2 ряда по сторонам спинного шва (рис. 5, Г). Впервые получены электронные фотографии щетинок внутренней стороны заднего края створок (рис. 6, А-Г), деталей строения антенн (рис. 12, 13, А). С использованием электронной микроскопии уточнено строение анальных зубцов (рис. 20, Б), вооружение коготка (рис. 21) и дорсального края постабдомена (рис. 20, А, В, Г). Впервые изучены рельеф головы и строение головных пор у большинства видов, все части ротового аппарата (рис. 9). Впервые полно описано строение торакальных конечностей (рис. 15-18). Оказалось, что многие детали даже используемые в качестве диагностических признаков (Behning, 1912; Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964) ранее описывались неверно (например, вооружение эндита второй ножки) или были совершенно неизвестны (щетинка, огибающая эпиподит первой ножки).

В литературе высказывалось несколько мнений по поводу ретикуляции створок (Baird, 1850; Lilljeborg, 1900; Бенинг, 1941; Flössner, 1972; Negrea, 1983). Наши электронно-микроскопические исследования показали, что наиболее правильным было описание сделанное первым автором (рис. 5, А). Ретикуляция состоит из

косых, местами пересекающихся полос. По всей видимости, неправильное описание многими авторами рельефа карапакса связано с методическим промахом. Ретикуляцию следует рассматривать не в проходящем, а в отраженном свете, так как, в противном случае, на изображение накладываются структуры подстилающей ткани створок.

С методическими сложностями связан также разнобой при подсчете количества эстетасков на антеннулах. Флесснер (Flössner, 1972) и Лильеборг (Lilljeborg, 1900) указывают, что у самок *S. vetulus* их 6-7, а Негря (Negrea, 1983), что их 9. По нашим данным, последняя цифра соответствует действительности (рис. 9, Б, В). Подсчет эстетасков крайне затруднен в случае, когда антеннула располагается чувствительной щетинкой в сторону (стандартное положение на большинстве имеющихся в литературе иллюстраций). Его гораздо удобнее вести, повернув антеннулу на 90°, щетинкой вверх. Тогда становятся хорошо видны светопреломляющие верхушки эстетасков.

Некоторые авторы (Negrea, 1983; Margaritora, 1985) отмечают, что антеннула у *S. serrulatus* и близких к нему видов имеет такое же строение, как у *S. vetulus*. Другие (Šrámek-Hušek et al., 1962) считают, что она отличается наличием поперечных валиков. Ни один из исследователей не приводит такого важного отличительного признака антеннул *S. serrulatus*, как наличие шипиков на валиках с внутренней стороны. Как явствует из иллюстраций, первые 2 автора рассматривали антеннулы сбоку, а Шрамек-Хушек - повернутыми на 3/4. Шипики же видны только если расположить антеннулу чувствительной щетинкой вверх (рис. 4, Л, М).

Вероятно, также с методическими сложностями связано то, что некоторые авторы (Лильеборг, Бенинг и др.) считают один из эстетасков самца *S. vetulus* намного превосходящим по длине остальные. У просмотренных нами самцов (как, впрочем и у самок) все эстетаски неравны друг другу, однако, какого-либо особенно длинного нет (рис. 9, Б).

Все эти особенности, несмотря на их кажущуюся частность, имеют принципиальное значение, так как неправильные описания нередко вносят путаницу в систематику. Например, Мануйлова (1964) применила новый "диагностический" признак *S. vetulus*, основанный на неправильном описании морфологии антенн. Она утверждает, что у *S. vetulus* чувствительная щетинка конца базиподита короткая, равна длине первого членика верхней ветви, а у *S. elizabethae* - длинная, превышает по длине этот членик. По нашим данным, у обеих этих форм соответствующие щетинки длинные (рис. 12, Г). Судя по иллюстрации, Мануйлова рассматривала антенну *S. vetulus* снаружи (рис. 12, В), а антенну *S. elizabethae* - изнутри (рис. 12, Г), из-за чего и уловила "разницу".

3.2. Сравнительная морфология

Створки. Выступ задне-верхнего угла створок у симоцефалосов выражен в разной степени. У ряда видов он отсутствует (*S. congener*, *S. victoriensis*, *S. punctatus*, *S. obtusatus*, *S. nonprojectus*) (рис. 4, Б). У других он крупный, заостренный (*S. daphnoides*, *S. latirostris*) (рис. 4, А). У большинства же видов имеется крупный или мелкий округлый выступ (рис. 4, А, В).

У представителей других родов *Daphniidae* в задней области

створок часто имеются выступы. Хвостовая игла *Daphnia* по-видимому гомологична задне-верхнему выступу створок *Simocerphalus*. Об этом говорит прежде всего ее расположение в районе места расхождения створок (Fryer, 1991). Кроме того, имеются промежуточные формы. Например, короткая хвостовая игла *Daphnia pulex* практически идентична короткому задне-верхнему выступу створок *S. daphnoides*.

Вместе с тем, мукро *Scapholeberinae*, очевидно, не гомологично выступу створок *Simocerphalus*. Об этом говорит то, что оно располагается значительно вентральнее места расхождения створок, в районе, где ряд сетул заднего края смыкается с рядом щетинок брюшного края (Dumont, Pensaert, 1983).

Ретикуляция створок у всех *Simocerphalus* однотипна, имеет вид продолговатых косых ячеек в большей части створок (рис. 5, А). У других родов семейства *Daphniidae* этот признак варьирует. Например, у *Ceriodaphnia laticaudata* и *Scapholeberis mucronata* ретикуляция в виде многоугольников, у *Daphnia pulex* - в виде ромбов, у *Scapholeberis echinulata* в виде комбинации полос и многоугольников (Мануйлова, 1964; Dumont, Pensaert, 1983).

Интересно, что на голове, в области глаза у всех *Daphniidae* ретикуляция полигональная. По-видимому, такой тип рельефа является исходным. У некоторых *Daphniidae* он сохранился по всему телу, у других, у *Simocerphalus* в частности, лишь в глазной области (рис. 58, Е, Ж) и вдоль брюшного края створок (рис. 5, В).

Иногда у *Daphniidae* в узлах ретикуляции на всем карапаксе и голове имеются шипики, например, у *Ceriodaphnia setosa* (Мануйлова, 1964) и *Scapholeberis echinulata* (Dumont, Pensaert,

1983). Аналогичных примеров у *Simocerphalus* не найдено. Вместе с тем, на голове у представителей подрода *Coronocerphalus* также находятся шипики в узлах ретикуляции (рис. 58, Е, Ж). По-видимому, они гомологичны шипикам упомянутых *Daphniidae*.

Шипики на внешнем крае створок (вдоль дорсального, заднего и вентрального края) (рис. 5, Г) в той или иной степени выражены у большинства *Daphniidae* (Fryer, 1991). Среди симоцефалосов самые мелкие и малочисленные шипики имеет *S. latirostris* (только на задне-верхнем выступе), а самые крупные и многочисленные - *S. serrulatus* (на заднем, дорсальном и вентральном крае). По-видимому, эти шипики сходны по происхождению с шипиками, описанными в предыдущем абзаце, так как подобно им располагаются в узлах рельефа створок.

Вооружение внутреннего края створок у *Daphniidae* представлено оперенными щетинками в вентральной части и группами сетул в задней (Dumont, Pensaert, 1983; Fryer, 1991) (рис. 6, Б, В). Особенность *Simocerphalus* - видоизменение двух-пяти дистальных щетинок вентрального края в крепкие зубцы (рис. 6, А). Это, по нашему мнению, объясняется экологическими причинами (см. раздел "Механизм очистки фильтрующего аппарата конечностей"). У *Scapholeberis* мы находим иной пример модификации щетинок брюшного края. Здесь щетинки уплощены и образуют сложный комплекс, при помощи которого *Scapholeberis* прикрепляется к поверхностной пленке воды. В пределах рода *Simocerphalus* вооружение весьма однотипно. Единственный варьирующий признак - размер сетул вдоль заднего края. В пределах подрода *Coronocerphalus* и группы видов *S. (acutirostratus)* эти сетулы грубые, у прочих - мелкие.

Голова. Отличительной особенностью головного щита *Simocer-*

halus являются широкие боковые кили - форниксы (рис. 7, 8). Головные поры, расположенные на дорсальном крае головы имеют у Daphniidae различное строение. Например, у Scapholeberis это простое отверстие небольшого диаметра, а у Megafenestra - большое, круглое образование с хитиновым утолщением по краю. Головные поры Simocerphalus имеют, по-видимому, совершенно уникальное строение. Они представлены трансверсальным рядом отверстий, находящихся на общем утолщении хитина (рис. 7). Похожие структуры имеются у некоторых Chydoridae (Смирнов, 1971), однако там они расположены саггитально. По-видимому, дорсальные головные поры у всех Daphniidae гомологичны, так как располагаются в одной и той же области головного щита.

У представителей подрода Coronocerphalus головных пор нет (рис. 58, Г). Это не исключение среди Daphniidae. Например, у Scapholeberis эти структуры иногда также отсутствуют (Dumont, Pensaert, 1983). Иногда у Daphniidae имеются поры в области рострума (Dumont, Pensaert, 1983). У Simocerphalus таких пор не обнаружено.

Передний край головы (рис. 2(2)) у большинства видов Simocerphalus закругленный, без шипиков (рис. 4, Д, Ж), у видов группы S. (acutirostratus) - заостренный, без зубчиков (рис. 4, З), у видов подрода Coronocerphalus - заостренный, с зубчиками (рис. 4, Е).

У других Daphniidae передний край в большинстве случаев округлый (Fryer, 1991). По-видимому, это исходный тип строения. Иногда встречаются различные выросты в этой области. Например, у Scapholeberis mucronata и у Ceriodaphnia cornuta иногда имеется "рог", а у ряда Daphnia - "шлем". Подобные структуры, в

том числе заострения и шипы на голове *Simocerphalus* имеют защитное значение (см. раздел "Особенности морфологии связанные с обитанием в зарослях"). По-видимому, они сформировались в разных группах *Daphniidae* независимо, так как несходны между собой по форме и местоположению. Видимо, перед нами пример эволюционного параллелизма.

Антенны *Daphniidae* однотипны по строению, имеют одно и то же число щетинок. Особенность антенн *Simocerphalus* - видоизменение одной из щетинок верхней ветви в крючок (рис. 12, А). По-видимому, этот крючок участвует в прикреплении к субстрату (см. раздел "Механизм прикрепления к субстрату"). Аналогичная структура имеется у представителей рода *Daphniopsis* (Fryer, 1991), также способных прикрепляться.

Торакальные конечности рачков рода *Simocerphalus* в целом похожи на конечности других дафнид. Нам удалось обнаружить следующие отличия (в качестве материала для сравнения использованы описания и рисунки конечностей *Daphnia*, *Megafenestra* и *Scapholeberis* сделанные Глаголевым (1983а), Дюмоном и Пенсэртом (Dumont, Pensaert, 1983) и Фрайером (Fryer, 1991)): Гнатобаза *III* *Simocerphalus* имеет всегда 11 щетинок, у разных видов *Daphnia* их от 12 до 23, у *Scapholeberinae* от 8 до 10. Пятая и шестая щетинки экзита *III* у *Simocerphalus* и *Scapholeberinae* в дистальной части покрыты зубчиками, шестая щетинка экзита *IV* в дистальной части голая, а у *Daphnia* они равномерно оперены по всей длине. *IV* *Simocerphalus* лишена выступа снизу от щетинки эндита, который характерен для *Daphnia* и *Scapholeberinae*. Длинная щетинка *I* самца у *Simocerphalus* короче, чем у представителей других родов, крючок на *IV* выступе эндита редуцирован. Эти отличия, теорети-

чески, могут быть использованы в качестве диагностических признаков рода. Однако *Simocerphalus* можно отличить и по менее тонким особенностям.

Морфология торакальных конечностей входит в число наиболее стабильных, малоизменчивых характеристик. Различия в пределах рода несущественны. Внутренние щетинки en и ex nI покрыты у представителей *Echinocaudus* тонкими сетулами (рис. 16, А), а у остальных видов - грубыми шипиками (рис. 16, Е). По строению nII *Simocerphalus* образуют 4 четко очерченные группы, без переходных форм. Отношение длины щетинок второго и третьего выступа эндита nII к длине базального членика оперенной щетинки первого выступа равно у *Simocerphalus* s.str 0,3 и 0,2, у *Coronocerphalus* 0,3 и 0,9, у *Echinocaudus* 0,7 и 1,1, у *Aquipiculus* 0,7 и 1,5 соответственно (рис. 17, А, Г, Е). У *Coronocerphalus* вторая и девятая щетинка гнатобазы покрыта крупными шипиками (рис. 16, Б), а у других видов - мелкими шипиками (рис. 16, В). Все остальные части конечностей в пределах рода идентичны.

Гомология частей конечностей у *Daphniidae* изучена недостаточно. Прежде всего, вызывает сомнения, действительно ли структуры $nIII$ и nIV , считающиеся гнатобазами, являются таковыми. У некоторых примитивных *Daphniiformes*, например, у рачков рода *Sida*, как гнатобазы, так и выступы эндитов всех конечностей несут веера длинных щетинок. На nII , $nIII$ и nIV *Simocerphalus* имеется лишь по одному вееру. Кэннон (Cannon, 1933) считает, что этот веер nII является продуктом слияния гнатобазы с проксимальной частью эндита. Однако, по нашему мнению, он гомологичен гнатобазе. Об этом говорит наличие в дистальной части характерной для гнатобазы, длинной, чистящей щетинки (рис. 14, В (10)).

Веера щетинок nIII и nIV не имеют длинной, чистящей щетинки-маркера. По строению они более напоминают проксимальные выступы эндитов: в частности, их дистальные щетинки гораздо короче остальных, подобно внутренним щетинкам (а) выступов эндитов. Вопрос о том, являются ли эти веера гнатобазами или выступами эндита, следует решать с привлечением эмбриологических данных.

Гомология частей, традиционно называемых экзитами, также не очевидна. Наиболее типичное, сходное с экзитами Sida, строение имеют экзиты nIII и nIV (рис. 15, В, Г). Это широкие придатки с шестью щетинками, задняя из которых (1) огибает эиподит. Имеется огибающая эиподит щетинка и на nV. Логично предположить, что лопасть, к которой она причленяется, является экзитом, хотя внешне и не сходна с экзитами других конечностей.

Интересно, что nV морфологически как бы перевернута относительно остальных конечностей: эиподит и огибающая его щетинка экзита расположены не наверху, а снизу; эндит при этом занимает верхнее положение (рис. 15, Д).

Мы обнаружили, что огибающая эиподит щетинка имеется и на nI. Вероятно, предыдущие авторы не отмечали ее, потому, что она хорошо видна только если смотреть на конечность сверху, а не, как это принято, сбоку. Очевидно, эта щетинка относится к экзиту, однако, относится ли к нему направленный вперед выступ (рис. 14, А), который принято считать экзитом (Behning, 1912; Глаголев, 1983а; Fryer, 1991), сказать сложно. Он с равной вероятностью, может оказаться гомологичным дистальному выступу эндита. Те же соображения относятся и к части nII, традиционно считаемой экзитом. Не ясно, от какой части происходят 2 щетинки с крючками на концах, расположенные в передней части nI.

3.3. Изменчивость

3.3.1. Возрастные изменения

Возрастные изменения у всех видов в целом одинаковы (рис. 51, Г, 58, А-В, Д, 65, А). Новорожденная самка по форме напоминает самца. Выводковая камера не вздута, спинной край более ^{или} менее прямой, выступ дистальной части створок (у видов для которых он характерен на половозрелой стадии) выражен слабо, покрыт очень мелкими зубчиками, которые лишь слегка заходят на дорсальный и (у ряда видов) на вентральный край. По мере роста, выводковая камера начинает выдаваться вверх, выемка между ней и задне-верхним выступом створок, если таковой имеется, становится все более отчетливой, у некоторых видов выводковая камера затем начинает выдаваться назад. Задне-верхний выступ створок увеличивается, у некоторых видов заостряется. Зубчики внешнего края створок, как правило, становятся более грубыми, значительно заходят на дорсальный край а у *S. (Coronocerphalus)* постепенно заполняют и весь вентральный. Голова растет медленнее створок.

Форма тела самцов меньше изменяется в постэмбриональном развитии. Можно лишь отметить, что выемка в проксимальной части брюшного края створок у ювенильных самцов менее глубокая, чем у половозрелых.

Число анальных зубцов обнаруживает положительную корреляцию с размером (см. табл.1).

Глазок у молодых особей всегда несколько короче, чем у по-

Таблица 1

Коэффициенты корреляции количества анальных зубцов, зубцов задне-нижнего угла створок и количества яиц размером особи

выборка			коэффициенты корреляции		
ВИД	краткая географическая этикетка	ПОЛ	КОЛ-ВА анальных зубцов	КОЛ-ВА зубцов створки	КОЛ-ВА ЯИЦ
<i>S. vetulus</i>	Московская обл.	♀♀	0.88	-0.05	0.62
<i>S. vetulus</i>	Московская обл.	♀♀	0.12	0.11	-
<i>S. vetulus</i>	Московская обл.	♂♂	-0.02	-0.23	-
<i>S. mixtus</i>	оз. Байкал	♀♀	0.70	-0.09	0.19
<i>S. mixtus</i>	Таджикистан	♀♀	0.74	-0.28	-0.15
<i>S. mixtus</i>	Таджикистан	♀♀	0.59	-0.17	0.44
<i>S. mixtus</i>	Южная Киргизия	♀♀	0.60	0.02	0.64
<i>S. mixtus</i>	Южная Киргизия	♀♀	0.58	0.30	-
<i>S. mixtus</i>	Южная Киргизия	♂♂	0.46	0.30	-
<i>S. mixtus</i>	З. Сибирь	♀♀	0.50	0.02	0.21
<i>S. vetuloides</i>	Магаданская обл.	♀♀	0.77	-0.57	0.57
<i>S. vetuloides</i>	Якутия	♀♀	0.36	-0.04	0.35
<i>S. exspinosus</i>	Поволжье	♀♀	0.66	0.06	0.04
<i>S. exspinosus</i>	оз. Байкал	♀♀	0.77	-0.44	-0.32
<i>S. exspinosus</i>	Таджикистан	♀♀	0.91	0.10	0.12
<i>S. exspinosus</i>	Таджикистан	♀♀	0.54	0.15	-
<i>S. serrulatus</i>	Московская обл.	♀♀	0.32	-0.02	0.36
В среднем			0.54	-0.05	0.26

ловозрелых. Особенно это заметно у рачков подрода *Simocerphalus s.str.*, у которых глазок неполовозрелых особей круглый или ромбический, а у половозрелых - полосковидный.

У только что отрожденной особи постабдомен совершенно лишен анальной выемки, супраанальный выступ также отсутствует (рис. 19, В). Абдомен лишен оперения, абдоменальные выросты не развиты. Все эти признаки появляются в ходе роста и с каждой линькой становятся все более и более отчетливыми.

Постабдомен ювенильных самцов подрода *Simocerphalus s.str.* (рис. 26, В) не имеет сосочковидного супраанального выступа. Этот выступ, на котором открывается спермадукт появляется и заостряется в ходе онтогенеза. У других видов особой разницы в строении супраанального выступа ювенильных и половозрелых самцов нет.

Плодовитость самок с возрастом увеличивается, о чем свидетельствуют высокие коэффициенты корреляции между количеством яиц в выводковой сумке и размером особи (см. табл. 1)

Морфология конечностей самок не зависит от возраста. У *S. vetulus* и *S. congener* мы проследили онтогенез конечностей самцов (рис. 18, Г-Ж). Молодые особи несут на четвертом членике эндита второй пары ножек мелкий, лишенный на конце зубца крючок; а взрослые - крупный, снабженный крючком на конце. Загнутые щетинки на 2-ом, 3-ем и 4-ом выступе эндита второй пары ножек у ювенильных самцов короткие, а у половозрелых превышают по длине основание оперенной щетинки 1-го выступа эндита. В остальном морфология новорожденного самца соответствует морфологии половозрелого.

3.3.2 Линька и морфологические изменения, связанные с ней

Изменения в ходе личиночного цикла. Данные по линьке Daphniidae в литературе касаются либо секреции хитина (Anderson, Brown, 1930), либо экдизиса (Plateau, 1970). Сведений о расположении новых покровов под старыми нет.

У только что перелинявшей особи покровы светлые, прозрачные. По мере приближения следующей линьки они мутнеют и темнеют. Интересно, что новые покровы закладываются не непосредственно под старыми, а в мягкой ткани, довольно далеко от них. Причем, структуры там сначала образуются в "сложенном" виде. Впоследствии они вдвигаются внутрь соответствующих старых структур и лишь непосредственно перед линькой начинают к ним прилегать (рис. 27-29).

Так, например, будущая оболочка коготка закладывается в вентральной части постабдомена и постепенно сдвигается вниз (рис. 27, А, Б), в коготок, а оболочки анальных зубцов сначала прижаты друг к другу и к будущей оболочке постабдомена, позже они расправляются и, попадают таким образом внутрь старых анальных зубцов. Как правило, при линьке количество анальных зубцов возрастает за счет прибавления новых, мелких в проксимальной части.

Сетулы на новых покровах появляются задолго до линьки и, как правило, прижаты к ним.

Экдизис начинается с расхождения швов соединяющих створки друг с другом и с головным щитом. Покровы расходятся начиная с заднего угла головного щита назад и в боковом направлении. Затем следует ряд резких, конвульсивных движений, во время кото-

рых старые покровы постепенно "стягиваются" с тела. Во время линьки животное не совершает обычных циклических движений торакальными конечностями. Снятие покровов с конечностей облегчается работой постабдомена, подобной той, которую он совершает при очистке ножек. Экзувий представляет собой целый покров рачка с разошедшимися дорсальными швами. Это согласуется с данными по линьке *Daphnia* (Plateau, 1970).

3.3.3. Сезонная и экологическая изменчивость

В целом сезонные изменения оказались менее значительными, чем, скажем, у рода *Daphnia*, сезонные формы которого ранее принимали за отдельные виды.

Сезонным изменениям подвержен размер глазка и глаза. В одном и том же водоеме отбирались пробы *S. vetulus* 12. 5. 1990 и 5. 11. 1990. 100% особей в первой пробе имели мелкий глаз и глазок (рис. 30, А), 100% во второй - крупный (рис. 30, Б) (это касается как партеногенетических особей, так и эфиппидальных самок и самцов). Мы содержали при комнатной температуре особей из пробы от 5. 11. 1990 в течение 20 дней. На 17-ый день у всех рачков размер глаза и глазка уменьшился и стал точно таким же, как у симоцефалюсов, собранных весной (рис. 30, В). Аналогичная зависимость наблюдалась у *S. serrulatus* из подмосковья (дер. Полушкино).

В средней полосе размер партеногенетических самок осенью меньше, чем весной и летом. Плодовитость и, соответственно, вздутость выводковой камеры в этот период также падает.

В подстилающей ткани створок у симоцефалюсов имеются пиг-

ментированные участки. Их окраска, а также окраска эпиподитов торакальных ножек значительно варьирует: бывает бурой, зеленой или оранжевой. Как правило, наблюдается ее корреляция с цветом содержимого кишечника. Это согласуется с данными Грина (Green, 1966) о зависимости каротиноидной окраски от питания.

На размер глазка влияет освещение. У некоторых особей, сильно заросших сидячими инфузориями в вентральной части головы (рис. 30, Г), глазок чрезвычайно мелкий, подчас лишенный пигмента, иногда даже совершенно отсутствует. Это согласуется с данными Ермакова (1924) о том, что в темноте размер глазка уменьшается.

Возможно, физиологическим состоянием определяется также наличие или отсутствие "затылочного" выступа в районе головных пор (рис. 30, Д, Е). Процент особей, имеющих его в пробах колеблется от 0 до 95%, причем не наблюдается корреляции этого признака ни с сезоном сбора, ни с географическим положением водоема. Наличие такого выступа для симоцефалюсов отмечается впервые, и причины его образования пока не ясны. Однако для *Daphnia carinata* показано, что аналогичный выступ в "затылочной" части появляется в присутствии беспозвоночного хищника и является защитным механизмом: особи с выступом выедаются слабее, чем без (Гиляров, 1990). Возможно, такая же ситуация наблюдается и у симоцефалюсов.

3.3.4. Смена способа размножения

В сентябре-октябре происходит переход большинства самок в гамогенетическое состояние. В большинстве случаев он происходит

в одну линьку: встречаются особи с обычной ретикуляцией в виде продолговатых ячеек, с просвечивающими будущими покровами эфиппиума.

Однако в пробах *S. mixtus* из водоема, расположенного недалеко от оз. Рица встречаются самки с "промежуточной" ретикуляцией в виде "отпечатка пальца" (рис. 30, Ж) - у них длинные ячейки лежат в дорсальной части как бы по форме будущего эфиппиума. При этом они физиологически продолжают функционировать как партеногенетические самки: в выводковой камере несут нормальное количество летних яиц. Кроме того, встречаются особи, линяющие от обычного, партеногенетического состояния к переходному и от переходного к эфиппиальному. Это, очевидно, говорит о том, что переход к эфиппиальному состоянию происходит в 2 линьки.

3.4. Экологическая морфология

Хрестоматийный пример адаптации у ветвистоусых - это приспособление к планктонному пелагическому образу жизни (образование высокого шлема, длинной иглы, прозрачное тело). Адаптации дафнид к жизни в литоральных условиях анализировались меньше (Fryer, 1991).

Способность *Simocerphalus* прикрепляться к субстрату (рис. 1, Б) позволяет этому относительно крупному, непрозрачному, медленно плавающему животному значительную часть времени оставаться неподвижным, а значит, практически незаметным для хищников (беспозвоночных и мальков рыб) (Васильева, 1959), численность которых в литоральной зоне особенно велика. Кроме того, будучи первичным фильтратором, то есть потребляя пищевые части-

цы непосредственно из толщи воды, Simocerphalus путем прикрепления к субстрату избегает опасности погружения в ил. Наконец, чем меньше время животное свободно плавает, тем ниже вероятность прилипания к поверхностной пленке воды, которое часто является причиной гибели ветвистоусых живущих на мелководье. ✓

Важная особенность литорали - большое количество взвеси в воде. Из-за этого более мощное развитие получает **система очистки** фильтрационного аппарата торакальных конечностей. Главный орган очистки, постабдомен (рис. 19, А), выше, чем у пелагических Daphniidae, несет больше анальных зубцов. Эти зубцы более мощные, покрыты крепкими сетулами (рис. 20, Б). Характерная для симоцефалюсов анальная выемка также, по-видимому, нужна для увеличения чистящей поверхности постабдомена. Вторая структура, служащая для очистки - щетинки задней части брюшного края створок, преобразованные у Simocerphalus в крепкие зубцы (рис. 6, А). ✓
Их функционирование описано в разделе 1.5.2.

Литораль - место обитания большинства беспозвоночных хищников (личинок насекомых, гидр и др.). Поэтому у симоцефалюсов выработался **ряд приспособлений пассивной защиты**. Это шипики на голове у S. (Coronocerphalus), заостренный передний край головы у S. (acutirostratus), выросты по бокам тела у S. lusaticus. Данные образования, по-видимому, мешают захвату и проглатыванию жертвы, как это показано для подобных образований у других Daphniidae (Гиляров, 1990).

Редукция задне-верхнего выступа створок, гомологичного хвостовой игле Daphnia (см. раздел 1.2.) по-видимому, также связана с обитанием в литорали. Вероятно, общий предок Daphnia и Simocerphalus имел короткий заостренный выступ. В эволюционном

ряду рода *Daphnia* он увеличивается, так как продвинутые формы приспособились к обитанию в пелагиали. У симоцефалюсов заостренный выступ имеется только у южноамериканских *S. latirostris* и *S. daphnoides* (рис. 4, Г). У остальных видов он округлый (рис. 4, А, В), либо совершенно отсутствует (рис. 4, Б) (*S. punctatus*, *S. congener*). ^{н.б. вероятно?} Очевидно, хвостовая игла облегчает парение в планктоне и теряет свое значение при обитании в зарослях.

3.5. Функциональная морфология

3.5.1. Механизм прикрепления к субстрату

Существует 3 гипотезы о механизме прикрепления симоцефалюсов: 1) прикрепление при помощи присоски или клейкого органа, расположенного в области головных пор, на дорсальном крае головы (рис. 2(36)) (Stingelin, 1905; Meyer-Rochow, 1979), 2) при помощи крючконосных щетинок антенн (Schödler, 1858; Fryer, 1991), 3) одновременно областью головных пор и щетинками (Lilljeborg, 1900; Šrámek-Hušek et al., 1962). Ни одна из гипотез не получила до сих пор экспериментального подтверждения. Мы поставили себе цель выяснить путем экспериментов и наблюдений, при помощи какого органа *Simocerphalus* прикрепляется к субстрату и каков физический механизм этого прикрепления.

Положение тела животного, прикрепившегося к вертикальной поверхности. 20 особей *S. serrulatus* (самцов, партеногенетических и эфиппидальных самок разного возраста) были помещены в стеклянный стакан с вертикальными гладкими стенками. Большую

часть времени ракообразные были прикреплены к стеклу: они лишь изредка на несколько секунд отрывались от субстрата и переплывали на новое место, где находились до 10 минут. При этом, прикрепившись, животные не "отдыхали без движения", как пишут некоторые исследователи (Meyer-Rochow, 1979), а активно питались, фильтруя воду торакальными конечностями.

Наблюдение за прикреплением велось с трех сторон (рис. 32, А-В). Прикрепившийся *Simoserphalus* располагается дорсальной стороной к стенке, головой вверх, в типичном случае вертикально, иногда косо, под углом (не превышающим 90°) к вертикальной оси. Антенны животного подняты и расправлены. Со стеклом соприкасаются дистальные части всех, либо некоторых щетинок верхней ветви антенн и дорсальный край створок. Область головных пор не касается стекла.

Изредка животные касались субстрата лишь щетинками одной антенны. В этом случае *Simoserphalus* располагался боком к стеклу.

Положение животного прикрепившегося к наклонной или к нависающей поверхности. 20 партеногенетических самок *S. vetulus* разного возраста были помещены в пластмассовый стакан, нижняя часть стенок которого гладкая, вертикальная, а верхняя - покрыта крупными горизонтальными ребрами, образующими наклонные (угол более 90° ко дну) и нависающие (угол менее 90° ко дну) поверхности. Животные, прикреплявшиеся к вертикальным и наклонным поверхностям располагались так же, как описано выше. Животные, прикреплявшиеся к нависающим поверхностям свободно висели на антеннах, не соприкасаясь с субстратом ничем, кроме них.

Положение животного, прикрепившегося к горизонтальной поверхности. 20 партеногенетических самок *S. vetulus* разного возраста были помещены в пластмассовый стакан, а 20 особей *S. sergulatus* (самцов, партеногенетических и эфиппидальных самок разного возраста) - в стеклянную чашку Петри. Оба сосуда были доверху наполнены водой и накрыты сверху стеклом так, чтобы между ним и водой не оставалось воздуха.

Изредка животные в обоих сосудах прикреплялись к горизонтальному стеклу. При этом тело их занимало почти вертикальное положение (рис. 32, Г), и соприкасалось с субстратом только дистальными члениками щетинок верхней ветви антенн.

Животные чаще прикреплялись к боковым стенкам сосуда, чем к верхнему стеклу, даже в чашке Петри, где площадь стекла была намного больше площади стенок.

Во всех описанных выше опытах животные изредка опускались на дно, дорсальной стороной вниз. При этом они не прикреплялись ко дну, а биение торакальных конечностей продолжалось. Не ясно, является ли такое опускание нормальным или свидетельствует об угнетенном состоянии животных в лабораторных условиях. Прикрепления к поверхностной пленке, которое встречается у представителей подсемейства *Scapholeberinae* (Fryer, 1991), не отмечалось.

Процесс прикрепления. 20 партеногенетических самок *S. vetulus* были помещены в стеклянный стакан. Во время плавания дорсальная сторона тела животных была обращена не строго вниз, как принято считать (Fryer, 1991), а немного наклонена вперед, по направлению движения. Таким образом, если на пути рачка встречалась вертикальная стенка, то он упирался в нее верхними вет-

виями антенн. Затем его тело поворачивалось относительно закрепившихся на субстрате щетинок антенн и принимало вертикальное положение. Иногда животное не сразу закреплялось за субстрат, а перед этим некоторое время скользило по нему вниз.

Участвует ли область головных пор в прикреплении ? Чтобы проверить результаты изложенных выше наблюдений мы провели следующий эксперимент: Области головных пор у двух взрослых партеногенетических самок *S. serrulatus* были закрыты кусочками сливочного масла. Это не мешало рачкам плавать, но полностью исключало возможность функционирования каких-либо присосок или выделения клейкого секрета в этом районе. Будучи помещенными в стеклянный стакан, животные нормально прикреплялись к его стенкам.

Таким образом, на основании наблюдений и экспериментов можно заключить, что область головных пор не является прикрепительным органом.

Высказывавшиеся ранее предположения об участии головных пор в прикреплении (Meyer-Rochow, 1979) не подкреплены экспериментами и основаны только на морфологических данных, а именно на отдаленном сходстве дорсальной области головы с присоской. Более обоснованной нам кажется гипотеза о сенсорной функции головных пор (в качестве хемо- и механорецепторов) (Dumont, Van de Velde, 1976), так как эти структуры имеются не только у *Sinoccephalus*, но и у многих других ветвистоусых, в том числе и у тех, которые не прикрепляются. Имеются также данные об ионообменной функции пор (Аладин, 1982).

Какие щетинки задней ветви антенн участвуют в прикреплении
У особей *S. vetulus* и *S. serrulatus* удалялись различные части

верхних ветвей антенн. Рассматривалось прикрепление прооперированных особей к вертикальным стенкам стеклянного стакана и, в одном случае, - к деревянной пластинке.

Результаты опыта 6 (Табл. 2) говорят о том, что крючконосные щетинки (рис. 11, Г, 12, А, Б) играют значительную роль в прикреплении, так как животное не теряет способности удерживаться на субстрате при удалении всех остальных щетинок. Вместе с тем, вопреки мнению ряда авторов (Schödler, 1858, Fryer, 1991), крючконосные щетинки не являются единственными прикрепительными органами, так как животные прикреплялись и в случае их частичного или полного удаления (Табл. 2, опыты 1-5).

Из опытов 4, 5, 7 - 10 понятно, что в прикреплении участвуют все щетинки верхних ветвей антенн, при этом животному тем труднее прикрепляться, чем больше щетинок удалено.

В случае, когда повреждение щетинок настолько сильно, что прикрепление к стеклу невозможно (Опыт 8), животные все еще остаются способными прикрепляться к более шероховатой поверхности. Это говорит в пользу того, что животное удерживается на субстрате за счет силы трения.

Возможное значение самих члеников антенн для прикрепления не удастся выяснить путем их прижизненного удаления, так как такая операция приводит к гибели рачка (Опыт 11).

Вероятно, участие в прикреплении нескольких пар щетинок при том, что животное способно удерживаться и с помощью одной пары, нужно для повышения надежности и крепости прикрепления а также является страховкой на случай возможных повреждений. ✓
Кстати, особи с поврежденными щетинками часто встречались в популяциях, откуда был взят материал для опытов.

Таблица 2.

Результаты опытов по прижизненному удалению частей верхней ветви антенн (Во всех случаях, кроме одного, где это помечено, рассматривается прикрепление рачков к гладкой, вертикальной стенке стеклянного стакана)

- половозрелая партеногенетическая самка, ad. - половозрелая эфиппидальная самка

	В И Д	пол и кол	что удалено	поведение рачков
1	S	1♀	дистальный членик левой крючконосной щетинки	плавает нормально, прикрепляется нормально
2	v e t u l u s	1♀	дистальные членики обеих крючконосных щетинок	плавает нормально, прикрепляется нормально
3		1♀	правая крючконосная щетинка	плавает нормально, прикрепляется преимущественно левой, но иногда и обеими антеннами
4		1♀	обе крючконосные щетинки	плавает нормально, прикрепляется затрудненно, обеими антеннами
5		S	1♀	обе крючконосные щетинки
6	s e r r u l a t u s	1♀	обе вторые и обе третьи дистальные щетинки	плавает нормально, прикрепляется затрудненно,
7		1♀	обе крючконосные и обе вторые дистальные щетинки	плавает нормально, прикрепляется очень затрудненно
8		10♀	обе крючконосные и обе вторые дистальные щетинки	плавает нормально, к стенке стакана не прикрепляется, к деревянной пластинке прикрепляется нормально
9		1♀	обе крючконосные, обе вторые и обе третьи дистальные щетинки	плавает нормально, прикрепляется очень затрудненно
10		1♀	обе крючконосные, обе вторые, обе третьи дистальные и обе проксимальные щетинки	плавает затрудненно, прикрепляется очень затрудненно,
11		1♀	обе верхние ветви антенн (оставлены только базальные членики)	не плавает, не прикрепляется, быстро погибает

Физический механизм прикрепления. В стеклянный стакан, в котором находились 20 особей *S. serrulatus* (самцы, партеногенетические и эфиппидальные самки разного возраста), помещались различные предметы, с целью проверить к каким поверхностям животные способны, а к каким не способны прикрепляться.

Один из возможных механизмов прикрепления в водной среде - это использование сил поверхностного натяжения. А именно, прилипание животного к пузырькам воздуха, которые часто имеются на поверхности предметов под водой. Если бы такой механизм имел место, то способность животного прикрепляться к той или иной поверхности зависела бы от того, могут ли на ней адсорбироваться пузырьки, то есть от ее смачиваемости. Для проверки гипотезы о прилипании к пузырькам рачкам были предложены смачиваемые (Табл. 3, Опыт 3) и несмачиваемые (Табл. 3, опыты 2, 3) поверхности. В обоих случаях прикрепление происходило. Следовательно, силы поверхностного натяжения не участвуют в этом процессе.

Пресная вода слабо проводит электрический ток, поэтому возможна еще одна гипотеза - использование для прикрепления силы притяжения разноименных электрических зарядов на щетинках и на субстрате. Однако *Simoserphalus* в опыте 4 (Табл. 3) прикреплялся к поверхности заведомо лишенной электрического заряда. } надо ль
Значит, и эта гипотеза не верна.

Доказано, что некоторые насекомые удерживаются на поверхностях, в том числе вертикальных, за счет силы трения (Шванвич, 1959). Опыты 5 и 6 (Табл. 3) говорят о том, что именно такой механизм имеет место и у *Simoserphalus*. Ракообразное способно прикрепляться к предметному стеклу, но соскальзывает с полированной стеклянной линзы. А эти предметы идентичны друг другу по

Таблица 3

Результаты опытов по прикреплению *Simoscephalus* к поверхностям, обладающим разными физическими свойствами

н	предмет, помещенный в стакан	поведение
о		рачков
м		
1	предметное стекло, покрытое парафином	прикрепляются
2	предметное стекло, покрытое сливочным маслом	прикрепляются
3	кусок мыла	прикрепляются
4	предметное стекло, завернутое в фольгу, с заземлением	прикрепляются
5	предметное стекло	прикрепляются
6	полированная стеклянная линза	пытаются при- крепиться, но соскальзывают

всем физическим свойствам, кроме одного: на предметном стекле имеются неровности, в то время как на линзе они практически отсутствуют. Следовательно, Simocerphalus удерживается на субстрате, зацепляясь щетинками за эти микро-неровности или, иными словами, его удерживает сила трения покоя.

Физический механизм прикрепления Simocerphalus к шероховатой вертикальной поверхности сетулами щетинок антенн схематически изображен на рис. 33, А, Б. Вес Simocerphalus в воде (разность между силой тяжести и выталкивающей силой) положителен, так как в свободном состоянии животное погружается. Каждая сетула, касающаяся неровности субстрата ведет себя подобно телу на наклонной плоскости. На нее действует доля веса тела \vec{f}_1 , сила сопротивления опоры \vec{f}_2 и сила трения покоя между сетулой и опорой \vec{f}_3 . При этом силы уравниваются друг друга:

$$\vec{f}_1 + \vec{f}_2 + \vec{f}_3 = 0.$$

Так как вес животного в воде невелик, а сетул на щетинках много, то доля веса, приходящаяся на каждую сетулу очень мала.

Таким же образом, очевидно, зацепляются за субстрат зубчики и крючки крючконосных щетинок (рис. 12, А, Б).

Прикрепление к наклонным и нависающим поверхностям происходит аналогично. Что касается редких наблюдавшихся случаев прикрепления Simocerphalus к горизонтальному стеклу снизу, то они объясняются, вероятно, тем, что животному удавалось "зацепиться" несколькими сетулами или кончиками крючконосных щетинок за более значительные неровности субстрата (рис. 33, В).

Помимо щетинок, субстрата часто касается и дорсальный край

Р23

карапакса, покрытый зубчиками (рис. 5, Г). Это тоже способствует прикреплению.

Интересно, что у литоральных ветвистоусых наблюдается несколько независимых способов прикрепления к поверхностям различного типа. В частности, *Sida* прикрепляется к твердым поверхностям любой ориентации, в том числе и к горизонтальным плоскостям снизу при помощи трех клейких органов, расположенных на дорсальной стороне головы (Günzl, 1978, 1980). *Simocephalus*, как показано выше, прикрепляется преимущественно к вертикальным и почти вертикальным твердым поверхностям механически. (Механический способ прикрепления по-видимому, имеет место и у *Daphniopsis* (Fryer, 1991)). А *Scapholeberinae* удерживаются на поверхностной пленке воды при помощи щетинок вентрального края карапакса за счет силы поверхностного натяжения (Fryer, 1991).

3.5.2. Механизм очистки фильтрующего аппарата конечностей

Постабдомен "счесывает" налипшие частицы взвеси с торакальных конечностей полукруговым движением: вперед - вниз - назад. В этой фазе коготок и анальные зубцы находятся за пределами створок. По нашим наблюдениям, здесь вступает в действие второй орган очистки: зубцы на задне-нижнем крае створок (2-5 видоизмененных брюшных щетинок) (рис. 2(16), 6, А). Когда постабдомен втягивается назад, створки сжимаются. Таким образом, коготок и анальные зубцы проходят сквозь "расческу" зубцов задне-нижнего края, и частицы остаются за пределами карапакса. По-видимому, аналогичный механизм имеется и у пелагических ветвистоусых, но у них он менее эффективен, так как гребенкой слу-

жат обычные а не видоизмененные щетинки брюшного края.

Глава 4. Систематика

4.1. Оригинальное деление рода на подроды

До настоящего времени подродовая структура рода *Simocerphalus* оставалась невыясненной. В результате сравнительно-морфологических исследований мы пришли к выводу, что род распадается на 4 четко очерченные группы видов, между которыми нет переходных форм. Признаки, различающие группы стабильны и хорошо выражены у всех представителей. Кроме того, разные признаки конгруэнтны, то есть объединяют одни и те же виды. Имеются также генетические свидетельства неоднородности рода *Simocerphalus*. Электрофоретический анализ ферментов (Hann, Hebert, 1986) показал, что *S. serrulatus* имеет с остальными североамериканскими видами лишь около 20% сходства, что соответствует уровню межродовых различий. На основании всего перечисленного мы присваиваем группам ранг подродов: *Simocerphalus s. str.* (типовой вид *S. vetulus*), *S. (Aquipiculus) subgen.n.* (типовой вид *S. latirostris*), *S. (Coronocephalus) subgen. n.* (типовой вид *S. serrulatus*), *S. (Echinocaudus) subgen.n.* (типовой вид *S. exspinosus*).

4.2. *Simocerphalus s. str.*

Типовой вид: *Simocerphalus vetulus* (O.F. Müller, 1776).

Диагноз. Особи обоего пола. Передняя часть головы закругленная, без зубчиков (рис. 4, Д). Головной щит без выемки или

уплощения в середине. Антеннулы прикрепляются у основания рострума, они обычной длины (короче чем у представителей подрода *Aquiriculus*, без ребер и зубчиков на внутренней стороне (рис. 44). Эстетаски длиннее основания антеннул. Рострум короткий (короче, чем у подрода *S.* (*Aquiriculus*)). Головные поры имеются. Ретикуляция основной части створок в виде косых, местами пересекающихся длинных ^{x?} ячеек (рис. 1, Б, 5, А). Анальная выемка округлая, неширокая, не спрямленная в середине, вся покрыта анальными зубцами (рис. 2(20), 19, А). Внутренняя и внешняя сторона постабдоминальных коготков несут по ряду одинаковых тонких сетул (рис. 21, А). На границе коготка и постабдомена снаружи зубчиков нет (рис. 13, В). Щетинки на внутренней стороне заднего края створок очень тонкие (рис. 6, В).

Самка. Длина половозрелой партеногенетической самки 1-3.35мм, эфиппальной самки: 1,24-1,90мм (рис. 1, Б). Глазок длинный, очень редко короткий (у одного вида из Северной Америки). Супраанальный выступ постабдомена округлый, не вытянутый (рис. 19, А). Анальных зубцов 10-15 (рис. 20, Б). Задне-верхний угол створок у партеногенетических самок без выступа или с небольшим округлым выступом, отделенным от дорсальной части выводковой камеры более или менее широкой и глубокой выемкой (рис. 2(22)); дорсальный киль отсутствует. Дистальный угол эфиппиума не имеет выступа (рис. 22, А), ретикуляция эфиппиума в виде бугорков (рис. 23). Отношение длины щетинок второго и третьего выступа эндита второй торакальной конечности к длине базального членика оперенной щетинки первого выступа равно соответственно 0,3 и 0,2 (рис. 17, А).

Самец (рис. 24). Длина 1,08-1,28мм. Супраанальный выступ

заострен (рис. 25). Спермадукт открывается на его вершине. Анальных зубцов 5-8. Задне-верхний угол створок с небольшим округлым выступом или без него. Вентральный край с выемкой.

4.2.1. Обоснование системы подрода **(С использованием статистических методик)**

Система подрода крайне запутана из-за высокой вариабельности видов, входящих в него. Для того, чтобы отличать внутривидовую изменчивость от межвидовых различий мы применили оригинальное сочетание статистических методик: метод диаграмм рассеивания по парам независимых признаков и кластерный анализ (см. "Материал и методика").

Из рис 34 видно, что в Европе обитает 2 вида номенативного подрода, разделенные морфологическим хиатусом по одной паре метрических признаков (правый столбец) и имеющие слабое перекрывание по другой паре (центральный столбец). Один из этих видов - *S. vetulus*, так как контур, соответствующий типовой серии, попадает в область, занимаемую этим видом. Аналогично, другой вид - *S. mixtus*. Вывод о самостоятельности *S. mixtus* подтверждает и кластерный анализ (рис. 35). Все выборки *S. vetulus* попадают на дендрограмме в одну ветвь, а *S. mixtus* - в другую.

Как явствует из рис. 36, в Восточной Сибири также обитает 2 вида, разделенные хиатусом по одной паре признаков (правый столбец). Один из них - *S. vetuloides*, о чем свидетельствует попадание контура, соответствующего типовой серии в область, занимаемую видом. Второй - *S. mixtus*. Кластерный анализ дает

аналогичные результаты (рис. 37). Дендрограмма состоит из двух больших ветвей, к одной из которых относятся все выборки *S. vetuloides*, а к другой - все выборки *S. mixtus*.

Ситуация с другими регионами Азии оказалась более сложной (рис. 38, 39). Контурные, соответствующие выборкам пересекаются, межвидового хиатуса найти не удастся. Вместе с тем, поле, занимаемое контурами азиатских симоцефалюсов номенативного подрода настолько велико (рис. 39 (10-12), что вмещает (при наложении) поля как *S. vetuloides*, так и *S. mixtus* с Дальнего Востока (рис. 39: 16-18) и даже поля *S. mixtus* и *S. vetulus* из Европы (рис. 39: 13-15). Кластерный анализ всех азиатских выборок (Рис. 40) показывает, что они группируются хаотически.

По-видимому, в Евразии обитает 3 вида подрода *Simocerphalus* s.str.: *S. vetulus* - в Европе, *S. vetuloides* - в Восточной Сибири и *S. mixtus* - во всех регионах Азии и на Востоке Европы. При этом последний вид чрезвычайно изменчив, хотя и не образует географических подвидов. Морфологический хиатус возникает между *S. mixtus* и *S. vetulus*, а также между *S. mixtus* и *S. vetuloides* только в местах симпатричного обитания видов. Качественные отличия этих видов описаны в диагнозе.

Основная масса африканского материала, которым мы располагаем, принадлежит к *S. mixtus*, как явствует из рис. 41. Однако одна выборка из Марокко представляет *S. vetulus*. К сожалению, эти особи в плохом состоянии и мы не смогли их измерить.

В австралийском регионе подрод представлен двумя видами: *S. elizabethae* и *S. gibbosus*. Они четко отличаются от всех видов рода и друг от друга формой вентрального края головы, задне-верхнего выступа створок и выводковой камеры (см. ключ и ди-

? ой ред

агнозы). 3 пары выбранных метрических признаков не дали нам возможности количественно подтвердить наличие хиатуса между этими видами (рис. 42, 43). Однако мы считаем, что он существует и может быть доказан с использованием промеров вентрального края головы, которых мы не проводили. *S. elizabethae* из Тасмании несколько отличаются от остальных представителей этого вида (рис. 42, 43). Однако перекрывание по признакам слишком велико, чтобы признать тасманийскую форму отдельным подвидам.

4.2.2. Ревизия видов

***S. vetulus* (O. F. Müller, 1776)**

Daphne vetula O.F. Müller, 1776; *Daphnia sima* O.F. Müller, 1785; *Monoculus nasutus* Jurine, 1820; *Monoculus sima*: Jurine, 1820; *Simocephalus vetulus*: Schödler, 1858; *S. vetulus* var. *angustifrons* Lilljeborg, 1900; *S. vetulus* var. *brandti* Cosmovici, 1900 **syn. n.** (nec *Daphnia brandtii* Fischer, 1848); *S. vetulus angustifrons* : Бенинг, 1941; *S. vetulus gebhardti* Ponyi, 1955; *S. mixtus hungaricus* Ponyi, 1956.

Типовой материал. Неотип (обозначается здесь): Дания, Зеландия, окрестности Копенгагена, 55°46'N, 12°34'E, 11. 5. 1901: ♀ ad. зафиксированная в этиловом спирте (ЗМК, N CRU-319) (рис. 45). Паранеотипы (географическая этикетка та же, 11. 5. 1901, 25. 5. 1901): 47 ♀♀ ad., 16 ♀♀ juv. (там же, N CRU-319, CRU-320).

Типовые серии младших синонимов. *S. vetulus angustifrons* Lilljeborg, 1900: Лектотип (обозначается здесь): Швеция, Упса-

ла, 9. 10. 1882, сб. Лильеборг: ♀ ad., зафиксированная в этиловом спирте (ЗМУ, N399) (рис. 46). Паралектотипы: этикетка та же: 13 ♀♀ ad., 33 ♀♀ juv., 7 ♀♀, 5 ♂♂ (там же, N 399).

Прочие материалы (рис. 50). Дания, Ютландия, 56°03'N, 09°43'E, 6. 7. 1950, сб. Рёен: ♀ juv. (ЗМК, N CRU-321). Гренландия, Годхоб, 30. 6. 1959: 4 ♀♀ ad., 17 ♀♀ juv. (там же, N CRU-322). Польша, Дружно, дельта р. Висла, 8. 9. 1985: 4 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv. Окрестности Варшавы, 4. 1909: ♀ ad. (КПВ). Болгария, Ал. Стамбол, 13. 6. 1984, сб. В.И. Михеев: 4 ♀♀ ad., 6 ♀♀ juv. Россия, Брянск, р. Десна, 21. 8. 1985: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv. Саратов, р. Волга и пруды, 2-3. 10. 1992, сб. О., Б.: более 50 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv., более 30 ♀♀, более 20 ♂♂. Татария, Казань, лужа у речного порта, 28. 9. 1984: 6 ♀♀, 6 ♀♀ juv. Горьковская обл., Семеновский р-н., р. Керженец, оз. у с. Богоявление, 28. 7. 1985, сб. Д. Аксенов: 15 ♀♀ juv. Куйбышевская обл., Куйбышевский заповедник, оз. Ключужино на заливном острове, 20. 8. 1939, сб. В. Рылов: ♀ ad. (ПХЗИН, N 338-18402). Дельта р. Волга, 28. 5. 1993: ♀ ad., 5 ♀♀ juv. Ярославская обл., г. Борок, пруды и водохранилище, сб. Мак.: более 50 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv., 12 ♀♀. Окрестности г. Пенза, р. Сура и старицы, 4. 10. 1992, сб. О., Б.: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv., более 50 ♀♀, более 50 ♂♂. Коми, верховья р. Печора, 1971-1984: более 50 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv., 10 ♀♀, 3 ♂♂. Московская обл. Солнечногорский р-н., пруды, 4-11. 1990, сб. О., Б.: более 100 ♀♀ ad., более 100 ♀♀ juv., более 100 ♀♀, более 100 ♂♂. Старица р. Ока напротив Пушино, 12. 5. 1983, сб. А. Кондрашев, С. Глаголев: ♀ ad., 10 ♀♀ juv. Рузский р-н, оз. Глубокое и окрестности, 1990-1994, сб. О., Б.: более 100 ♀♀

ad., более 100 ♀♀ juv., более 100 ♂♂, более 100 ♂♂. Москва, Тропарево, пруд, 15. 6. 1975: 16 ♀♀ ad., 27 ♀♀ juv. Калуга, лужа и проточный котлован, 1992, сб. О., Б.: более 100 ♀♀ ad., более 100 ♀♀ juv. Новгородская обл. 18. 8. 1910, сб. В.: 7 ♀♀ ad., ♀ juv. (КПВ). Бологое, оз. Агризовское, 10. 10. 1993, сб. Б.: более 20 ♂♂, более 20 ♂♂. Санкт-Петербург, заводь р. Дудергофка, 12. 5. 1992, сб. О., Б.: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv. Окрестности г. Вологда, р. Вологда, с. Прилуки, 19. 8. 1982: более 100 ♀♀ ad., более 100 ♀♀ juv., более 30 ♂♂, более 30 ♂♂. Карелия, Олонецкий р-н., 6-7. 1993, сб. О., Б.: 8 ♀♀ ad., 6 ♀♀ juv. Лоухский р-н., 6-7. 1990, сб. О., Б.: 18 ♀♀ ad., 5 ♀♀ juv. Мурманская обл., Кандалакшский р-н., 1989-1990, сб. О., Б.: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv. Украина, Киевская обл., г. Фастов, 12. 8. 1985, сб. С.М. Глаголев: 15 ♀♀ ad., 3 ♀♀ juv. Крым, Симферополь, 4-5. 1994, сб. О., Б.: более 50 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv. Грузия ("Тифлисская губ."), 3 ♀♀ ad., ♀ juv. (КПВ). Марокко, Ужда, 18. 5. 1980, сб. Д.: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv.

Диагноз. Самцы видов в пределах *Simocerphalus s.str.* не различаются, поэтому диагнозы приводятся только по самкам. Задне-верхний выступ створок короткий, узкий у основания, с большим диаметром (рис. 45). Диаметр выступа намного больше его длины. Выводковая камера низкая, не выдается назад. Выемки под и над выступом мелкие, неширокие. Вентральный край головы прямой или слабо вогнутый, иногда с небольшим выступом (рис. 46). Выемка на вентральном крае головы около рострума глубокая. Глазок длинный. Длина половозрелой партеногенетической самки: 1,28 - 2,9мм., эфиппальной самки: 1,24-1,90, самца: 1,08-1,28.

Изменчивость. Возрастные изменения формы тела у партеногенетических самок показаны на рис. 47, Е. С возрастом задне-верхний выступ створок становится более отчетливым. У половозрелых самок выводковая камера вздута, ее форма и глубина выемки между ней и задне-верхним выступом зависит от количества яиц.

Форма глазка варьирует в пределах популяции: у самок она может быть полосковидной, изогнутой (рис. 47, Ж), расширенной в какой-либо области или раздвоенной на конце, у самцов - круглой, ромбовидной, чечевицеобразной. Вентральный край головы может быть прямым или слабо вогнутым, иногда имеет выступ (рис. 46, Б). Выемка дорсального края карапакса между головой и туловищем развита в разной степени. Над этой выемкой на голове имеется либо отсутствует выступ. Супраанальный выступ выражен в разной степени, глубина анальной выемки значительно колеблется. Дорсальный край постабдомена может быть ровным, либо образовывать округлый выступ на разном расстоянии от плавательных щетинок. Пигментированные участки подстилающей ткани створок у особей обоего пола имеют изменчивую форму и расположение. Количество зубцов в задне-нижнем углу створок у взрослых партеногенетических самок колеблется от 2 до 6, у эфиппидальных - от 3 до 5, у самцов - от 3 до 6. При этом корреляции с размером не наблюдается.

Географическое распространение (рис. 50). Этот вид считается космополитическим. Он был отмечен в Германии (Koch, 1841), Венгрии (Daday, 1891), России (Мануйлова, 1964), Словакии (Hudec, 1993), во Франции (Richard, 1897), Италии (Margaritora, 1985), Монголии (Flössner, 1986), Индии (Michael, Shatma,

1988), Китае (Chiang, Du, 1979), на Шри-Ланке (Rajapaksa, 1981), в Бангладеш (Hossain, 1982), Непале (Dumont, Van de Velde, 1977), Нигере (Dumont, Van de Velde, 1977), Малави (Fryer, 1957), США (Herrick, 1884; Hann, Hebert, 1982), Аргентине (Olivier, 1960), Чили, Парагвае (Daday, 1905), Венесуэлле (Zoppi de Roa, Vasquez, 1991), Новой Зеландии (Chapman, Lewis, 1976), на Филиппинах (Mamaril, Fernando, 1978) и т.д. Однако детальное сравнение популяций из различных регионов показало, что *S. vetulus* распространен только в Европе и на Севере Африки. В остальных регионах обитают близкие к нему, но достоверно отличающиеся виды.

Замечания. Первописание *S. vetulus* было очень кратким: "*Daphne Vetula cauda inflexa, testa mutica*" (Müller, 1776). Такое описание, разумеется, может подходить к любому представителю рода *Simocerphalus*. Позднее Мюллер переименовал этот вид в *Daphnia sima* и зарисовал его (Müller, 1785). Современная трактовка этого вида исходит от Шёдлера (Schödler, 1858). Типовая серия по-видимому не была сохранена. Для того, чтобы закрепить существующее представление мы установили неотип (рис. 46).

Шёдлеру не следовало менять окончание видового названия "*vetula*" на "*vetulus*" при переносе вида из *Daphnia* в *Simocerphalus*, так как это слово является существительным - "старушка" и не нуждается в согласовании с родом. Однако написание "*S. vetulus*" стало привычным, поэтому мы сохраняем его.

Старые авторы (Baird, 1850, Leydig, 1860) иногда синонимизировали с этим видом *S. exspinosus* и *S. congener*. По современным представлениям *S. vetulus* сильно отличается от *S. exspinosus* и *S. congener* и мы даже относим его к другому подроду.

S. nasutus (*Monoculus nasutus* Jurine, 1820) по мнению автора (Jurine, 1820) отличается от *S. vetulus* ("*Monoculus sima*") формой рострума. Однако, судя по иллюстрациям, эти 2 "вида" конспецифичны. Сведений о типовом материале нет. Мы согласны с мнением Лильеборга (Lilljeborg, 1900) о синонимии названий.

S. vetulus var. *brandti* Cosmovici, 1900 был описан из Румынии. О типовом материале сведений нет. Автор (Cosmovici, 1900) пишет, что выбрал это название, поскольку данная форма занимает промежуточное положение между *S. vetulus* и *S. brandtii* Fischer (то есть *S. serrulatus*). По современному кодексу зоологической номенклатуры *S. vetulus* var. *brandti* Cosmovici следует считать младшим омонимом *S. brandtii* Fischer. Кроме того, это младший синоним *S. vetulus*, так как, судя по иллюстрации, ничем от него не отличается.

Описанный из Швеции варьетет *S. vetulus* var. *angustifrons* отличается от типичной формы наличием выступа на вентральном крае головы (Lilljeborg, 1900). Некоторые отечественные авторы (Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964) придают этой форме статус подвида. Однако по нашим данным, это внутривидовой вариант. В типовой серии исследованной нами, имелись как особи с выступом, так и без него (рис. 47). Кстати, рачки с аналогичным выступом встречаются в популяциях большинства симоцефалосов.

S. vetulus gebhardti и *S. mixtus hungaricus* были описаны из Венгрии. По мнению автора (Ponyi, 1955, 1956) эти формы отличаются от *S. vetulus vetulus* формой головы и шипиками на дорсальном крае створок. Однако, судя по иллюстрациям, *S. vetulus gebhardti* и *S. mixtus hungaricus* идентичны *S. vetulus vetulus*. Типовой материал оказался уничтожен во время боев 1956г. (Ponyi,

личное сообщение). Вслед за Негря (Negrea, 1983) мы считаем предложенные названия синонимами *S. vetulus*.

Большинство видов номинативного подрода было в разное время сведено в синонимы к *S. vetulus*. Необоснованность многих актов синонимизации показана ниже.

S. mixtus Sars, 1903

Simocephalus mixtus Sars, 1903 (nec. *S. serrulatus* var. *mixta* Grochmalicki, 1915); *S. corniger* Methuen, 1910 **syn. n.**; *S. elizabethae*: Мануйлова, 1964, partim; *S. vetulus*, Negrea, 1983 partim, Flössner, 1986, partim.

Типовой материал. Лектотип (устанавливается здесь): Монголия, 8. 11. 1911: ♀ ad. (БМ, N 25885) (рис. 48, А). Паралектотипы: 14 ♀♀ ad., 16 ♀♀ juv. (там же, номер тот же).

Прочие материалы (рис. 50). Азербайджан, Ленкорань, оз. Ольховское, 9. 12. 1951: 6 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv., 2 ♂♂. Азорские о-ва, 10. 1971, сб. Т. Моно: более 70 ♀♀ ad., более 60 ♀♀ juv. Россия, Ярославская обл., г. Борок, обвалованный участок водохранилища, 28. 7. 1991, сб. Мак.: 3 ♀♀ ad. Куйбышевская обл., с. К. Черкасы, 15. 7. 1985, сб. Петрова: 3 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv. Дельта р. Волга, 30. 5. 1991: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv., 5 ♂♂, 5 ♂♂. С. Кавказ, окрестности г. Анапа, пруды, 8. 1990, сб. О., Б.: ♀ ad., ♀ juv. Сибирь, лужа в карьере на берегу р. Ангара у с. Николы, 25. 8. 1982: 16 ♀♀ ad., 24 ♀♀ juv. Окрестности г. Сургут; водоемы в пойме р. Обь, 7. 1989, сб. С. : более 50 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv., более 40 ♂♂, более 40 ♂♂. Г. Березов, р. Сосьва, 15. 7. 1895, сб. Н. Варнаховский: ♀ ad. Оз. Байкал,

Малое море, 1982: 3 ♀♀ juv. Туруханск, сб. Ульрих: ♀ ad. (КПВ).
Окрестности Обдорска (Салехарда), 8. 8. 1895, сб. Н. Варнаховский:
3 ♀♀ ad., 6 ♀♀ juv. (ПХЗИН, N 65-1915 и КПВ). Новосибирская обл.,
р. Иня, побережье реки и мелкие водоемы, 21. 7. 1992, сб. К.: более
100 ♀♀ ad., более 100 ♀♀ juv., более 50 ●●, более 50 ♂♂. Таймыр,
Талнах, 11. 8. 1974: 2 ♀♀ juv. Якутия, р. Лена, озеро на острове
против Ленских столбов, 3. 7. 1986, сб. К.: 2 ●●, 17 ♀♀ juv.
Окрестности Якутска, 7. 1990, сб. С.: 30 ♀♀ ad., 13 ♀♀ juv.
Д. Восток, Находка, речной плес: 4 ♀♀ ad., 4 ♀♀ juv.
Камчатка, Кроноцкий заповедник, оз. Центральное, заросли, 8. 1992:
11 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv. Узбекистан, Хорезмская обл., 4. 1992, сб. Мир.:
6 ♀♀ ad., 4 ♀♀ juv., 3 ●●. Ферганская обл., оз. Сарыкамыш, 5. 4. 1983,
сб. Мир.: 11 ♀♀ ad., 20 ♀♀ juv. Ташкент, цементный бассейн, 6. 1991,
сб. Мир.: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv., более 10 ●●, более 10 ♂♂.
Каракалпакстан, канава в окрестностях г. Муйнак, 25. 9. 1993, сб. Мир.:
2 ♀♀ ad., 7 ♀♀ juv., 3 ●●. Кашкадарьинская обл., временный водоем, 4. 1989,
сб. Мир.: более 40 ♀♀ ad., более 40 ♀♀ juv. Андижанская обл. 29. 4. 1992,
сб. Мир.: 6 ♀♀ ad., ♀ juv. Сырдарьинская обл., рисовые чеки, 5. 1988,
сб. Мир.: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv., 10 ●●, 10 ♂♂. Таджикистан,
Яшиль-Куль, 20. 7. 1972: 7 ♀♀ ad. Озеро на 137км. шоссе Душанбе-Хорог:
♀ ad., 2 ♀♀ juv. Пос. Джиланды, проточные лужи у горячего источника,
р. Тукузбулан, 17. 7. 1981: более 40 ♀♀ ad., более 30 ♀♀ juv. Кыргызстан,
оз. Кыла-Коль, сб. С.: 13 ♀♀ ad., 27 ♀♀ juv., 25 ●●, 5 ♂♂. Казахстан,
окрестности оз. Зайсан, мелкие водоемы, сб. А. Сидельников: 3 ♀♀ ad.,
3 ♀♀ juv. (ПХЗИН, N 111-1906). Актмолинская обл., озера, 13. 7. 1899,
сб. Игнатов: 3 ♀♀ ad., 17 ♀♀ juv. (ПХЗИН, N

133-1915, 7106). Монголия, пруд у оз. Хубсугул, 17. 7. 1973: 2 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv. Доод-Нур, 17. 8. 1976: 13 ♀♀ ad., 8 ♀♀ juv. Тэрхин-Цаган-Нур, 8. 7. 1966: 5 ♀♀ ad., 9 ♀♀ juv. Монголия (без более подробной этикетки) сб. Солдатов: 9 ♀♀ ad., 1 ♀ juv. (КПВ и КВЗИН, N 7090). Китай, Юнань, 5. 9. 1957: 23 ♀♀ ad., 33 ♀♀ juv. Гирин, рисовые чеки, лужа, река, 6-7. 1973: 23 ♀♀ ad., 15 ♀♀ juv. Чифу (Яньтай): 10 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv. (ПХЗИН, N 176-1896). Синьцян, 6. 7. 1955: ♀ ad., 10 ♀♀ juv. Окрестности Фучжоу, загрязненный пруд, сб. Скворцов: 25 ♀♀ ad., 15 ♀♀ juv, (ПХЗИН, N 120-1917). Дали (24°N, 100°E), 26. 7. 1989, сб. Д. : 3 ♀♀ ad., 5 ♀♀ juv. Тибет, озера и лужи, 1975-1976: 40 ♀♀ ad., 28 ♀♀ juv., 18 ♀♀. Шри-Ланка, 7. 7. 1970: 8 ♀♀ juv. Ирак, Багдад, 1. 1975, сб. С.: ♀ ad. Пакистан, пруд около Файзалабада, 1983: ♀ juv. Индия, Джаббальпур, 1977 - 1978: более 100 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv., 6 ♀♀. Бангладеш, 1. 3. 1979, 31. 10. 1979 29. 11. 1991: 24 ♀♀ ad., 12 ♀♀ juv. Вьетнам, южная часть, 8. 12. 1985: 2 ♀♀ juv. Алжир, 100км. восточнее Амаис, 29. 4. 1979: 2 ♀♀ juv. 25°23'N 8°25'E и 24°31'N 9°27'E, 6. 1978, сб. Д.: 4 ♀♀ ad., 4 ♀♀ juv. Судан, Б. Нил: Кости, Собат, Эд-Дуэйм, Алиаб, Ум-Мару, заросли *Nymphaea* sp., *Eichornia* sp., *Cyperus papyrus*, 1963-1964, сб. Мон.: более 50 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv., 6 ♀♀, 7 ♂♂. Египет, долина Нила, Шербин, 12. 3. 1988: более 70 ♀♀ ad., более 40 ♀♀ juv., 4 ♀♀. Эфиопия, оз. Тана, заросли, 24. 1. 1992, сб. Михеев В.: 4 ♀♀ ad., ♀ juv. США, Сиэтл, оз. Вашингтон, зал. Юнион, 18. 5. 1993, сб. А. Литт: 17 ♀♀ ad., 13 ♀♀ juv. Миннесота, Монтисело, р. Миссиссиппи и лужи, питающиеся ее водой, 12, 13. 8. 1993, сб. Макнот: более 100 ♀♀ ad., более 100 ♀♀ juv., более 100 ♀♀, более 100 ♂♂. 40 миль западнее г. Минне-

аполис, 4-6. 1992, сб. М. Б. Кинг: более 50 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv., более 50 ♂♂, более 50 ♂♂. Ямайка: 3 ♀♀ juv.

Диагноз. Самка (рис. 48, А). Задне-верхний выступ створок средней длины, широкий у основания, с большим диаметром. Диаметр выступа больше его длины. Выводковая камера высокая, выдается назад. Выемки под и над выступом средние (больше, чем у *S. vetulus*, но меньше, чем у *S. vetuloides*, *S. gibbosus* и *S. elizabethae*). Вентральный край головы прямой или слабо вогнутый, иногда с небольшим выступом. Выемка на вентральном крае головы около рострума глубокая. Глазок длинный. Длина половозрелой партеногенетической самки: 1.01 - 2.87мм., эфиппальной самки: 1,2-1.9, самца: 1-1,3. Самец ранее не был известен. Изучение самца показало, что он не отличается от самца *S. vetulus*.

Изменчивость. Возрастные изменения и индивидуальная изменчивость *S. mixtus* аналогичны таковым у *S. vetulus*.

Географическое распространение (рис. 50). *S. mixtus* был описан с восточного склона Хингана (Монголия). Затем его находили в Азии (Flössner, 1986) и на Востоке Европы: на Кавказе (Бенинг, 1941), в Румынии (Negrea, 1983). Мы обнаруживали этот вид в Азии повсеместно, на Востоке Европы: в Азербайджане, на Северном Кавказе, в Ярославской и Куйбышевской области, в низовьях Волги; в Африке: в Судане, Египте, Эфиопии и Алжире; на Азорских островах; в Америке: в Вашингтоне и Миннесоте (США).

Замечания. Бенинг (1941) считает *S. mixtus* самостоятельным видом. Мануйлова (1964) синонимизирует *S. mixtus* и *S. elizabethae*. Негря (Negrea, 1983) и Флэсснер (Flössner, 1986) считает его вариантом изменчивости *S. vetulus*. Изучение типового материала заставляет нас согласиться с мнением Бенинга о самостоя-

тельности данного вида.

S. corniger Methuen, 1910 был описан из ЮАР. Сведений о типовом материале нет. Описание (Methuen, 1910) весьма схематично и говорит лишь о принадлежности *S. corniger* к *Simoserphalus* s.str. Судя по рисунку, *S. corniger* - младший синоним *S. mixtus*.

S. serrulatus var. *mixta* Grochmalicki, 1915 относится к другому подроду и является младшим омонимом *S. mixtus*.

S. vetuloides Sars, 1898

S. vetuloides Sars, 1898; *S. elizabethae*, Бенинг, 1941 partim; Мануйлова, 1964; *S. vetulus*, Fryer, 1957 partim; Negraea, 1983 partim

Типовой материал. Лектотип (обозначается здесь): Россия, Сев. Сибирь, р. Яна, 30. 6. 1885, сб. Игнатов: ♀ ad. (КВЗИН, N 4690) (рис. 48, Б). Паралектотипы (географическая этикетка та же): 38 ♀♀ ad. (там же). Сев. Сибирь, "Янская экспедиция": ♀ ad. (КПВ) . Долгулах, 16-18. 6. 1885: 3 ♀♀ ad. (там же).

Прочие материалы (рис. 50). Россия, г. Якутск и его окрестности, 7. 1990, сб. С.: 18 ♀♀ ad., 9 ♀♀ juv. Чита, песчаный карьер, 9. 9. 1991, сб. С. : более 70 ♀♀ ad., более 70 ♀♀ juv., более 100 ♂♂, более 40 ♀♀. Бассейн р. Кольма, оз. Жирково, 28. 6. 1967 сб. Стрелецкая: 4 ♀♀ ad., 2 ♀♀. Магаданская обл., оз. Верхнее, 18. 8. 1981, сб. Стрелецкая: 13 ♀♀ ad., 8 ♀♀ juv.

Диагноз. Самка (рис. 48, Б). Задне-верхний выступ створок длинный, очень широкий у основания, с маленьким диаметром. Диаметр выступа меньше его длины. Выводковая камера очень высокая,

не выдается назад. Выемки под и над выступом глубокие и широкие. Вентральный край головы прямой или слабо вогнутый, иногда с небольшим выступом. Выемка на вентральном крае головы около рострума глубокая. Глазок длинный. Длина половозрелой партеногенетической самки: 1.32 - 2.41мм., эфиппидальной самки: 1,2-1,9. Самец ранее не был известен. В результате изучения материала нам не удалось найти его отличий от самца *S. vetulus*.

Изменчивость. Возрастные изменения и индивидуальная изменчивость *S. vetuloides* аналогичны таковым у *S. vetulus*.

Географическое распространение (рис. 50). *S. vetuloides* был описан из бассейна р. Яна. Позже Сарс отмечал эту форму в Казахстане (Sars, 1903). Однако рисунок, приведенный в его работе говорит о том, что найденная им форма - *S. mixtus*. *S. vetuloides* отмечали в Китае (Chiang, Du, 1979), Монголии (Flössner, 1986), в ЮАР (Sars, 1916) и даже в Южной Америке (Albertina, 1986). Однако в силу запутанности систематики, мы не можем быть уверены в правильности идентификации этого вида. Абсолютно достоверной нам представляется лишь информация о распространении *S. vetuloides* в Восточной Сибири.

Замечания. Бенинг (1941) и Мануйлова (1964) синонимизируют *S. vetuloides* с *S. elizabethae*, другие авторы (Fryer, 1957; Negrea, 1983; Michael, Sharma, 1988) - с *S. vetulus*. Изучение типового материала и других материалов из Восточной Сибири привело нас к убеждению, что *S. vetuloides* - самостоятельный вид, обитающий симпатрично с *S. mixtus* и не образующий с ним переходных форм. От *S. vetulus* он отличается формой задне-верхнего выступа створок и выводковой камеры, а от *S. elizabethae* - формой головы.

S. punctatus sp.n.

Этимология. Вид назван "punctatus" - точечный, так как это единственный вид подрода Simocerphalus s. str. имеющий точковидный глазок.

Типовой материал. Голотип: США, Калифорния, Туларе, 37°N 119°45'W, мелкая весенняя лужа, сб. Д. В. Бернер: ♀ ad. (будет передан в Британский музей) (рис. 49). Паратипы: географическая этикетка та же: более 50 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv., более 20 ♂♂, более 20 ♂♂.

Диагноз. Самка (рис. 49). Задне-верхний выступ створок отсутствует, задне-верхний угол не отделен сверху и снизу выемками. Диаметр окружности, вписанной в него большой. Выводковая камера низкая, не выдается назад. Вентральный край головы прямой или слабо вогнутый, иногда с небольшим выступом. Выемка на вентральном крае головы около рострума глубокая. Глазок короткий. Длина половозрелой партеногенетической самки: 1.48 - 2.28мм. , эфиппидальной самки: 1,24-1,90, самца: 1,08-1,28.

Изменчивость. Вентральный край головы иногда имеет выступ. Супраанальный выступ выражен в разной степени, глубина анальной выемки значительно колеблется. Дорсальный край постабдомена может быть ровным, либо образовывать округлый выступ на разном расстоянии от плавательных щетинок. Пигментированные участки подстилающей ткани створок у особей обоего пола имеют изменчивую форму и расположение.

S. gibbosus Sars, 1896

S. gibbosus Sars, 1896; *S. vetulus gibbosus* : Dumont, 1983

Типовой материал. Лектотип (устанавливается здесь): Австралия, Сидней, парк Центенниал: ♀ ad. (ЗМО, N F 9766, Мр. 170) (рис. 48, В). Паралектотипы: географическая этикетка та же: 5 ♀♀ ad. (там же, номер тот же), 15 ♀♀ ad. (там же, N F 19261).

Прочие материалы (рис. 50). Австралия, Новый Южный Уэльс, озеро около г. Кума, 12. 5. 1975: 3 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv. Национальный парк Ред Рок, 28. 3. 1977: 7 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv. Окрестности Мудге, 14. 12. 1973, сб. С.: более 50 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv., 2 ♂♂. (1 ♀ ad. из этой пробы находится в АМ, N P27737). Р. Биллабонг-Крик, 4. 10. 1991, сб. В.Ф. Матвеев: 3 ♀♀ ad., 5 ♀♀ juv. Долина Кива, 9. 1991, сб. В.Ф. Матвеев: 9 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv. Озеро на дороге Нимакель-Бомбала, 14. 5. 1975: 2 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv. Виктория, Гулберн, 11. 12. 1974, сб. Д.: 5 ♀♀ ad., ♀ juv. Оз. Бурт, 9. 12. 1973: 17 ♀♀ ad., 15 ♀♀ juv. Северная территория, каньон Кингс, 25. 5. 1983: 5 ♀♀ ad. Квинсленд, 16. 5. 1965: 15 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv. 14 миль к востоку от Ричмонда, прибрежные заросли: 8 ♀♀ ad., 4 ♀♀ juv.

Диагноз. Самка (рис. 48, В). Задне-верхний выступ створок длинный, очень широкий у основания, с маленьким диаметром. Диаметр выступа меньше его длины. Выводковая камера очень высокая, сильно выдается назад. Выемки под и над выступом глубокие и широкие. Вентральный край головы всегда с крупным выступом. Выемка на вентральном крае головы около рострума очень мелкая, иногда ее нет совсем. Глазок длинный. Длина половозрелой партеногенетической самки: 1 - 2.4мм., эфиппидальной самки:

1,24-1,90. Самец неизвестен.

Изменчивость. С возрастом задне-верхний выступ створок становится более отчетливым. У половозрелых самок выводковая камера вздута, ее форма и глубина выемки между ней и задне-верхним выступом зависит от количества яиц.

Форма глазка варьирует в пределах популяции: у самок она может быть полосковидной, изогнутой, расширенной в какой-либо области или раздвоенной на конце. Супраанальный выступ выражен в разной степени, глубина анальной выемки значительно колеблется. Дорсальный край постабдомена может быть ровным, либо образовывать округлый выступ на разном расстоянии от плавательных щетинок. Пигментированные участки подстилающей ткани створок у особей обоего пола имеют изменчивую форму и расположение.

Географическое распространение (рис. 50). Вид известен только из Австралийской области. В Австралии распространен повсеместно.

Замечания. Дюмон (Dumont, 1983) считает *S. gibbosus* подвидом *S. vetulus*. Нам представляется, что это самостоятельный вид. Изучение типового материала и других выборок из Австралии показало, что *S. gibbosus* четко отличается от *S. vetulus* формой створок и вентрального края головы.

***S. elizabethae* King, 1853**

Daphnia Elizabethae King, 1853a; *S. vetulus*, Schödler, 1877 partim; Dumont, Van de Velde, 1977 partim; Negrea, 1983 partim; *S. dulvertonensis* Smith, 1909.

Типовой материал по-видимому, не был сохранен автором ви-

да. В 3 основных зоологических музеях Австралии его нет.

Типовое местонахождение. Австралия, Новый Южный Уэльс, Варровиль около г. Кампбелл.

Прочие материалы (рис. 50). Австралия, Новый Южный Уэльс, окрестности Бомбала, 14. 5. 1975, 17. 8. 1967, сб. С.: более 20 ♀♀ ad., более 40 ♀♀ juv. Оз. Нарран, 22. 7. 1974: ♀ ad. (AM). Квинсленд, 4. 7. 1983: ♀ ad. (AM). р. Грегори, 26. 4. 1988, сб. У. Зейдлер: ♀ ad. (MOA). 115км. к северо-западу от Клонкурри, 25. 4. 1988, сб. У. Зейдлер: 10 ♀♀ ad. (там же). Южная Австралия, Роки-Ривер, 29. 3. 1979, сб. А. Гакле, У. Зейдлер: более 20 ♀♀ ad. (там же). Окрестности г. Вудрофф, 9. 5. 1983, сб. У. Зейдлер: ♀ ad. (там же). Борумба: 5 ♀♀ juv. Виктория, 38° 21'S 141°31'E, пруд, 11. 1980, сб. Дрейн, Юл : более 50 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv., более 50 ♂♂ (MB, N J 12205, J 12207, J 12209). Окрестности Монмота, 9. 12. 1979: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv., 10 ♂♂. Северная территория, каньон Кингс, 26. 5. 1983, сб. У. Зейдлер: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv. (MOA). 25. 5. 1983 сб. У. Зейдлер: 2 ♀♀ juv. (там же). 28. 6. 1981: ♀ ad. (AM)) Западная Австралия, 4. 7. 1977, сб. И. Бэйли: 5 ♀♀ ad., 11 ♀♀ juv. Тасмания, лужа у р. Китти, 9. 5. 1976: 40 ♀♀ ad., более 100 ♀♀ juv., ♀. Новая Гвинея, 145°22'E 5°54'S, пруд около р. Раму, 28. 5. 1992, сб. Л. де Местер: более 40 ♀♀ ad., более 40 ♀♀ juv., 11 ♂♂

Диагноз. Самка (рис. 48, Г). Задне-верхний выступ створок длинный, очень широкий у основания, с маленьким диаметром. Диаметр выступа меньше его длины. Выводковая камера очень высокая, не выдается назад. Выемки под и над выступом глубокие и широкие. Вентральный край головы с выемкой непосредственно под гла-

зом, далее прямой. Выемка на вентральном крае головы около рострума очень мелкая, иногда ее нет совсем. Глазок длинный. Длина половозрелой партеногенетической самки: 1.18 - 3.35мм., эфиппидальной самки: 1,24-1,90, самца: 1,08 - 1,28. Самец ранее не был известен. В результате изучения материала нам не удалось найти каких-либо отличий о самца *S. vetulus*.

Изменчивость. Возрастные изменения и индивидуальная изменчивость аналогичны таковым у *S. gibbosus*. Изученные особи с Тасмании несколько отличаются от австралийских по форме задне-верхнего выступа створок (рис. 42, 16, 18), однако этих различий недостаточно для выделения подвида.

Географическое распространение (рис. 50). Вид обитает в Австралии повсеместно, а также на Новой Гвинее и в Тасмании. Его отмечали на Цейлоне (Daday, 1898), на Суматре, Яве, в Китае (Stingelin, 1904), в Индии (Biswas, 1971), в Нигере (Dumont, Van de Velde, 1977a) и в Непале (Dumont, Van de Velde, 1977b), в Средней Азии (Мануйлова, 1964). Однако в силу запутанности систематики подрода авторы иногда принимали за *S. elizabethae* другие виды: *S. mixtus* и *S. vetuloides*. Доказанным можно считать лишь распространение вида в Австралийской области.

Замечания. *S. elizabethae*, строго говоря, следовало бы считать формой неопределенного таксономического положения, так как типовой материал не сохранился, а первоописание (King, 1853a) содержит взаимоисключающие признаки по которым *S. elizabethae* можно отнести как к *Simosephalus s.str.*, так и к *S. (Echinocaudus)*. Однако понимание этого вида в литературе устоялось. Первое полноценное описание выполнил Сарс (Sars, 1888).

Шёдлер и Негря (Schödler, 1877; Negrea, 1983) считают *S.*

elizabethae синонимом *S. vetulus*. Дюмон и Ван де Вельд (Dumont, Van de Velde, 1977) отмечали эту форму в Гималаях, на небольших высотах. Они сочли, что это подвид *S. vetulus*, так как на большой высоте он замещался *S. vetulus vetulus*. Не исключено, что авторы ошиблись при определении и приняли *S. mixtus* за *S. elizabethae*. Дюмон (Dumont, 1983) считает *S. elizabethae* и *S. gibbosus* подвидами *S. vetulus*. Мы считаем, что эти формы не могут быть подвидами одного вида хотя бы потому, что они симпатрично обитают в Новом Южном Уэльсе, Квинсленде и других областях Австралии.

S. dulvertonensis, описанный с Тасмании, относится, судя по описанию (Smith, 1909), к *Simoccephalus* s.str. Сведений о типовом материале нет. Наш материал из Тасмании принадлежит к *S. elizabethae*, хотя статистически несколько отличается от австралийской формы (рис. 42, 43). Брэм (Brehm, 1953) и Дюмон (Dumont, 1983) считают *S. dulvertonensis* синонимом *S. elizabethae*. Мы согласны с ними, так как спектры изменчивости тасманийской и австралийской форм сильно перекрываются.

4.3. *Simoccephalus (Echinocaudus) subgen.n.*

Этимология. Название образовано от слов "echinus" - еж и "cauda" - хвост и отражает наличие у представителей подрода зубчиков на основании постабдоменального коготка. Во избежание омонимии, уникальность названия проверена по "Nomenclator zoologicus" (Neave, 1939-1976).

Типовой вид. *Simoccephalus exspinosus* (De Geer, 1778).

Диагноз. Особи обоего пола (рис. 51-54). Передняя часть

голова закругленная (рис. 51, 52) или заостренная (рис. 53), без зубчиков. Головной щит без выемки или уплощения в середине. Антеннулы прикрепляются у основания роострума, они обычной длины (короче чем у представителей подрода *S.* (*Aquirpiculus*), без ребер и зубчиков на внутренней стороне (рис. 51, Е, Ж). Эстетаски длиннее основания антеннул. Роострум короткий, если длинный, то голова заостренная. Головные поры имеются. Ретикуляция основной части створок в виде косых, местами пересекающихся длинных^х ячеек. Анальная выемка округлая, неширокая, не спрямленная в середине, вся покрыта анальными зубцами (рис. 54, З-М). Внешняя сторона постабдоменальных коготков несет у основания ряд зубчиков и ряд тонких сетул в дистальной части (рис. 54, А-Д, 21, В, Г). Внутренняя сторона несет ряд сетул по всей длине (рис. 54, Е-Ж). На границе коготка и постабдомена снаружи зубчиков нет. Щетинки на внутренней стороне заднего края створок тонкие или грубые.

Самка (рис. 51-54). Длина половозрелой партеногенетической самки 1,5-3,5мм, эфиппальной самки: 1,5-2мм. Глазок короткий. Супраанальный выступ постабдомена округлый, не вытянутый (рис. 54), иногда супраанальных выступов 2 (рис. 54, И). Анальных зубцов 9-22. Задне-верхний угол створок у партеногенетических самок без выступа (рис. 52, А, Б) или с округлым (рис. 51, А) или с заостренным выступом (рис. 52, В). Дорсальный киль отсутствует. Дистальный угол эфиппиума не имеет выступа (рис. 51, Б), ретикуляция эфиппиума в виде бугорков. Отношение длины щетинок второго и третьего выступа эндита второй торакальной конечности к длине базального членика оперенной щетинки первого выступа равно соответственно 0,7 и 1,1 (рис. 51, Д).

Самец (рис. 51, В). Длина около 1мм. Супраанальный выступ на вершине закруглен (рис. 51, З). Спермадукт открывается у его основания. Анальных зубцов 5-6. Задне-верхний угол створок с выступом (закругленным либо заостренным) или без него. Вентральный край с выемкой.

4.3.1. Обоснование системы подрода

Подрод неоднороден по структуре. Виды, входящие в него образуют 4 обособленные друг от друга группы, между которыми нет переходных форм: *S. (exspinosus)* - 2 вида, *S. (acutirostratus)* - 5 видов, *S. (obtusatus)* - 1 вид и *S. (daphnoides)* - 1 вид. Все виды подрода хорошо различаются между собой уже ^{на?} качественном уровне, поэтому мы не применяли статистических методик для их различения. ✓

4.3.2. Ревизия видов

Группа *S. (exspinosus)*

Диагноз. Особи обоего пола (рис. 51, 52, А). Передний край головы закруглен. Вентральный край головы вогнутый, прямой, либо с небольшим выступом. Рострум короткий. Щетинки на внутренней стороне заднего края створок тонкие. Задне-верхний выступ створок отсутствует либо округлый. Супраанальный выступ 1 (рис. 54, З, К). Зубчики на внешней стороне проксимальной части коготка частые, средний по длине, одинакового размера, в количестве 8-25 (рис. 54, Г, Д, 21, В, Г).

S. exspinosus (De Geer, 1778)

Monoculus exspinosus De Geer, 1778; Daphnia exspinosus Koch; 1841, Daphnia sima; Baird, 1850; Lievin, 1848; Simocephalus exspinosus Schödler, 1858; Lilljeborg, 1900; Daphnia australiensis Dana, 1852; Sars, 1888; S. exspinosus australiensis; Dumont, 1983; S. sibiricus Sars, 1898 **syn. n.**; S. productus Sars, 1903; S. himalayensis Chiang, Chen, 1974 **syn. n.**; S. vani Rane, 1985.

Типовой материал по-видимому не сохранился. В Шведском музее естественной истории (Стокгольм), где хранится коллекция насекомых Де Гера, этого материала нет (L. Sandberg, куратор Crustacea в этом музее, личное сообщение).

Типовое местонахождение в первоописании не указано.

Типовые серии младших синонимов. S. sibiricus Sars, 1898: Лектотип (устанавливается здесь): Россия, Сибирь, Верхоянск, 1885: ♀ ad. (КВЗИН, N 4691). Паралектотипы: этикетка та же, хранятся там же: 9 ♀♀ ad. S. productus Sars, 1903: Лектотип (устанавливается здесь): Казахстан, Акмолинская (Целиноградская) обл.: ♀ ad. (КВЗИН, N 7098). Паралектотипы: этикетка та же, хранятся там же: 35 ♀♀ ad.

Прочие материалы (рис. 55). Россия, Московская обл., Старица р. Оки напротив Пушино, 12. 5. 1983, сб. С.М. Глаголев, Кондрашев. Чашниково, лужи у шоссе, 30. 6. 1980, сб. С.М. Глаголев. Левый берег р. Якоть, Рыбное, канава рыбхоза, 12. 6. 1967. Саратовская губ., Атовдолгский у., Барсучье болото, 23. 6. 1902, (ПХЗИН, N 83-1915). Волга напротив г. Саратов, 2. 10.

1992, сб. О., Б. Дельта Волги, 30. 5. 1991, 19. 6. 1993. Ок-
рестности г. Пенза, старица р. Сура, 4. 10. 1992, сб. О., Б.
Набережные Челны, лужи у реки возле Камской ГЭС, 26. 6. 1986,
сб. А.В. Гладушевский. Костромская обл., г. Борок обвалованный
участок водохранилища и лужи, 28. 7. 1991, 21. 9. 1991 и 8.
1992, сб. Мак.: более 100 ♀♀ ad., более 100 ♀♀ juv., более 100
♂♂, более 100 ♂♂. Ленинградская обл., бассейн р. Свирь, заводь
р. Усланка, 27. 6. 1993, сб. О., Б. Коми, старица р. Печора ни-
же Якши, 11. 07. 1984. Сибирь, Новосибирская обл., 100 км. от
Новосибирска, р. Иня, заросли роголистника, 21. 7. 1992, сб. К.
Обдорск, Сорь: 2 ♀♀ ad. (КПВ). Якутск и его окрестности, 24,
25. 7. 1990, 14. 5. 1981, сб. С.: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀
juv., более 20 ♂♂, более 20 ♂♂. Берез оз. Байкал, Большие Коты,
оз. Кадильное, 22. 8. 1964: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv.
Окрестности р Яна, (янская экспедиция): 4 ♀♀ ad. (КПВ). Верхо-
янск: 3 ♀♀ ad. (КПВ). Колыма, Жирково, 12. 7. 1967, сб. Стре-
лецкая. Чита, оз. Кенон, узкий залив, 10. 9. 1991: более 20 ♀♀
ad., более 20 ♀♀ juv., более 20 ♂♂, более ♂♂. Украина, г. Харь-
ков, р. Лопань, заросли у берега, 7. 9. 1992, сб. О., Б. Хер-
сонская обл., заповедник Аскания-Нова, пруд в поселке, 28. 6.
1984, сб. Добрынин. Донецкая обл., Краснолиманский р-н., пос.
Щурово, 21. 7. 1985. Крым, Коктебель, 22. 10. 1976. Грузия, Аб-
хазия, водоем в совхозе "Цитрусовый", 25. 9. 1974. Казахстан,
Акмолинская (Целиноградская) обл., сб. П. Игнатов: ♀ (КПВ).,
Акмолинск (КВЗИН, N 9390). Акмолинский уезд, оз. Норайбек у
юго-восточного берега оз. Джариссор, 30. 6. 1899 сб. Игнатов
(ПХЗИН, N 133-1915). Атбасарский уезд, юго-западный берег оз.
Тениз, колодцы в логу Карасай, 16. 7. 1895, сб. Игнатов (ПХЗИН,

№ 133-1915). Окрестности г. Атбасар, с. Поповка, старица р. Ищима, 7. 6. 1936, сб. П. Резвый (ПХЗИН, № 428-1936). Атбасар, старица на левом берегу р. Джабая, 5. 6. 1936, сб. П. Резвый (ПХЗИН, № 498-1936). Узбекистан, Каракалпакстан, канава в окрестностях г. Муйнак, 24., 25. 9. 1993, сб. Мир.: 3 ♀♀ ad., 3 ♀♀ juv. Хорезмская обл., 4. 1992, сб. Мир.: ♀ ad. Ташкентская обл., пос. Дамачи, канава, 5. 5. 1988, сб. Мир. Таджикистан, Памир, Сассык-Куль, 18. 7. 1981. Тигровая балка. Джимилькульский р-н., 30. 6. 1981. Монголия, пруд у Хубсугул, 17. 7. 1973. Китай, провинция Гирин, Лаоканцзы, р. Нен, 7. 6. 1973. Тибет, р. Суни Хэ, 22. 8. 1976. Индия, Джаббальпур, мелкие водоемы, 17. 1. 1978, 21. 2. 1978, сб. Рани: 5 ♀♀ ad., 5 ♀♀ juv. Пакистан, Файзалабад, пруды, 1983. Бангладеш, Даока, 1. 3. 1979: ♀ ad. Египет, долина р. Нил, Шербин, 12. 3. 1988, 17. 2. 1989: 6 ♀♀ ad., 12 ♀♀ juv. Рыбный пруд : 14 ♀♀ juv., ♀. Алжир, между г. Бешар и Бенни-Аббес, 13. 5. 1978, сб. Д.: 10 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv. Руанда, оз. Ругверо: 2 ♀♀ ad., 4 ♀♀ juv. (МЦА). ЮАР, Наталь, Роркер Пэн, 1983: 5 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv. Австралия, Новый Южный Уэльс, оз. Грин в районе Бомбала, 14. 5. 1975: 10 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv. Р. Намои, 4. 8. 1967: 3 ♀♀ juv. Национальный парк Ред Рок, 27. 3. 1977: 2 ♀♀ ad., ♀ juv., ♀. Долина р. Киева, временный пруд, 9. 1991, сб. В.Ф. Матвеев: 25 ♀♀ ad., 20 ♀♀ juv. Гоулбурн, 11. 12. 1974, сб. Д.: 5 ♀♀ ad., 5 ♀♀ juv. Южная Австралия, р. Миддл, окрестности Госсе, 12. 4. 1981, сб. У. Зейдлер, А. Гакле: 15 ♀♀ ad., 12 ♀♀ juv (МЮА). Барраранна, восточнее Аркарула, 2. 5. 1981, сб. У. Зейдлер: 10 ♀♀ ad. Р. Харриэт, 13. 4. 1981: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv. (МЮА). Р. Демонул, 2. 4. 1979, сб. У. Зейдлер, А. Гакле: 2 ♀♀ ad. (МЮА). Новая Кале-

дония, Нэкэйл, 4. 8. 1981, сб. П. де Деккер: ♀ ad. (AM). Холбрук: ♀ ad. (AM).

Диагноз. Самка (рис. 51, А). Длина половозрелой партеногенетической самки: 1,78-3,46мм. Количество анальных зубцов 12-22 (рис. 54, З). Выступ задне-верхнего угла створок небольшой или отсутствует. Высота постабдомена почти равна его длине. Супраанальный выступ низкий. Гребень в основании коготка состоит из более крупных, малочисленных зубчиков (8-12 штук) (рис. 54, Д, 21, В). Самцы в этой группе не различаются.

Изменчивость. Возрастные изменения формы тела показаны на рис 51, Г. Характер изменений аналогичен таковому у *S. vetulus*. Коэффициент корреляции между количеством анальных зубцов и размером особи у партеногенетических самок в различных популяциях от 0,66 до 0,91, у самцов - 0,36, у эфиппидальных самок - 0,54.

Индивидуальная изменчивость размера задне-верхнего выступа створок и выводковой камеры выражена слабее, чем у большинства других симоцефалюсов. Пигментированные участки подстилающей ткани створок у особей обоего пола имеют изменчивую форму и расположение. Зубчики на внешнем краю створок бывают крупные или мелкие, покрывают часть дорсального края, либо присутствуют только на задне-верхнем выступе. Количество зубцов на задне-нижнем углу створок изнутри варьирует от 2 до 6. Этот признак не коррелирует с размером. Высота головы (кстати, использованная Сарсом как диагностический признак (Sars, 1898; Sars, 1903)) также подвержена межпопуляционной изменчивости. Выемка дорсального края карапакса между головой и туловищем развита в разной степени. Над этой выемкой на голове имеется, либо отсутствует выступ. Передняя часть головы закругленная, либо поч-

ти прямоугольная. Вентральный край головы самок и самцов может быть прямым, вогнутым или иметь округлый выступ в средней части. Глазок бывает круглым, ромбовидным и чечевицеобразным. Глубина анальной выемки и форма супраанального выступа также варьирует. Дорсальный край постабдомена проксимальнее этого выступа ровный, либо образует небольшой выступ. Форма абдоминальных выростов и характер оперения абдомена также сильно варьируют.

Географическое распространение считается всесветным: Чехия (Šrámek-Hušek et al., 1962), Словакия (Hudec, 1993), Румыния (Negrea, 1983), Италия (Margaritora, 1985), Китай (Chiang, Du, 1979), Монголия (Flössner, 1986), Индия (Michael, Sharma, 1988), ЮАР (под именем *S. australiensis*) (Sars, 1895), Новая Зеландия (Chapman, Lewis, 1976), Аргентина (Olivier, 1960), Австралия (под именем *S. australiensis*) (Dumont, 1983), Тасмания (под именем *S. australiensis*) (Brehm, 1953), о. Ява (под именем *S. australiensis*) (Grochmalicki, 1915) и т. д. Мы располагаем материалом по этому виду только из Европы, Азии, Африки и Австралии. Возможно, он есть и в Новом Свете.

Замечания. Первописание *S. exspinosus* было очень кратким: "Monoculus exspinosus branchiis dichotomis cauda simplici inflexa testa postice rotundata non spinosa" (De Geer, 1778). Оно с равным успехом могло относиться почти к любому представителю рода *Simocerphalus*. Кох (Koch, 1841), которому зачастую ошибочно приписывается авторство этого вида также не сделал понимание *S. exspinosus* более четким, хотя привел описание и рисунок. То же можно сказать о работе Шёдлера (Schödler, 1858), впервые отнесшего эту форму к роду *Simocerphalus*, из-за чего ему тоже нередко приписывается авторство (Negrea, 1983). Некоторые старые авторы

синонимизировали *S. exspinosus* и *S. vetulus* (*Daphnia sima*) (Lievins, 1848; Baird, 1850). Современная трактовка этого вида принадлежит Лильеборгу (Lilljeborg, 1900).

S. australiensis (Dana, 1852) был описан и зарисован весьма схематично. Коллекция Дана вместе с типовым материалом утонула во время ее переправки через океан (D. Frey, личное сообщение, через Смирнова Н.Н.). Современное понимание *S. australiensis* идет от Сарса (Sars, 1888), из-за чего ему нередко приписывают и авторство названия (Negrea, 1983). Он считал, что эта форма близка к *S. exspinosus*, но отличается от нее "косой формой карапакса и хорошо выраженным, хотя и тупым выступом на заднем конце, а также широким постабдоменом и характерным вооружением постабдоменальных коготков." Все эти признаки, по нашему мнению, не могут служить диагностическими, так как подвержены индивидуальной изменчивости. Дюмон (Dumont, 1983) считает *S. australiensis* подвидом *S. exspinosus*. Другие авторы рассматривают *S. australiensis* в качестве синонима (Flössner, 1972; Negrea, 1985; Margaritora, 1985; Michael, Sharma, 1988). Мы присоединяемся к их мнению.

S. sibiricus, описанный из окрестностей Верхоянска (Sars, 1898) по мнению автора вида отличается от *S. exspinosus* формой головы и вооружением коготка. Мануйлова (1964) упоминает *S. sibiricus* в качестве самостоятельного, очень изменчивого вида. Судя по рисункам, она смешивала под этим названием по меньшей мере 2 вида. Изучение типового материала привело нас к убеждению, что *S. sibiricus* ничем не отличается от *S. exspinosus*.

S. productus, описанный из Акмолинской области (Казахстан) по мнению Сарса (Sars, 1903), отличается от *S. sibiricus* и *S.*

exspinosus формой головы и более выпуклым выступом задне-верхней части карапакса. Некоторые авторы синонимизируют *S. productus* и *S. exspinosus* (Мануйлова, 1964; Michael, Sharma, 1988). Изучение типового материала позволяет нам согласиться с ними.

S. himalayensis описан из гор (5000м. над уровнем моря) в Гималаях (Chiang, Du, 1979). Пока нам не удалось получить для изучения типовой материал, который, по-видимому, находится в Китае. Судя по описанию и иллюстрации, приведенным в названной книге, *S. himalayensis* - синоним *S. exspinosus*.

S. vamanii описанный из Индии (Джаббальпур) по мнению автора (Rane, 1985) отличается от *S. exspinosus* небольшим размером, сравнительно мелким рострумом, а также наличием помимо гребня из 17-18 зубчиков на коготке еще и группы из 6-7 зубчиков проксимальнее, на месте сочленения коготка и постабдомена. *S. australiensis*, по мнению Рани, отличается от *S. vamanii* вздернутым рострумом. Однако по нашим наблюдениям, группа из 6-7 зубчиков имеется в той же области у большинства симоцефалюсов, а размер тела, а также размер и направление рострума подвержены индивидуальной изменчивости. Типовой материал находится в Национальной коллекции зоологического исследовательского центра Индии (Калькутта). На основании его изучения Шарма и Шарма (Sharma, Sharma, 1990) синонимизировали это название с *S. exspinosus*, и у нас нет оснований не согласиться с ними.

S. congener (Koch, 1841)

Daphnia congener Koch, 1841; *Simocephalus congener*: Schödler, 1858; Šrámek-Hušek et al., 1962, *S. exspinosus* var. *congener*

ner: Lilljeborg, 1900; *S. exspinosus*: Sars, 1888; Flössner, 1972.

Типовой материал по-видимому, не был сохранен автором вида.

Типовое местонахождение Германия. (Более подробного указания нет).

Прочие материалы (рис. 55). Россия, Московская обл., Рузский р-н., окрестности биостанции "Глубокое озеро", Тереховский пруд, 29. 7. 1983, 29. 7. 1983, сб. К., 19. 8. 1989, сб. О.: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ ad., 10 ♀♀. Байкал, Малое море у Ольхонских ворот, лужа на болоте, 19. 8. 1982, сб. С.М. Глаголев: 10 ♀♀ ad., 14 ♀♀ juv. Байкал, зал. Провал, болотистый луг на мысу Облом, 20. 8. 1982, сб. С.М. Глаголев: 2 ♀♀ ad.

Диагноз. Длина половозрелой партеногенетической самки: 1,46-2,22мм (рис. 52, А). Количество анальных зубцов 9-18 (рис. 54, К). Выступа на задне-верхнем углу створок нет. Высота постабдомена вдвое меньше его длины. Супраанальный выступ высокий. Гребень в основании коготка состоит из мелких, многочисленных зубчиков (20-25 штук) (рис. 54, Д, 21, Г).

Изменчивость. Возрастные изменения и индивидуальная изменчивость аналогичны таковым у *S. exspinosus*.

Географическое распространение (рис. 55). Изучение географического распространения этого вида ранее было затруднено тем, что *S. congener* смешивали с *S. exspinosus*. *S. congener* достоверно известен из Центральной и Восточной Европы и из Сибири.

Замечания. Первописание *S. congener* было сделано неудовлетворительно (Koch, 1841). Современное понимание этого вида идет от Лиллгеборга (Lilljeborg, 1900), хотя этот автор и считал

S. congener недоразвитой в силу плохих условий (холод и др.) формой *S. exspinosus*. Большинство авторов считает *S. congener* синонимом *S. exspinosus* (Sars, 1888; Flössner, 1972; Margaritona, 1983; Sharma, Michael, 1988), другие - варьететом (подвидом) (Бенинг, 1941). Однако некоторые признают его в качестве самостоятельного вида (Šrámek-Hušek et al., 1962). Последняя точка зрения нам представляется правильной, так как различия в пропорциях постабдомена и в вооружении коготка между *S. exspinosus* и *S. congener* четкие. Кроме того, в Европе эти формы встречаются симпатрично.

Группа *S. (obtusatus)*

Диагноз группы совпадает с диагнозом вида, так как она неотипическая.

***S. obtusatus* (Thomson, 1878)**

Daphnia obtusata Thomson, 1878; Sars, 1894.

Типовой материал. Сведений нет.

Типовое местонахождение. Новая Зеландия, Дунедин.

Прочие материалы (рис. 55). Новая Зеландия, оз. Такахванн: 1 ♀ ad. (AM, N 7182).

Диагноз. Особи обоего пола (рис. 52, Б). Передний край головы закруглен. Вентральный край головы очень выпуклый. Ротрум короткий. Зубчики на внутренней стороне заднего края створок тонкие. Задне-верхний выступ створок отсутствует. Супраанальный выступ один (рис. 54, А). Зубчики на внешней стороне прокси-

мальной части коготка редкие, крупные, в количестве 10-12 (рис. 54, А). Максимальную длину имеют зубчики в середине гребня, проксимально и дистально их размер убывает.

Изменчивость неизвестна.

Географическое распространение (рис. 55). Новая Зеландия.

Замечания. Первописание достаточно полно, чтобы убеждать в том, что *S. obtusatus* - самостоятельный вид, снабжено иллюстрацией (Thomson, 1878). Более полное описание самки и первое описание самца выполнил Сарс (Sars, 1894).

Группа *S. (daphnoides)*

Диагноз группы совпадает с диагнозом вида, так как она монотипическая.

***S. daphnoides* Herrick, 1883**

Simocephalus daphnoides Herrick, 1883; *S. Iheringi* Richard, 1897 syn. n. *S. fonsecai* Bergamin, 1939; *S. fonsecai* var. *sinucristatus* Bergamin, 1939.

Типовой материал по-видимому, не был сохранен, как и другие типовые серии Херрика (D. Frey, личное сообщение через Н.Н. Смирнова).

Типовое местонахождение. США, штат Алабама, Декатур.

Прочие материалы (рис. 55). Аргентина, Рио Парана, пруд Катай, 1973, сб. С.М. Фрутос: 3 ♀♀ ad., 3 ♀♀ juv. Перу, окрестности Пукальпа, пруд для скота на р. Укаяли, 2. 1987, сб. В.

Пегасов: 4 ♀♀ ad.

Диагноз. Самка (рис. 52, В). Передний край головы закруглен. Вентральный край головы вогнутый, прямой, либо с небольшим выступом. Рострум короткий. Зубчики на внутренней стороне заднего края створок тонкие. Задне-верхний выступ створок крупный, заостренный. Супраанальный выступ один (рис. 54, М). Зубчики на внешней стороне проксимальной части коготка частые, очень мелкие и многочисленные: 20-30, одинакового размера (рис. 54, В). ✓

Самец неизвестен.

Изменчивость. По-видимому, изменчивость и возрастные изменения аналогичны таковым у *S. exspinosus*. Недостаток материала мешает нам досконально изучить этот вопрос.

Географическое распространение (рис. 55). Алабама (США) (Herrick, 1883), Аргентина (Sars, 1901, наши данные), Бразилия (Richard, 1897), Парагвай, Колумбия (Olivier, 1960), Перу (наши данные).

Замечания. Первописание этого примечательного вида довольно кратко, однако снабжено хорошей иллюстрацией (Herrick, 1883). Очевидно, *S. daphnoides* - старый, забытый синоним *S. iheringi*.

S. iheringi был описан из Рио Гранде До Сул (Бразилия). О типовом материале сведений нет. Первописание сделано по самке и снабжено качественной иллюстрацией (Richard, 1897). Самца впервые описал Сарс (Sars, 1901). Статус этого вида сохранялся без изменений до наших дней (Olivier, 1960).

S. fonsecai и *S. fonsecai* var. *sinucristatus* были описаны из Бразилии (Сан Пауло). Сведений о типовом материале нет. Первописание (Bergamin, 1939) снабженное изображениями общего ви-

да обеих форм, а также постабдомена *S. fonsesai* свидетельствует о том, что оба названия предложенные Бергамином - синонимы *S. daphnoides* (= *S. iheringi*). К такому же выводу о синонимии *S. fonsesai* и *S. iheringi* пришел и Хардинг (Harding, 1955).

Группа видов *Simocephalus (acutirostratus)*

Диагноз. (Известны только самки.) Передний край головы заострен (рис. 53). Вентральный край головы вогнутый. Рострум длинный. Зубчики на внутренней стороне заднего края створок грубые. Задне-верхний выступ створок отсутствует либо округлый. Супраанальных выступов два (рис. 54, И). Зубчики на внешней стороне проксимальной части коготка частые, очень крупные, в количестве 10-15 штук (рис. 54, Б). Их размер увеличивается дистально.

***S. acutirostratus* (King, 1853)**

Daphnia Elizabethae var. *acuti-rostrata* King, 1853b; *Simocephalus acutirostratus*; Sars, 1896; *S. paradoxus* Schödler, 1877; *S. vidyae* Rane, 1983; *S. vidyae gajareae* Rane, 1986.

Типовой материал по-видимому не был сохранен автором вида.

Типовое местонахождение. Австралия, Новый Южный Уэльс, Денхам Курт.

Прочие материалы (рис. 55). Австралия, Новый Южный Уэльс, болото в окрестностях Кобара, 12. 12. 1973: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv. (2 ♀ из этой пробы находится в АМ). Новая Каледония, Ла Фоа, 8. 8. 1981, сб. П. де Деккер: ♀ juv. (АМ, N

38814). Квинсленд, лужа, 30. 6. 1974: 2 ♀♀ ad., 5 ♀♀ juv. Оз. Лалили, 22. 4. 1984: ♀ ad (AM). Касино: ♀ ad. (AM, N 5898).

Диагноз. (Известны только самки.) Очертание тела продолговатое (рис. 53, А). Передний край головы с большим, острым выступом. Задне-верхний выступ створок четко выражен, отграничен сверху и снизу неглубокими, широкими выемками. Диаметр окружности, вписанной в него большой. Проксимальный и дистальный супраанальные выступы большие, выемки постабдомена глубокие (рис. 54, И). Проксимальный выступ округлый.

Изменчивость. Возрастные изменения аналогичны таковым у предыдущих видов. Зубчиков на коготке 10-15 (рис. 54, Б). Варьирует также форма супраанальных выступов. Выемки сверху и снизу от задне-верхнего выступа створок мелкие или очень мелкие. Глазок круглый, чечевицеобразный или ромбический.

Географическое распространение (рис. 55). Вид был отмечен в Австралии (King, 1853b), на Филиппинах (Mamaril, Fernando, 1978), в Индии (Michael, Sharma, 1988), на Шри-Ланке (Rajapaksa, 1981), в Китае (Chiang, Du, 1979), в оз. Танганьика, в Венесуэле (Zoppi, Vasquez, 1991) и т. д. Достоверным можно считать лишь нахождение в Австралийской области и Юго-Восточной Азии. Особи найденные в Африке и в Южной Америке, возможно, принадлежат к близким видам.

Замечания. *S. acutirostratus* был описан как вариация *S. elizabethae*. Типовые материалы, очевидно, не сохранились, так как их нет в ведущих австралийских музеях. Описание и рисунок, несмотря на схематичность того и другого дают возможность идентифицировать этот примечательный вид. Сарс (Sars, 1896) придал *S. acutirostratus* ранг вида, признаваемый и в настоящее время

(Dumont, 1983).

В первоописании *S. paradoxus* указывается, что это название - младший синоним *S. acutirostratus*. Шёдлер (Schodler, 1877) не располагал материалом по этому виду, а основывал свои выводы на описании и рисунке, сделанном Кингом (King, 1853b), а значит, опосредовано, на типовой серии *S. acutirostratus*. С точки зрения современной номенклатуры *S. paradoxus* - объективный младший синоним *S. acutirostratus*.

S. vidyae Rane, 1983 и *S. vidyae gajareae* Rane, 1986 описаны из Джаббальпура (Индия). Судя по описаниям, автору не был известен *S. acutirostratus*. Очевидно, поэтому и произошло вторичное наименование этого вида. Типовой материал, находящийся в Национальной коллекции зоологического ведомства Индии в Калькутте был изучен Шармой и Шармой (Sharma, Sharma, 1990). Они синонимизировали *S. vidyae* и *S. vidyae gajareae* с *S. acutirostratus*. (Международный кодекс зоологической номенклатуры, ст. 61cIV).

S. victoriensis Dumont, 1983

Simocephalus victoriensis Dumont, 1983; *S. acutirostratus*: Naase, 1903 (partim).

Типовой материал. Голотип: Австралия, Виктория, временный водоем в 1 км. к западу от Эденкоуп, 19. 10. 1978, сб. Д.У. Мортон: ♀ ad.

Прочие материалы (рис. 55). Австралия, Новый Южный Уэльс, озеро в окрестностях г. Кума, 12. 5. 1975: 4 ♀♀ ad., 12 ♀♀ juv. Оз. Маффа, 13. 5. 1975: 3 ♀♀ ad., 19 ♀♀ juv. Южная Австралия,

Татиара, окрестности г. Бордуртаун, 6. 11. 1979, сб. У. Зейдлер: 5 ♀♀ ad., ♀ juv. (МЮА). Озеро на пути Нимакель-Бомбала, 14. 5. 1975: 8 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv.

Диагноз. (Известны только самки.) Очертание тела округлое (рис. 53, Б). Передний край головы с небольшим, округлым выступом, ограниченном выемками сверху и снизу. Задне-верхний выступ створок отсутствует, выемок под и над ним задне-верхним углом нет. Диаметр окружности, вписанной в задне-верхний угол створок очень велик. Проксимальный и дистальный супраанальные выступы мелкие, выемки постабдомена мелкие. Проксимальный выступ округлый. ✓

Изменчивость. Возрастные изменения и индивидуальная изменчивость аналогичны таковым у *S. acutirostratus*.

Географическое распространение (рис. 55). Австралия: Новый Южный Уэльс, Южная Австралия, Виктория.

Замечания. *S. victoriensis* Dumont, 1983 хорошо отличается от *S. acutirostratus* и встречается симпатрично с ним. Изучение австралийского материала позволяет нам согласиться с мнением Дюмона (Dumont, 1983) о самостоятельности этого вида. Судя по иллюстрации, сделанной Хэсом (Haase, 1903), этот исследователь имел материал по *S. victoriensis*, однако принял его за ранее описанный *S. acutirostratus*.

S. brehmi Gauthier, 1939

Simocephalus acutirostratus var. *brehmi* Gauthier, 1939; *S. acutifrons* Johnson, 1954 **syn. n.**

Типовой материал. Типовой материал (5 ♀♀ ad.) находился в

коллекции Готье до тех пор, пока она не была национализирована алжирским правительством. Теперь местонахождение этой коллекции неизвестно (Hudec, 1993).

Типовое местонахождение. Окрестности оз. Чад, пруд между Абеше и Одум Хаджер.

Типовые серии младших синонимов. *S. acutifrons* Johnson, 1954: Голотип: ЮАР, Иоганесбург, парк Кемптон: ♀ ad. (BM). Паратип: этикетка та же, хранится там же: ♀ ad.

Прочие материалы (рис. 55). Южная Родезия, Пламтри, 7. 2. 1954: 2 ♀♀ ad., ♀ juv., ♀ (КВЗИН, N 43985). Танзания, Хананг: 23 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv. (МЦА, N 50228).

Диагноз. (Известны только самки.) Очертание тела продолговатое (рис. 53, В). Передний край головы с маленьким, тупым выступом, не ограниченном выемками сверху и снизу. Задне-верхний выступ створок четко выражен, ограничен сверху и снизу очень глубокими, широкими выемками. Диаметр окружности, вписанной в него средний. Проксимальный и дистальный супраанальные выступы большие, выемки постабдомена глубокие. Проксимальный выступ в виде острого угла. (Реже оба выступа небольшие, округлые).

Изменчивость. Возрастные изменения и индивидуальная изменчивость аналогичны таковым у *S. acutirostratus*. Особи из Танзании несколько отличаются от остальных по строению постабдомена. У них проксимальный супраанальный выступ округлый, не образует острого угла.

Географическое распространение (рис. 55). Окрестности оз. Чад, Ю. Родезия, Танзания, ЮАР. Готье (Gauthier, 1939) писал, что Брем находил эту форму в Бразилии. Однако в силу удаленнос-

ти этого местонахождения от остальных, мы не можем полагаться на правильность идентификации без изучения материала.

Замечания. *S. brehmi* хорошо отличается от *S. acutirostratus* формой створок и постабдомена. Как всегда в случае аллопатрических форм, вопрос об их видовом или подвидовом статусе весьма сложен. Мы считаем, что *S. brehmi* следует придать ранг вида, так как его отличия от *S. acutirostratus* столь же значительны, как различия *S. acutirostratus* и *S. victoriensis*. Видовой статус двух последних форм подтверждается их симпатрией.

S. acutifrons, описанный из Иоганнесбурга (ЮАР), судя по изученному типовому материалу, идентичен *S. brehmi*. Автор (Johnson, 1954) не приводит каких-либо отличий своего вида от *S. brehmi* и *S. acutirostratus*.

S. rostratus Herrick, 1884

S. rostratus Herrick, 1884

Типовой материал (рис. 55). По-видимому, не был сохранен, как и другие типовые серии Херрика (D. Frey, личное сообщение через Н.Н. Смирнова).

Типовое местонахождение. США, Миннесота.

Прочие материалы. Канада, национальный парк Ватерлоо, 15. 9. 1972, сб. С.: 10 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv.

Диагноз. (Известны только самки.) Очертание тела продолговатое (рис. 53, Д). Передний край головы с небольшим, тупым выступом не ограниченным сверху и снизу выемками. Задне-верхний выступ створок четко выражен, ограничен сверху и снизу глубокими, узкими выемками. Диаметр окружности, вписанной в него ма-

ленький. Проксимальный и дистальный супраанальные выступы мелкие, выемки постабдомена мелкие. Проксимальный выступ округлый.

Изменчивость. Возрастные изменения и индивидуальная изменчивость по-видимому, такая же как у *S. acutirostratus*. Мы не располагаем материалом для детального изучения изменчивости.

Географическое распространение (рис. 55). Северная Америка: США, Канада.

Замечания. Описание, сделанное Херриком (Herrick, 1884), к сожалению, не снабжено иллюстрацией. Из описания следует, что вид близок к *S. acutirostratus*, так как имеет длинный рострум, ромбический глазок, а передняя часть головы образует угловидный выступ, не несущий зубчиков. Никто после Херрика не отмечал представителей группы *S. (acutirostratus)* в С. Америке. Поэтому долгое время я сомневалась в правильности описания и не могла определить таксономический статус этой формы (Orlova-Bienkowskaja, 1993). Мои сомнения разрешились после изучения материала по этому виду из Канады. Вид несомненно принадлежит к группе *S. (acutirostratus)* и отличается от всех других видов группы формой задне-верхнего выступа створок, о которой, кстати, упоминает и Херрик.

S. nonprojectus sp.n.

Этимология. Вид назван "nonprojectus" - "не выступающий", так как его характерной особенностью является отсутствие выступа на задне-верхнем углу створок.

Типовой материал (рис. 55). Голотип: США, Калифорния, округ Орандж, 33°30'N 117°W, Мариетта, мелкие весенние лужи, 3.

3. 1985, сб. Д.Б. Бернер: ♀ ad. (будет передан в БМ). Паратипы: этикетка та же: более 20 ♀♀ ad., более 20 ♀♀ juv. Штат Вашингтон, округ Сан Жуан, 48°40'N 122°55'W: ♀ ad., ♀ juv.

Диагноз. (Известны только самки.) Очертание тела округлое (рис. 53, Г). Передний край головы с небольшим, тупым выступом не ограниченном выемками сверху и снизу. Задне-верхний выступ створок отсутствует, не ограничен сверху и снизу выемками. Диаметр окружности, вписанной в него очень большой. Проксимальный и дистальный супраанальные выступы крупные, выемки постабдомена глубокие. Проксимальный выступ округлый.

Изменчивость. Возрастные изменения и индивидуальная изменчивость по-видимому, такая же как у *S. acutirostratus*. Мы не располагаем материалом для детального изучения изменчивости.

Замечания. Этот вид принадлежит к группе *S. acutirostratus*, так как на переднем крае головы у него имеется выступ лишенный зубчиков, а на постабдомене - 2 супраанальных выступа. *S. nonprojectus* не несет выступа на задне-верхнем углу створок, так же как *S. victoriensis*, однако отличается от последнего вида строением постабдомена и головы.

4.4. Simocephalus (Coronocephalus) subgen. n.

Этимология. Название образовано от слов "corona" - "венец", "cephalon" - "голова" и отражает наличие у представителей подрода венца из зубчиков на переднем крае головы. Во избежание омонимии, уникальность названия проверена по "Nomenclator zoologicus" (Neave, 1939-1976).

Типовой вид. *Simocephalus serrulatus* (Koch, 1841).

Диагноз. Особи обоего пола (рис. 56-58, 60). Передняя часть головы вытянутая, несет зубчики, расположенные в углах полигональной ретикуляции (рис. 58, Е, Ж). Головной щит без выемки или уплощения в середине. Антеннулы прикрепляются у кончика рострума, они обычной длины (короче чем у представителей *S. (Aquiriculus)*), несут на внутренней стороне поперечные ребра покрытые зубчиками (рис. 4, Л, М). Эстетаски короче основания антеннул. Рострум короткий (короче, чем у *S. (Aquiriculus)*). Головных пор нет (рис. 58, Г). Ретикуляция основной части створок в виде косых, местами пересекающихся длинных ячеек. В непосредственной близости от задне-верхнего выступа створок эти ячейки становятся более короткими. Анальная выемка округлая, неширокая, не спрямленная в середине, вся покрыта анальными зубцами (рис. 56, Д). Внешняя сторона постабдоминальных коготков несет у основания ряд тонких сетул и ряд зубчиков в дистальной части (рис. 56, Б, 21, Б). Внутренняя сторона несет ряд зубчиков по всей длине. На границе коготка и постабдомена снаружи имеется группа из 3-7 зубчиков (рис. 13, Г). Щетинки на внутренней стороне заднего края створок толстые (рис. 56, Е).

Самка (рис. 56, А, 60, А). Длина половозрелой партеногенетической самки 1-2мм, эфиппальной самки: 1-1,5мм. Глазок короткий: ланцетный или круглый. Супраанальный выступ постабдомена округлый, не вытянутый (рис. 56, Д, 60, Б). Анальных зубцов у партеногенетической самки 9-15, у эфиппальной 9-11. Задне-верхний угол створок у партеногенетических самок с крупным или средним отчетливым, округлым выступом, отделенным от дорсальной части выводковой камеры более или менее широкой и глубокой выемкой; дорсальный киль отсутствует. Дистальный угол

эфиппиума не имеет выступа (рис. 57, А, 60, З), ретикуляция эфиппиума в виде бугорков. Отношение длины щетинок второго и третьего выступа эндита второй торакальной конечности к длине базального членика оперенной щетинки первого выступа равно соответственно 0,3 и 0,9 (рис. 17, Е).

Самец (рис. 57, В, 60, Ж). Длина 0.7-1мм. Супраанальный выступ на вершине закруглен. Спермадукт открывается в середине анальной выемки (рис. 57, Б, 60, Д). Анальных зубцов 3-5. Задне-верхний угол створок с небольшим округлым выступом. Вентральный край с выемкой.

4.4.1. Обоснование системы подрода

По нашему мнению, подрод представлен двумя видами: *S. serrulatus* и *S. semiserratus*. Первый вид распространен всесветно. Как показал анализ его изменчивости методом диаграмм рассеивания, он не образует географических подвидов (рис. 59). *S. semiserratus* - самостоятельный южноамериканский вид. Он отделен от *S. serrulatus* морфологическим хиатусом по двум парам независимых метрических признаков (рис. 59, В, Г, Ж, З) и обладает некоторыми другими отличиями от этого вида, описанными в диагнозе. Кроме того, он обитает в Южной Америке симпатрично с *S. serrulatus* (рис. 61) и, следовательно, не может являться его географическим подвидом. ✓

4.4.2. Ревизия видов

S. serrulatus (Koch, 1841)

Daphnia serrulata Koch, 1841; *D. brandtii* Fischer, 1848; *D. intermedia* Lievin, 1848; *Simocephalus americanus* Birge, 1878, **syn. n.**; *S. capensis* Sars, 1895; *S. inflatus* Vavra, 1900; *S. serrulatus* var. *productifrons* Stingelin, 1904; *S. serrulatus* var. *montenegrinus* Werestchagin, 1912; *S. serrulatus* var. *mixta* Grochmalicki, 1915; *S. serrulatus* var. *rotundifrons* Brehm, 1933; *S. kerhervei* Bergamin, 1939, **syn. n.**; *S. agua-brankai* Bergamin; 1939, **syn. n.**; *S. serrulatus* var. *armata* Brehm, 1956; *S. serrulatus* var. *pelagicus* Brehm, 1959; *S. surekhae* Rane, 1985.

Типовой материал по-видимому, не был сохранен автором вида.

Типовое местонахождение находится в Германии. Более точные географические данные не известны.

Типовые серии младших синонимов. *S. serrulatus montenegrinus* Werestchagin, 1912: Лектотип (обозначается здесь): Черногория, оз. Шкодер (Скутарийское), 15. 6. 1911, сб. Верещагин Г.Ю.: ♀ ad. зафиксированная в этиловом спирте (КВЗИН, N 7085). Паралектотипы (Этикетка та же): 3 ♀♀ ad., 1 ♀ juv зафиксированные в этиловом спирте. (там же, N 7085, 7086). Паралектотипы: Черногория, окрестности Рибеки сб. Г.Ю. Верещагин: 2 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv. на препарате (КПВ). *S. capensis* Sars, 1895: Лектотип (обозначается здесь): ЮАР, Книсна, выведен из засушенных эфиппиумов в лабораторных условиях: ♀ ad. зафиксированная в этило-

вом спирте (ЗМОс, N F 18357). Паралектотипы (этикетка та же): 15 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv., 8 ♂♂ зафиксированные в этиловом спирте (там же, N F 18357), 16 ♂♂ (там же, N F 183578).

Прочие материалы (рис. 61): Россия, Московская обл., граница Одинцовского и Рузского района, Тереховский пруд, 30. 9. 1990, сб. О., Б.: 2 ♂♂. Московская обл., Полушкино, торфяной карьер, канавы, 6-8. 1968: более 100 ♀♀ ad., более 100 ♀♀ juv., ♀. Дельта р. Волги, поймы, 30. 5. 1991, 11. 6. 1993: более 50 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv. С. Кавказ, г. Анапа, озеро у р. Анапка, среди растительности, 12. 8. 1990, сб. О., Б.: 8 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv. Г. Брянск, р. Десна, 21. 8. 1985: 5 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv., 5 ♂♂. Р. Вологда, с. Прилуки выше г. Вологда, 19. 8. 1982: 6 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv., ♀. Карелия, Лоухский район, озеро у д. Черная речка, среди растительности, 6-7. 1990, сб. О., Б.: 21 ♀♀ juv. Белое море, Кандалакшский зал., о. Касьян, лужа на скале, без растений, 17. 6. 1990, сб. О., Б.: ♀ ad. Куйбышевская обл., гос. заповедник, оз. Ключужино на заливном острове в густых зарослях *Potamogeton* sp., 20. 8. 1939, сб. В.М. Рылов: 3 ♀♀ ad. (ПХЗИН, N 338-1940). Новгородская губ., сб. Г.Ю. Верещагин: ♀ ad. (КПВ). Новосибирская обл., р. Иня, 100 км. от г. Новосибирска, старица на заливном лугу с *Potamogeton* sp., *Stratiotes* sp., *Nymphaea* sp., *Ceratophyllum* sp., 21. 7. 1992, сб. К.: ♀ ad., 2 ♀♀ juv. П-ов. Таймыр, пос. Талнах, 11. 8. 1974: 6 ♀♀ ad. Дальний Восток, зал. Петра Великого, о. Попова, 10. 8. 1974: ♀ ad. Камчатка, 2. 7. 1909, сб. Рябушинский, МРА: ♀ ad. (ПХЗИН, N 97-1911). Казахстан, окрестности оз. Зайсан, сб. Сидельников: ♀ ad., ♀ juv. (ПХЗИН, N 111-1906). Китай, Гирин, рисовое поле, 21. 7. 1973 и Лаоканьцзы, р. Нен, 7. 6. 1973: ♀ ad., ♀ juv. Индия,

Джаббальпур, пруд, среди растений, 15. 10. 1977: 2 ♀♀ ad.
Бангладеш, Дакка, 29. 11. 1991, сб. Д.: 7 ♀♀ ad. Вьетнам, Ня
Чанг, заросли *Nymphaea lotus*, глубина 5,1 м., 14.4.1984, сб.
Голубцов: ♀ ad. 80 км. к северу от Ханоя, озеро, 15. 4. 1986,
сб. С.И. Головач: ♀ ad., 7 ♀♀ juv. Верхняя Вольта, Угадугу, 4.
1980, сб. А. Дюмон: 4 ♀♀ ad, 3 ♀♀ juv. Центральная Африка, 22.
5. 1914, сб. В.А. Догель, 6 ♀♀ ad., 42 ♀♀ juv., 5 ♀♀ (ПХЗИН, N
222-1915). Нигер, берег р. Нигер напротив Тиллабери 4. 12., 22.
12. 1977, сб. Т. Моно : 7 ♀♀ ad., 16 ♀♀ juv. Нигерия, оз. Аса,
сб. С.И. Ови: 2 ♀♀ ad., 3 ♀♀ juv. Мавритания, leg, Т. Моно: 9
♀♀ ad., 8 ♀♀ juv. Судан, Б. Нил, разные местонахождения: реки,
озера, в том числе заросли *Nymphaea* sp., *Eichornia* sp., *Phrag-*
mites sp., 1963-1964 сб. А.В. Монаков: 104 ♀♀ ad., 85 ♀♀ juv.,
♀. Канада, Ньюфаундленд, пруд, 22. 7. 1971: более 50 ♀♀ ad.,
более 100 ♀♀ juv., более 50 ♀♀; лужи на сфагновом болоте, 9. 7.
1971: 7 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv. США, Миннесота, 70 миль к Западу от
Миннеаполиса, 12. 4 - 18. 6. 1992, сб. М.Б. Кинг: ♀♀, ♀♀, ♂♂.
Миннесота, Монтиселло, р. Миссисипи и маленькие пруды, питающи-
еся ее водой, 12-13. 8. 1993, сб. Д. Макнот: более 130 ♀♀ ad.,
более 100 более 50 ♂♂, ♀. Алабама, Мобил, пруд, 24. 5. 1987,
сб. Фитцпатрик: 36 ♀♀ ad., 37 ♀♀ juv. Оз. Вашингтон, Юнион Бэй,
18. 5. 1993, сб. А. Литт: 84 ♀♀ ad., более 150 ♀♀ juv. Гватема-
ла, оз. Петен, Флорес, 1974: ♀ juv. Никарагуа, оз. Никарагуа и
г. Типитапа, 2. 1985, сб. С.: 5 ♀♀ ad., 8 ♀♀ juv. Аргентина, р.
Парана, 1973, сб. С.М. Фрутос: 5 ♀♀ ad., 23 ♀♀ juv. Бразилия,
оз. Кастанья, 24. 2. 1974: 9 ♀♀ ad., 8 ♀♀ juv. Озеро в окрест-
ностях Манауса, 5. 9. 1983: ♀ juv. Провинция Сан Паулу, 1979: 5
♀♀ ad., 4 ♀♀ juv. Австралия, Квинсленд, Стратхавен, 26. 6.

1983: ♀ ad. (AM, P35127). Северная Территория, Маджинбери Лаг,
8. 7. 1981: ♀ ad. (AM, P35126).

Диагноз. Самка (рис. 56). Задне-верхний выступ створок у партеногенетических самок крупный, отделен от остальной части карапакса глубокими выемками. Длина выступа превышает диаметр окружности, вписанной в его контур. Зубчики покрывают более 1/3 дорсального края карапакса, весь задний и весь вентральный край. Общий план строения торакальных конечностей такой же, как у других видов рода (Орлова-Беньковская, 1993). Особенности: щетинка второго выступа эндита второй торакальной конечности составляет около 0,3 а щетинка третьего выступа около 0,9 от длины базального членика оперенной щетинки первого выступа (рис. 17, E).

Самец (рис. 57, B). Самцы видов подрода *S.* (*Coronoserrhulus*) не различаются.

Изменчивость. Возрастные изменения формы тела у партеногенетических самок показаны на рис. 58, A-B, Д. С возрастом задне-верхний выступ створок становится более отчетливым, глубина выемок, отделяющих его от остальной части карапакса растет. У половозрелых самок выводковая камера вздута, ее форма и глубина выемки между ней и задне-верхним выступом зависит от количества яиц. Форма глазка варьирует в пределах популяции от круглой до ланцетной и ромбической. Размер глаза также изменчив. Передний край головы бывает прямоугольным или вытянутым и заостренным, несет разное количество зубчиков. Пигментированные участки подстилающей ткани створок у особей обоего пола имеют изменчивую форму и расположение.

Из рис. 58, A-B, Д видно, что высота головы, размер и про-

порции задне-верхнего выступа створок подвержены межпопуляционной изменчивости, то есть между популяциями различия значительно выше, чем внутри популяций. Однако, во-первых, ни одна из серий не отделена от остальных морфологическим хиатусом (всегда есть перекрывание), во-вторых, изменчивость не носит географического характера и серии особей, взятые из двух соседних водоемов могут различаться сильнее, чем серии с разных континентов. Таким образом, промеры показали, что по названным признакам не удается выявить географических подвидов (рис. 59). Очевидно, мозаичная изменчивость вводила в заблуждение многих авторов, и они описывали каждую популяцию как отдельный варьетет или даже вид. Межпопуляционная изменчивость может являться следствием эффекта основателя, особенно значимого для ветвистоусых, как для животных размножающихся большую часть времени путем партеногенеза. Это согласуется с данными Хэнн и Хэберта (Hann, Hebert, 1986), изучавших генетическую структуру популяций североамериканских *Simoserphalus*. На базе электрофоретического анализа ферментов эти авторы пришли к выводу, что генетическое разнообразие в пределах одной популяций меньше, чем различия между популяциями. Предложенное ими объяснение - эффект основателя.

Географическое распространение (рис. 61). Европа, Азия, Африка, Северная Америка, Южная Америка (наш материал), Австралия (Смирнов, 1989; наш материал).

Замечания. Первописание *S. serrulatus* снабжено прекрасной иллюстрацией и отражает большинство признаков, отличающих этот вид от других представителей рода (Koch, 1841). Современное понимание этого вида (Flössner, 1972; Margaritora, 1985) совпадает с первоначальным. Сложности вызывает большое количество наз-

ваний видового и подвигового ранга, предложенных для форм близких к *S. serrulatus*, а также путаница в номенклатуре.

S. brandtii (Fischer, 1848) и *S. intermedius* (Lievin, 1848), описанные из Европы, давно (Schödler, 1858) считаются синонимами *S. serrulatus*. Типовые серии в то время не сохранились, но первоописания (Lievin, 1848; Fischer, 1848) однозначно указывают на правомочность синонимизации. Название *S. vetulus* var. *brandtii* Cosmovici, 1900 является младшим вторичным омонимом *S. brandtii* (Fischer) (*Daphnia brandtii* Fischer, 1848) и в соответствии со статьей 59а Международного кодекса зоологической номенклатуры (1988) невалидно. Замещающего названия в данном случае не требуется (статья 60а), так как *S. vetulus* var. *brandtii* считается синонимом *S. vetulus*. Название *S. intermedius* Studer, 1878 не является вторичным омонимом *S. intermedius* (Lievin) (*Daphnia intermedia* Lievin, 1848) (статья 60с), так как описанная Штудером (Studer, 1878) форма отнесена к *Simocephalus* ошибочно и принадлежит к роду *Daphnia*.

S. serrulatus var. *montenegrinus* Werestchagin, 1912 описан из Черногории. В существующих сводках он рассматривается как подвид (Бенинг, 1941) или как синоним *S. serrulatus* (Šrámek-Hušek et al., 1962; Negrea, 1983). Верещагин (1912) пишет, что данная форма отличается от типичной более высокой головой, и тем, что задне-верхний выступ створок отделен от остальной части карапакса более глубокими выемками (иначе говоря, длина этого выступа больше). Изучение типового материала показало, что между этим варьететом и *S. serrulatus* нет хиатуса по сочетанию этих признаков (рис. 59, А, Д).

S. surekhae Rane, 1985 описан из Джаббальпура (Индия) (Ra-

не, 1985). На основании изучения типовой серии Шарма и Шарма (Sharma, Sharma, 1990) синонимизируют его с *S. serrulatus*. Мы склоняемся к такому же мнению, так как во-первых, Рани (Rane, 1985) не указал его отличий от *S. serrulatus* и во-вторых, наши материалы из Джаббальпура принадлежат к последнему виду (рис. 59, А, Д).

S. serrulatus var. *rotundifrons* Brehm, 1933 в современных сводках синонимизируется с *S. serrulatus* (Šrámek-Hušek et. al, 1962; Flössner, 1972). Этот варьетет, описанный из Гао (Нигер) (Brehm, 1933), по мнению Брема, отличается от типичного *S. serrulatus* несколько закругленной головой и меньшим размером задне-верхнего выступа створок. Типовой материал утерян (Смирнов Н.Н., личное сообщение). Изученные нами серии из Нигера отличаются от *S. serrulatus* из Европы не сильнее, чем другие популяции между собой (рис. 59, Б, Е).

S. capensis Sars, 1895 описан из окрестностей г. Книсна (ЮАР). Сарс (Sars, 1895) отмечает, что этот вид близок к европейскому *S. serrulatus*, но отличается от последнего формой головы и отсутствием шипиков на заднем краю створок ниже выступа. Из рис. 59, В и рис. 58, В 6 видно, что высота головы у особей из типовой серии *S. capensis* не отличается от высоты головы у особей из европейских популяций; шипики на заднем краю створок имеются, но у некоторых экземпляров они скрыты полупрозрачной пленкой, подобно тому, как это бывает у *S. serrulatus* из Европы. Поэтому мы присоединяемся к мнению Фрайера (Fryer, 1957) о синонимии *S. capensis* и *S. serrulatus*.

S. americanus Birge, 1878 описан из Северной Америки. Данные о типовом местонахождении и типовой серии отсутствуют. Пер-

вописание (Birge, 1878) не оставляет сомнений в том, что вид близок к *S. serrulatus*. По мнению автора, он отличается от последнего ромбической формой глазка и тем, что вооружение постабдоменального коготка состоит из шпиков. По-видимому, это недоразумение, так как эти признаки свойственны и типичному *S. serrulatus*.

S. serrulatus var. *armata* Brehm, 1956 описан из Венесуэллы и, по мнению автора (Brehm, 1956), отличается от типичной формы наличием на антеннулах ребер покрытых зубчиками. Этот признак не может служить отличием, так как такие же ребра имеются у *S. serrulatus*. Мы присоединяемся к мнению Флесснера (Flössner, 1972) и Негря (Negrea, 1983) о синонимии *S. serrulatus* var. *armata* и *S. serrulatus*. Иллюстрация, сопровождающая описание Брема (Brehm, 1956), подписана: "*S. serrulatus* var. *barbata*". Очевидно, это следствие какого-то недоразумения и последнее название не следует учитывать.

S. inflatus Vavra, 1900 описан из Вальдивии (Перу) (Vavra, 1900). Дадай (Daday, 1905), синонимизирует это название с *S. carensis* на основании того, что находил в Парагвае особей с промежуточными признаками. Майкл и Шарма (Michael, Sharma, 1988) синонимизируют *S. inflatus* с *S. serrulatus*. Местонахождение типовой серии неизвестно. Прекрасное, иллюстрированное первописание (Vavra, 1900) не оставляет сомнений в том, что *S. inflatus* - младший синоним *S. serrulatus*. Автор не указывает отличий от последнего вида. Он пишет, что его вид отличается от *S. carensis* формой головы, мелким глазком и "общей формой тела". Форма головы и створок подвержены негеографической межпопуляционной изменчивости (рис. 59), а размер глазка сильно

варьирует даже в пределах популяции. Следовательно, нет оснований считать *S. inflatus* отдельным таксоном.

S. kerhervei Bergamin, 1939 и *S. aguabrankai* Bergamin, 1939, описанные из Сан-Паулу (Бразилия), не упоминаются в современной литературе. Сведений о типовой серии нет. Оба описания сделаны по ювенильным особям с шипиками на голове, рядом зубчиков вдоль постабдоменального коготка (Bergamin, 1939) и не содержат указаний на отличия этих форм от *S. serrulatus*. Наши материалы из Сан-Паулу не отличаются от *S. serrulatus* по промерам (рис. 59, В, Ж). Таким образом, *S. kerhervei* и *S. aguabrankai* - синонимы *S. serrulatus*.

S. serrulatus var. *productifrons* Stingelin, 1904 описан с Суматры. Типовой материал утерян (Frenzel, 1987). В современных сводках (Šrámek-Hušek et al., 1962; Negrea, 1983) это название синонимизируется с *S. serrulatus*. По мнению Штингелина (Stingelin, 1904), данный варьетет отличается от типичного, а также от *S. inflatus* и *S. americanus* сосочкообразно удлиненной головой и большим количеством зубчиков на ее вершине. Оба признака подвержены индивидуальной внутрипопуляционной изменчивости и не могут служить для выделения таксона.

S. serrulatus var. *mixtus* Grochmalicki, 1915, описанный с Явы, отличается от типичного более высокой головой, большим размером глаза и ланцетной формой глазка (Grochmalicki, 1915). Изменчивость этих признаков не носит географического характера, следовательно, *S. serrulatus* var. *mixtus* нельзя считать подвидом. Кроме того, его название - первичный младший омоним *S. mixtus* Sars, 1903.

S. serrulatus var. *pelagicus* Brehm, 1959 описан из пелаги-

али небольшого озера на Новой Гвинее (Brehm, 1959). Типовой материал, состоявший из ювенильных партеногенетических самок, по-видимому, утерян, как и многие материалы Брема (Смирнов Н.Н., устное сообщение). Автор не указывает каких-либо отличий *S. serrulatus* var. *pelagicus* от типичного *S. serrulatus* помимо формы головы, признака, подверженного межпопуляционной изменчивости.

"*S. serrulatus* var. *spinosulus* Stingelin 1904", упомянутый Флёсснером (Flössner, 1972) в качестве синонима *S. serrulatus* не существует. Описанный Штингелином (Stingelin, 1904) варьетет *S. vetulus* var. *spinosulus* по всем признакам относится к подроду *Simocephalus* s. str.

S. semiserratus Sars, 1901

S. semiserratus Sars, 1901; *S. capensis* (*S. semiserratus* Sars, 1901): Daday, 1905; *S. serrulatus* (*S. semiserratus* Sars, 1901): Kanduru, 1981; Michael, Sharma, 1988.

Типовой материал (рис. 61). Лектотип (обозначается здесь): Бразилия, Сан Паулу, Итатиба: ♀ ad. на препарате (ЗМО, N F 9176). Паралектотипы (этикетка та же): 9 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv. на препаратах (там же, N F 9176, F 9177). Паралектотипы: Аргентина: 15 ♀♀ ad., 10 ♀♀ juv., 6 ♂♂, ♂ зафиксированные в этиловом спирте (там же, N F 18438); 27 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv., 3 ♂♂ зафиксированные в этиловом спирте (БМ, N 1901. 12. 12. 251-261).

Прочие материалы отсутствуют.

Диагноз. (рис. 60). Задне-верхний выступ створок у партеногенетических самок мелкий, отделен от остальной части кара-

пакса мелкими выемками. Длина выступа меньше диаметра окружности, вписанной в его контур (рис. 60, А). Зубчики покрывают менее $1/3$ дорсального края карапакса и менее $1/2$ заднего, на вентральном крае отсутствуют. Мы не имели возможности изучить торакальные конечности ракообразных этого вида, так как препаровка привела бы к повреждению типового материала. По строению карапакса, головы и постабдомена самцы и эфиппидальные самки *S. serrulatus* и *S. semiserratus* не различаются.

Изменчивость. Возрастные изменения у *S. semiserratus* такие же, как у предыдущего вида. Форма глазка варьирует в пределах популяции от круглой до эллиптической и ромбической. Варьирует размер глаза. Высота головы, размер и пропорции задне-верхнего выступа створок также изменчивы. Однако по двум парам независимых метрических признаков (относительный диаметр выступа/ относительная ширина выступа и относительная высота головы/ относительная длина выступа) между *S. serrulatus* и *S. semiserratus* существует морфологический разрыв (рис. 59, В, Г, Ж, З).

Географическое распространение (рис. 61). Аргентина, Бразилия (район Сан-Паулу).

Замечания. Дадай (Daday, 1905) считает *S. semiserratus* и *S. capensis* одним видом. Кандуру (Kanduru, 1981) и Мишель и Шарма (Michael, Sharma, 1988) синонимизируют *S. semiserratus* с *S. serrulatus*. Сарс (Sars, 1901) пишет, что этот вид отличается от *S. serrulatus* формой головы, мелким размером задне-верхнего выступа створок, а также тем, что зубчики заднего края покрывают его не полностью, а имеются лишь в части примыкающей к названному выступу. По нашему мнению, *S. semiserratus* - самостоятельный вид. (См. обоснование системы подрода).

4.5. Simocephalus (Aquipiculus) subgen. n.

Этимология. Название подрода образовано от латинских слов "aqua" - "вода" и "picus"- "дятел". Сходство с дятлом представителям данного подрода придает длинный рострум - "клюв". Во избежание омонимии, уникальность названия проверена по "Nomenclator zoologicus" (Neave, 1939-1976).

Типовой вид. *Simocephalus latirostris* Stingelin, 1906.

Диагноз. Особи обоего пола (рис. 62-66). Передняя часть головы закругленная, без зубчиков. Головной щит с выемкой или уплощением в середине. Антеннулы прикрепляются у основания рострума, они длиннее чем у остальных видов и не несут на внутренней стороне ни ребер, ни зубчиков (рис. 4, К). Эстетаски короче основания антеннул. Рострум длиннее, чем у других видов (рис. 62, Д, Е, 65, Е). Ретикуляция основной части створок в виде косых, местами пересекающихся длинный ячеек. В непосредственной близости от задне-верхнего выступа створок эти ячейки становятся более короткими. Анальная выемка широкая, спрямленная в середине (рис. 63 (5, 6), 65, В, 66 (3, 9)). Проксимальная часть (2/3) анальной выемки лишены зубцов. Внутренняя и внешняя сторона постабдоменальных коготков несут по ряду одинаковых тонких сетул (рис. 63 (8, 9)). Щетинки на внутренней стороне заднего края створок очень тонкие.

Самка (рис. 62-66). Длина половозрелой партеногенетической самки 1-2мм, эфиппидальной самки: 1-1,7мм. Глазок короткий, либо слегка удлинённый, но всегда короче, чем у *S. vetulus*. Общий план строения торакальных конечностей такой же, как у других

видов рода (рис. 64, Б-Д, 65, В). Щетинка второго выступа эндита второй торакальной конечности составляет 0,6-0,7, а щетинка третьего выступа 1,4-1,6 от длины базального членика оперенной щетинки первого выступа (рис. 65, В). Супраанальный выступ постабдомена вытянутый (рис. 65, В, 63 (6), 66 (7)). Анальных зубцов 5-9. Задне-верхний угол створок у партеногенетических самок с крупным, более или менее заостренным выступом, отделенным от дорсальной части выводковой камеры широкой выемкой; имеется дорсальный киль, заметный в передней трансверсальной проекции. Дистальный угол эфиппиума несет выступ, ретикуляция эфиппиума в виде бугорков (рис. 62, В, 64, Е, 6, Г).

Самец (рис. 62, Г, 66, И). Длина 0,6-0,9мм. Спермадукт открывается в основании супраанального выступа (рис. 63 (5)) или в середине анальной выемки (рис. 66 (9)). Анальных зубцов 5-7. Задне-верхний угол створок несет выступ.

4.5.1. Обоснование системы подрода

Все виды подрода аллопатричны и хорошо различаются между собой на качественном уровне, поэтому мы не применяли статистических методик различения.

4.5.2. Ревизия видов

S. latirostris Stingelin, 1906

S. latirostris Stingelin, 1906: 187; Brandorff et al., 1982: 92.

Голотип. Парагвай, Риахо Negro 3. 1894. сб. Карл Тернетз: ♀ ad., в плохом состоянии находится в коллекции Т. Штингелина (T. Stingelin) в ЗМОЛ, N III/24.

Прочие материалы (рис. 67). Аргентина, Санта-Фе, 23. 5. 1981: 16 ♀♀ ad., более 50 ♀♀ juv., 31 ♂♂, 8 ♂♂. Бразилия, Рио Negro, 14.9.1979: ♀ ad.

Диагноз. Особи обоего пола (рис. 62, 63). Рострум очень V длинный (рис. 62, Д, Е). Отношение его длины к длине тела у ♀♀: 6.4-9.1% (в среднем 7.6%), у ♂♂: 6.3-10% (в среднем 8,1%), у оо: 5.4-7.7% (в среднем 6.7%). Боковые края рострума отогнуты вверх таким образом, что оказываются выше центральной части. Антеннулы длинные. Эстетаски более чем в два раза короче основания антеннул. Выемка в середине головного щита глубокая.

Самка (рис. 62, А-В). Длина ♀♀: 1.00-1.84мм. (в среднем 1.27мм.), ♂♂: 0,99-1,66мм. (в среднем 1,15мм.). Отношение ширины тела к длине у ♀♀ ad.: 65-74% (в среднем 70%). Отношение длины эфиппиума к длине тела у ♂♂: 47-67% (в среднем 59%) (рис. 62, А). Выступ задне-верхнего угла створок ♀♀ ad. заострен на конце. Зубчики на карапаксе очень мелкие и малочисленные, имеются лишь на выступе задне-верхнего угла. Боковых выступов на створках нет. Анальных зубцов, у ♀♀: 5-9 (рис. 63 (6)), у ♂♂: 6-8 (в обоих случаях чаще всего 7), их величина равномерно убывает в проксимальном направлении, пятый зубец менее чем в 2 раза короче четвертого.

Самец ранее не был известен. (рис. 62, Г). Длина: 0,62-0,85мм. (в среднем 0,77мм.). Спермадукт открывается у основания супраанального выступа (рис. 63 (5)).

Изменчивость. По имеющемуся у нас материалу не удастся вы-

явить какой-либо географической изменчивости данного вида.

Пределы индивидуальной изменчивости диагностических признаков приведены выше. На заднем, дорсальном крае головы, в области головных пор часто имеется выступ. У 72% ♀♀, 96% ♂♂ и 86% ♂♂ он крупный, у 21% ♀♀ он мелкий, у 7% ♀♀, 4% ♂♂ и 14% ♂♂ - отсутствует. Аналогичный выступ встречается и у других видов рода. Не исключено, что этот признак подвержен сезонной изменчивости.

Возрастную изменчивость мы имели возможность наблюдать только у самок. У ювенильных самок все признаки вида проявляются менее четко. Вдавление в середине головного щита не глубокое. Анальных зубцов меньше (у самых молодых особей их 4). Глазок у новорожденных круглый, с возрастом постепенно удлиняется. Выступ задне-верхнего угла створок у молодежи менее заострен, выдвуховая камера не вздута, абдоменальные выросты меньше.

Географическое распространение (рис. 67). Тропики и субтропики Южной Америки, Центральная Америка.

Замечания. Многие авторы отмечали *S. latirostris* в Австралии, Юго-Восточной Азии и Африке. Джонсон (Johnson, 1963) считает этот вид пантропическим. Судя по описаниям и рисункам, они ошибочно принимали за *S. latirostris* другой вид, ниже впервые описываемый в качестве самостоятельного.

Дюмон (Dumont, 1983) предполагает, что *Simocephalus iheringi* Richard 1897 описанный из Бразилии является младшим синонимом *S. latirostris*. Эти виды сходны по общей форме тела. Задне-верхний угол створок у них образует заостренный выступ, напоминающий спину *Daphnia*. Однако судя по первоописанию (Richard, 1897) и изученному мной материалу, у *S. iheringi* в осно-

вании коготка имеется гребешок зубчиков, рострум короткий, строение эндита второй торакальной конечности такое же как у *S. exspinosus*. *S. iheringi* - младший синоним *S. daphnoides*. Он четко отличается от *S. latirostris*.

S. mesorostris sp. n.

S. latirostris: Fryer, 1957: 225; Biswas, 1971: 115; Dumont, Van de Velde, 1977: 81; Mamaril, Fernando, 1978: 134; Kanduru, 1981: 65; Rajapaksa, 1981: 98; Hossain, 1982: 112; Dumont, 1983: 103; Michael, Sharma, 1988: 80.

ЭТИМОЛОГИЯ. Вид назван *S. mesorostris*, так как у него рострум средней величины: короче чем у *S. latirostris* и *S. lusaticus*, но длиннее, чем у остальных представителей рода.

Типовой материал (рис. 67). Голотип: Филиппины, о. Лусон, пруд рядом с химическим заводом, 1.1976: ♀ ad. (БМ). Паратипы: Филиппины (то же местонахождение, что у голотипа): 15 00 juv, 1 ♀. Лусон, пруд рядом с Манилой, 1975: ♀ ad., ♀ juv. Индонезия, Восток о. Калимантан, Тенгааронг, около Самаринда, рыбный пруд, 15.7.1977: 2 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv. Малайзия, Кедах, Баки Безар, пруд, 31.12.1973: 2 ♀♀ ad. Новая Гвинея, провинция Восточный Сепик, 144°124'E, 4°02'S, низовья р. Сепик, оз. Мугиран, среди растительности (*Eichornia*), 14.5.1992, сб. Л. де Местер: 7 ♀♀ ad., 7 ♀♀ juv. Австралия, Новый Южный Уэльс, Лалонг Лагун, 8.5.1966: ♀ ad., 4 ♀♀ juv. Квинсленд около Арамака, около оз. Дунн, 17.7.1974, сб. С.: ♀ ad. Вьетнам (сб. Бритаев Т.А.): Нячанг, рисовая чека, 8.12.1985: 5 ♀♀ ad., 2 ♀♀ juv. Нячанг, пруд у нефтебазы, заросли у берега, 20.11.1985: ♀ juv. Шри-Ланка,

Кекирава, пруд, 16.12.1974: ♀ ad., 3 ♀♀ juv. Кеббитиголава, пруд, 19.12.1970: 2 ♀♀ juv. Чандрика Уеуа, 7.7.1970: 2 ♀♀ juv. Нилунвиллу Мильпату (Виллус), 10.4.1973: 2 ♀♀ ad., 6 ♀♀ juv. Индия, Мадурай, временные пруды, сб. Д.: ♀ ad.

Прочие материалы (рис. 67). Судан, Белый Нил: (сб. Мон.) Кости, 28.11.1963: 10 ♀♀ ad. Там же, заросли *Eichornia* sp., 12.11.1963: ♀ ad. Там же, заросли *Nymphaea* sp., 25.11.1963: 2 ♀♀ ad. Там же, заросли, 27.11.1963: 3 ♀♀ ad. Напротив Эль-Ду-Эйма, 14.11.1963, 19.11.1963: 4 ♀♀ ad., 8 ♀♀ juv. У Бер-бера, 11.12.1963: 12 ♀♀ ad., 7 ♀♀ juv. р. Собат, 2.5.1964, 26.12.1963: 16 ♀♀ ad., 17 ♀♀ juv. Правый берег Нила выше Алиа-ба, 26.5.1964: ♀ ad. Нил выше устья Эль-Газаль, 14.21.1964: 7 ♀♀ ad., 5 ♀♀ juv. Судан, Белый Нил, без более подробной географической этикетки, кромка зарослей *Phragmites*, 27.1.1964: ♀ ad. Там же, заросли *Cyperus*, 28.1.1964: 2 ♀♀ ad. Там же, без указания биотопа, 10.12.1963, 26.7.1963, 11.12.1963: 20 ♀♀ ad., 11 ♀♀ juv.

Диагноз. Самка (рис. 64, 65): Длина: 1.22-1.94мм (в среднем 1.44мм). Отношение ширины тела к длине: 59-75% (в среднем 68%). Рострум короче, чем у предыдущего вида (рис. 65, E). Отношение его длины к длине тела: 3.3-5.7% (в среднем 4.7%). Боковые края рострума ниже центральной части. Антеннулы короче, чем у *S. latirostris*. эстетаски менее чем в два раза короче основания антеннул. Выемка в середине головного щита неглубокая или вместо нее уплощение. Выступ задне-верхнего угла створок закруглен на конце. Зубчики на карапаксе средней величины, имеются как на выступе задне-верхнего угла, так и на дорсальном крае выводковой камеры. Боковых выступов на створках нет.

Анальных зубцов 5-8 (чаще всего 6), из них 4 дистальных крупные, остальные мелкие, пятый зубец более чем в 2 раза короче четвертого (рис. 65, В).

Самец неизвестен.

Изменчивость. У особей *S. mesorostris* из Африки рострум длиннее, чем у особей из Юго-Восточной Азии и Австралии (рис. 65, Г). Отношение длины рострума к длине тела у них составляет соответственно 0,033-0,057 (в среднем 0,047) и 0,052-0,073 (в среднем 0,061).

Пределы индивидуальной изменчивости диагностических признаков ♀♀ ad. приведены в диагнозе. Кроме того, у *S. mesorostris*, как и у предыдущего вида, часто имеется выступ в "затылочной" части. У 65% особей из Австралии и Юго-Восточной Азии и 22% африканских особей он крупный, у 6% и 47%, соответственно, мелкий, у 29% и 31% отсутствует. Длина глазка также варьирует: от почти круглого до удлиненого, но он никогда не достигает такой длины как у *S. vetulus*. Голова бывает более или менее высокая, глубина выемки на голове различная, рострум направлен вентрально или несколько вздернут.

Возрастная изменчивость такая же как у *S. latirostris*. Изменения контура тела с возрастом показаны на рис. 65, А.

Географическое распространение (рис. 67). Тропики Юго-Восточной Азии, Австралии, Африки.

Замечания. Особей из Африки мы не включили в типовую серию из-за того, что они достоверно отличаются от прочих длиной рострума. Однако мы не считаем, что африканские *S. mesorostris* принадлежат к отдельному подвиду, так как по данному признаку имеется значительное перекрытие (более 25%), а других досто-

верных отличий не обнаружено.

S. lusaticus Herr, 1917

S. lusaticus Herr, 1917: 58; Behning, 1923: 5; Behning, 1925: 526; Šrámek-Hušek et al., 1962: 259; Flössner, 1972: 182; Kaminski, 1975: 89. *S. vetulus* (part): Ferianc, Zmoray: 19.

Типовой материал. Синтипы: Восточная Европа, Силезия, пруды около р. Верда 27. 7. 1913 (12 экземпляров), 5. 9. 1913 (3 экземпляра), "ложные" пруды 10. 8. 1913 (6 экземпляров). Место хранения синтипов неизвестно. Есть вероятность, что они утеряны. В первоначальной публикации автор вида не указал, в какой музей они помещены. Нам не удалось ни найти их, ни достоверно выяснить, что они утеряны.

Материал. отсутствует.

Диагноз. Особи обоего пола (рис. 66): Рострум короче, чем у *S. latirostris*, его боковые края ниже центральной части. Антеннулы длинные. эстетаски более чем в два раза короче основания антеннул (рис. 66 (8)). Выемка в середине головного щита неглубокая.

Самка (рис. 66 (1-3, 5, 6, 10, 11)): Длина : 1,5-3мм. Выступ задне-верхнего угла створок @ ad. заострен или несколько закруглен на конце. Зубчики на карапаксе очень мелкие и мало- численные, имеются лишь на выступе задне-верхнего угла. Имеется по 3-8 выступов на створках (рис. 66 (2, 6, 11)). Анальных зубцов 7-10, пятый зубец менее чем в 2 раза короче четвертого (рис. 66 (9)).

Самец (рис. 66 (4)): Длина: около 1мм. Спермадукт открыва-

ется в анальную выемку.

Изменчивость неизвестна.

Географическое распространение (рис. 67) Восточная Европа: Силезия, Чехия, Словакия, Польша, Поволжье. Мануйлова (1964) указывает, что данный вид обитает на Кавказе. Очевидно, это недоразумение, так как она при этом ссылается на работу, где подобной информации нет.

Замечания. К сожалению, мы не располагаем материалом по этому виду. Судя по имеющимся описаниям (Behning, 1925; Šrámek-Hušek et al., 1962; Flössner, 1972), *S. lusaticus* обладает множеством признаков, сближающих его с *S. latirostris* и *S. meso-rostris* и отличающих от всех прочих видов *Simocerphalus*. Главным отличием *S. lusaticus* от других видов подрода является наличие боковых выступов на створках.

4.6. Nomina dubia

S. aegyptiacus (Fischer, 1860) был описан из окрестностей Александрии (Египет). Сведений о типовом материале нет. Первоописание (Fischer, 1860) довольно подробное, позволяет отнести форму, описанную Фишером к подроду *Simocerphalus* s.str., однако не содержит признаков существенных для различения видов в этом подроде. Иллюстрация также не проясняет систематическое положение формы. Определенно только, что это не *S. vetulus*, как полагают некоторые авторы (Richard, 1894, Šrámek-Hušek et al., 1962), так как у *S. aegyptiacus* большой выступ задне-верхнего угла створок. Бенинг (1941) считает *S. aegyptiacus* синонимом *S. elizabethae*. Это также маловероятно, так как последний вид име-

ет характерную форму головы, отличающую его от всех симоцефалюсов, в том числе африканских.

S. vetulus var. *spinosulus* Stingelin, 1904 был описан с Гавайских островов. Штингелин отмечает, что эта форма отличается от *S. vetulus vetulus* большим выступом на задне-верхнем углу створок. Описание не снабжено иллюстрацией. Типовой материал утерян (Frenzel, 1937). Некоторые авторы считают *S. vetulus* var. *spinosulus* синонимом *S. vetulus vetulus* (Flössner, 1972; Frenzel, 1937). Мы не можем сказать что-либо определенное по поводу статуса этой формы. Это может оказаться *S. mixtus* или *S. vetuloides*, проникшие из Азии, *S. elizabethae* или *S. gibbosus* из Австралии. Для решения этого вопроса необходим материал с Гавайских островов.

S. casicus Moniez, 1889 был описан из оз. Титикака (Moniez, 1889). Сведений о типовом материале нет. Из описания следует, что вид относится к номенативному подроду. Мы не можем с уверенностью определить, является ли *S. casicus* самостоятельным видом или это синоним. ✓

S. serrulatus var. *nudifrons* Delachaux, 1918 описан из Анд (Перу), из озера на высоте 5140 м. над уровнем моря (Delachaux, 1918). Автор ничего не пишет о типовой серии. Первоописание не сопровождается иллюстрацией и содержит единственный признак: отсутствие шипиков на голове у всех исследованных экземпляров. В имеющемся у нас обширном материале по *S. serrulatus*, в том числе и в материале из Южной Америки, не было ни одной особи без таких шипиков. Таким образом, статус формы остался нам совершенно неясен, а точка зрения некоторых авторов о синонимии *S. serrulatus* var. *nudifrons* и *S. serrulatus* (Šrámek-Hušek et.

al, 1962; Flössner, 1972) представляется недостаточно обоснованной.

S. postidelivis Lai, Li, 1987 описан по эфиппиумам из эоценовых отложений в Китае. Эфиппиумы, судя по фотографиям (Lai, Li, 1987), не отличаются от современных. Вид и даже подрод определить невозможно.

4.7. Виды ошибочно относимые к роду *Simocerphalus*

2 вида, относимые к роду *Simocerphalus* принадлежат на самом деле к роду *Daphnia*, что можно с уверенностью заключить из их первоописаний (Studer, 1878; Brady, 1918). Это *S. gelidus* Brady = *Daphnia gelida* Brady **comb. n.** и *S. intermedius* Studer = *D. intermedia* Studer **comb. n.**

4.8. Ключ для определения подродов и видов *Simocerphalus*

1. Особи обоего пола: Постабдоминальные коготки несут на внешней стороне дорсального (вогнутого) края ряд зубчиков в проксимальной (рис. 21. В, Г), либо в дистальной части (рис. 21, Б).....3
- Особи обоего пола: Коготки лишены зубчиков, равномерно покрыты тонкими сетулами (рис. 21, А).....2
2. Самка: Глазок удлинённый (рис. 47, Ж), реже короткий (*S. punctatus*) (рис. 49); задне-верхний угол створок без выс-

- тупа, либо со сравнительно небольшим округлым выступом (рис. 48). Самец: спермадукт открывается на вершине супраанального угла (рис. 47, Б) *Simocerphalus s.str* Schödler, 1858.....15
- Самка: Глазок короткий (рис. 62); задне-верхний угол створок с большим заостренным выступом. Самец: спермадукт открывается в анальную выемку (рис. 63 (5)).....
.....*S. (Aquipiculus)* **subgen. n.**.....11
3. Особи обоего пола: Внешняя сторона постабдоменальных коготков несет у основания ряд тонких сетул и ряд зубчиков в дистальной части (рис. 21, Б, 56, Б); внутренняя сторона несет ряд зубчиков по всей длине (рис. 56, В), передняя часть головы образует угол, покрыта зубчиками (рис. 58, Е, Ж).....*S. (Coronocerphalus)* **subgen. n.**.....14
- Внешняя сторона постабдоменальных коготков несет у основания ряд зубчиков и ряд тонких сетул в дистальной части (рис. 21, В, Г, 54, А-Е). Внутренняя сторона несет ряд тонких сетул по всей длине (рис. 54, Е-Ж). Передняя часть головы закругленная, если заостренная, то супраанальных выступов два.....*S. (Echinocaudus)* **subgen n.**.....4
4. Партеногенетическая самка: передняя часть головы заостренная (рис. 53), супраанальных выступов 2 (рис. 54, И).....
.....группа *S. (acutirostratus)*.....8

- Партеногенетическая самка: передняя часть головы закругленная (рис. 52), супраанальный выступ 1 (рис. 54, 3, К-М)5

5. Партеногенетическая самка: вентральный край головы ~~очень~~ выпуклый (рис. 52, В); зубчики в проксимальной части дорсальной стороны постабдоменального коготка редкие (рис. 54, А).....S. obtusatus (Thomson, 1878) ✓

- Партеногенетическая самка: вентральный край головы не ~~очень~~ выпуклый; зубчики в проксимальной части дорсальной стороны постабдоменального коготка частые (рис. 54, В-Е).6 ✓

6. Партеногенетическая самка: Задне-верхний угол створок с заостренным выступом (рис. 52, В)..... S. daphnoides Herrick, 1883

- Партеногенетическая самка: Задне-верхний угол створок без выступа (рис. 52, А, В) или с закругленным выступом (рис. 51, А).....7

7. Высота постабдомена равна его длине (рис. 54, 3); супраанальный выступ низкий; гребень в основании коготка состоит из 8-12 крупных зубчиков (рис. 54, Г, 21, В)..... S. exspinosus (DeGeer, 1878)

- Высота постабдомена вдвое меньше его длины (рис. 54, К); супраанальный выступ высокий; гребень в основании коготка

- состоит из 20-25 крупных зубчиков (рис. 54, Д, 21, Г)...
-*S. congener* (Koch, 1841)
8. Очертание тела округлое. Задне-верхний угол створок не образует выступа, не ограничен сверху и снизу выемками. Диаметр вписанной в него окружности очень велик (рис. 53, Б, Г).....9
- Очертание тела продолговатое. Задне-верхний угол створок образует выступ ограниченный сверху и снизу выемками. Диаметр вписанной в него окружности средний или маленький (рис. 53, А, В, Д).....10
9. Супраанальные выступы постабдомена и выемки мелкие. Выступ переднего края головы ограничен сверху и снизу выемками (рис. 53, Б).....*S. victoriensis* Dumont, 1983
- Супраанальные выступы постабдомена и выемки крупные. Выступ переднего края головы не ограничен сверху и снизу выемками (рис. 53, Г).....*S. nonprojectus* sp.n.
10. Выемки под и над задне-верхним выступом створок узкие, глубокие. Диаметр окружности, вписанной в него мал (рис. 53, Д).....*S. rostratus* Herrick, 1884
- Выемки под и над задне-верхним выступом створок широкие. Диаметр окружности, вписанной в него средний (рис. 53, А, В).....11

11. Выемки под и над задне-верхним выступом створок глубокие. Проксимальный выступ постабдомена в виде острого угла (реже округлый) (рис. 53, В).....*S. brehmi* Gauthier, 1939
- Выемки под и над задне-верхним выступом створок мелкие. Проксимальный выступ постабдомена округлый (рис. 53, А).....
.....*S. acutirostratus* (King, 1853)
12. Особи обоего пола: на створках имеется по 3-8 боковых выступов (рис. 66 (2, 6, 11)).....*S. lusaticus* Herr, 1917
- Особи обоего пола: боковые выступы на створках отсутствуют.....13
13. Партеногенетические самки: рострум длинный, его боковые края выше центральной части (рис. 62, Д). Выступ задне-верхнего угла створок заострен (рис. 62, А); пятый анальный зубец менее чем в 2 раза короче четвертого (рис. 63 (6)).....*S. latirostris* Stingelin, 1906
- Партеногенетические самки: рострум короче, его боковые края ниже центральной части (рис. 65, Е). Выступ задне-верхнего угла створок закруглен (рис. 64, А). Пятый анальный зубец более чем в 2 раза короче четвертого (рис. 65, В).....*S. mesorostris* **sp. n.**
14. Партеногенетическая самка (рис. 60, А): задне-верхний выс-

туп створок мелкий, отделен от остальной части карапакса мелкими выемками; длина выступа меньше диаметра окружности, вписанной в его контур; зубчики покрывают менее 1/3 дорсального края карапакса и менее 1/2 заднего, на вентральном крае отсутствуют.....*S. semiserratus* Sars, 1901

- Партеногенетическая самка (рис. 56, А): задне-верхний выступ створок у партеногенетических самок крупный, отделен от остальной части карапакса глубокими выемками; длина выступа превышает диаметр окружности, вписанной в его контур; зубчики покрывают более 1/3 дорсального края карапакса, весь задний и весь вентральный край.....
.....*S. serrulatus* (Koch, 1841)

- 15. Задне-верхний выступ створок короткий, узкий у основания (рис. 45, Б), либо отсутствует (рис. 49). Выводковая камера низкая. Выемки под и над выступом мелкие, неширокие, либо отсутствуют.....16

- Задне-верхний выступ створок длинный или средний, широкий у основания, Выводковая камера высокая. Выемки под и над выступом глубокие и широкие (рис. 48).....17

- 16. Задне-верхний выступ створок имеется, отделен сверху и снизу выемками. Глазок длинный (рис. 45, Б).....
.....*S. vetulus* (O.F. Müller, 1776)

- Задне-верхний выступ створок отсутствует, задне-верхний

угол не отделен сверху и снизу выемками. Глазок короткий (рис. 49).....*S. punctatus* **sp. n.**

17. Выемка на вентральном крае головы около рострума глубокая, так что рострум отчетливо отделен от вентрального края головы (рис. 48, А, Б).....18

- Выемка на вентральном крае головы около рострума ~~очень~~ мелкая, иногда ~~ее нет совсем~~, так что рострум не отделен от вентрального края головы (рис. 48, В, Г).....19

18. Задне-верхний выступ створок средней длины, с большим диаметром. Диаметр выступа больше его длины. Выводковая камера выдается назад (рис. 48, А).....*S. mixtus* Sars, 1903

- Задне-верхний выступ створок длинный, с маленьким диаметром. Диаметр выступа меньше его длины. Выводковая камера не выдается назад (рис. 48, Б)....*S. vetuloides* Sars, 1898

19. Выводковая камера сильно выдается назад. Вентральный край головы всегда с крупным выступом (рис. 48, В).....
.....*S. gibbosus* Sars, 1896

- Выводковая камера не выдается назад. Вентральный край головы с выемкой непосредственно под глазом, далее прямой (рис. 48, Г).....*S. elizabethae* (King, 1853)

4.9. Проблема различения видов у ветвистоусых

Базисом подавляющего большинства работ по систематике до сих пор остается типологическая концепция вида (Frey, 1982). В основе нее исходно лежало представление о том, что у каждого вида имеется некий изначально и неизменно существующий образец - тип. Морфология же каждого конкретного экземпляра представляет собой тип "искаженный жизнью особи" (Линней, 1989). Систематики линнеевского и постлиннеевского времени считали своей задачей различать животных, несущих в себе разные типы. Основной методологией того периода было исследование единичных экземпляров, так как каждый из них заключал по мнению натуралистов идею вида. Изменчивость при этом не учитывалась, считалась "шумом", отклонением от "типичной формы". Конечно, философский базис типологии безнадежно устарел и ни один современный зоолог не признает себя типологом. Однако методика осталась прежней.

В современных работах высказывается мысль, что традиционные представления о виде и методы исследования исчерпали себя (Frey, 1982). К аналогичным выводам пришли и мы на основе ревизии рода *Simoserphalus*. Исследуя единичные экземпляры авторы не могут отличить диагностических различий от изменчивости. Изучение единичных популяций также зачастую не дает удовлетворительных выводов. Дело в том, что у ветвистоусых благодаря партеногенезу резко выражен эффект основателя. Вся популяция порой происходит от единственного предка и практически копирует его. Индивидуальные отклонения предка многократно воспроизведенные в его потомстве систематик легко может принять за диагностические признаки.

Таким образом, надо сравнивать несколько популяций каждого вида. Понятно, что проанализировать такой большой объем материала на качественном уровне бывает просто невозможно, так как не удается одновременно представлять себе строение сотен особей и сравнивать их.

Мы предложили количественные методы обработки морфологических данных. Впервые для ветвистоусых применен метод диаграмм рассеивания по парам независимых метрических признаков. Этот метод позволяет находить межвидовой хиатус в сложных случаях, когда по единственному признаку разрыва найти не удастся. Также впервые применен кластерный анализ, с успехом применяемый в других группах. Он дает возможность учитывать одновременно большое число различных промеров. Эти методы хорошо дополняют друг друга, так как они независимы. Первый основан только на крайних значениях признаков, а второй - только на средних. Одинаковые результаты, полученные обоими методами высоко достоверны.

С помощью этих методик нам удалось различить виды в двух наиболее запутанных подродах: *Simocephalus s. str.* и *S. (Corocephalus)*. Мы полагаем, что применение диаграмм рассеивания и кластерного анализа может оказаться целесообразным и при ревизии любых других групп животных.

Глава 5

Закономерности географического распространения

5.1. Размер ареалов

В результате проведенного исследования оказалось, что ареалы многих видов меньше, чем отмечалось ранее. *S. vetulus* считался космополитическим видом. Однако детальное сравнение популяций из различных регионов показало, что он распространен только в Европе и на севере Африки (рис. 50 (1)). В остальных регионах обитают близкие к нему, но достоверно отличающиеся виды. *S. vetuloides* отмечали в Восточной Сибири, Китае, Монголии, в ЮАР и даже в Южной Америке. Достоверной нам представляется лишь информация о распространении *S. vetuloides* в Восточной Сибири (рис. 50 (4)). Правильность идентификации этого вида в остальных местонахождениях вызывает сомнения. *S. elizabethae* по нашему мнению обитает только в Австралийской области (рис. 50 (5)), а указания на его нахождения на Цейлоне, в Китае, в Индии, в Нигере, в Непале и в Средней Азии ошибочны и связаны с тем, что этот вид смешивался с *S. mixtus*. *S. acutirostratus* отмечался прежде в Австралии, на Филиппинах, в Индии, на Шри-Ланка, в Китае, в оз. Танганьика, в Венесуэле. Достоверным можно считать лишь его нахождения в Австралийской области и Юго-Восточной Азии (рис. 55 (1)). Особи найденные в Африке и в Южной Америке, по-видимому, принадлежат к близким видам. *S. latirostris*, считавшийся ранее пантропическим видом (Johnson, 1963), на

не следует считать предлагаемые для названия
или использовать

самом деле, встречается только в Америке (рис. 67). А в Австралии, Юго-Восточной Азии и Африке обитает близкий к нему *S. mesorostris*.

Эти результаты согласуются с выводом Фрая (Frey, 1982) о том, что многие широко распространенные "виды" ветвистоусых (космополитические, пантропические и т. д.) на самом деле являются сборными таксонами, состоящими из нескольких видов с меньшими ареалами.

С другой стороны, ареалы многих видов все-таки очень велики, иногда даже больше, чем предполагалось ранее. В частности, *S. mixtus* распространен по всей Азии, на Востоке Европы, в Северной Африке, на Азорских островах, а также в Северной Америке, где ранее не отмечался (рис. 50 (2)). *S. serrulatus* распространен всесветно (рис. 61). Сравнение описанного с Юга Северной Америки *S. daphnoides* и южноамериканского *S. iheringi* показало, что это один вид, распространенный по всей Неотропической области (рис. 55 (6)).

Таким образом, представление о том, что все космополитические виды сборные в таком общем виде не верно и в каждом конкретном случае вопрос надо решать отдельно.

Интересным зоогеографическим открытием явилось нахождение представителей тропической группы *S. (acutirostratus)* (причем сразу двух ее представителей) в Неарктике (рис. 55, 7, 11). Как ни странно, симоцефалюсы этого континента наименее изучены, поэтому в будущем не исключено нахождение здесь новых для региона и даже для науки видов.

5.2. Зоогеографическое районирование

Разумеется, на основании изучения такого небольшого рода, как *Simocerphalus* (всего 20 видов) нельзя построить оригинальную схему зоогеографического районирования. Невозможно также и оценить, какая из предложенных ранее наиболее правильна. Мы лишь анализируем соответствие наших данных различным схемам.

Ареалы симоцефалюсов хорошо вписываются в классическую схему районирования суши, предложенную Склэтером в 1858г (Лопатин, 1989), в соответствии с которой выделяется 6 областей: Палеарктическая, Эфиопская, Сино-Индийская, Австралийская, Неарктическая и Неотропическая. Несмотря на большой размер ареалов, 16 видов из 20 являются эндемиками какой-либо из этих областей (см. табл. 4).

Вместе с тем, фауна Эфиопской, Сино-Индийской и Австралийской областей обнаруживает общность: *S. exspinosus*, *S. meso-rostris*, *S. mixtus* и *S. serrulatus* обитают во всех этих областях. Это согласуется со схемой Коровчинского (1982), который на основании изучения *Stenopoda* объединил эти 3 региона в Афро-Индо-Австралийскую область.

По схеме ^{СНМ}Коровчинского, Дальний Восток представляет собой особую подобласть Голарктики на равне с Палеарктикой и Неарктикой. Данные по географическому распространению симоцефалюсов согласуются с таким делением. На Дальнем Востоке имеется эндемичный вид *S. vetuloides*. Вместе с тем, *S. congener* там наоборот отсутствует, хотя встречается по всей остальной Палеарктике.

По схеме зоогеографического районирования континентальных

Таблица 4. Географическое распространение видов рода

Эндемики областей

Палеарктическая область	<i>S. vetulus</i>
	<i>S. lusaticus</i>
	<i>S. congener</i>
	<i>S. vetuloides</i>
<hr/>	
Эфиопская область	<i>S. brehmi</i>
<hr/>	
Австралийская область	<i>S. gibbosus</i>
	<i>S. elizabethae</i>
	<i>S. obtusatus</i>
	<i>S. acutirostratus</i>
	<i>S. victoriensis</i>
<hr/>	
Неарктическая область	<i>S. punctatus</i>
	<i>S. nonprojectus</i>
	<i>S. rostratus</i>
<hr/>	
Неотропическая область	<i>S. latirostris</i>
	<i>S. daphnoides</i>
	<i>S. semiserratus</i>

Виды с более широким распространением

Палеарктическая+Эфиопская+Сино-Индийская	<i>S. exspinosus</i>
<hr/>	
Эфиопская+Сино-Индийская+Австралийская	<i>S. mesorostris</i>
<hr/>	
Палеарктическая+Неарктическая+ Эфиопская+Сино-Индийская	<i>S. mixtus</i>
<hr/>	
Космополит	<i>S. serrularus</i>

водоемов, предложенной Старобогатовым (1970) помимо перечисленных 6 областей выделяется еще 3: Понто-Каспийская, Байкальская и Танганьикская. Первая из этих областей солоновато-водная и там симоцефалюсы не водятся. Материалов из оз. Танганьика у нас нет. А симоцефалюсы Байкала не отличаются от сибирских.

Фауна Новой Зеландии высоко эндемична. Этот архипелаг иногда считают отдельной областью (Лопатин, 1989). Наши данные согласуются с этой концепцией. На Новой Зеландии обитает эндемичный *S. obtusatus*.

5.3. Пути расселения

Основные возможные пути расселения ветвистоусых - это перенос стойких яиц водой, ветрами и птицами. Перенос эфиппиумов и даже самих рачков реками и паводковыми водами, вероятно, самый обычный способ, так как перемещающиеся массы воды наверняка несут с собой планктон. Доказана возможность переноса яиц на теле водоплавающих птиц (Vilcek, 1978) и в их кишечнике (Proctor, 1964; Proctor, Malone, 1965), где яйца и даже сами ракообразные могут в течение нескольких часов сохранять жизнеспособность (Proctor, Malone, De Vlaming, 1967). Перенос ветром, видимо, более редкий случай. Для его осуществления нужно маловероятное совпадение: чтобы эфиппиум оказался вне воды и ветер перенес бы его в другой водоем.

Как отмечал Бинзе (Benzie, 1987), все эти 3 способа расселения, по-видимому, могут иметь место лишь при распространении в пределах массивов суши. Ни один из них не объясняет, каким образом некоторые ветвистоусые, в частности симоцефалюсы (все

подроды, *S. serrulatus*, *S. exspinosus*, *S. mesorostris*, *S. mixtus*) преодолели океаны и сформировали всесветные и пантропические ареалы.

Перелеты птиц проходят над сушей, никогда не пересекая широкие океанические пространства (Лопатин, 1989). Гипотеза переноса стойких яиц высотными воздушными течениями, предложенная Мухамедиевым (1978) чисто умозрительная, так как эфиппиумы в верхних слоях атмосферы не обнаруживали.

Перенос ветвистоусых человеком с материка на материк возможен. Это, однако, не объясняет случаев широкого распространения подродов. Например, в Южной Америке живет *S. latirostris*, а в Афро-Индо-Австралийской области близкий к нему вид *S. mesorostris*. Расселение этого подрода, очевидно, произошло задолго до того, как на зоогеографию стал влиять антропогенный фактор.

Единственное возможное объяснение трансокеанических ареалов состоит в том, что некоторые роды, подроды и даже виды ветвистоусых, в частности симоцефалюсов, сформировались до расхождения современных материков, в рамках Гондваны (ранее чем 130 млн. лет назад), или даже еще раньше, в Пангее (ранее чем 200 млн. лет назад) (Ушаков, Ясаманов, 1984).

Это согласуется с современными представлениями о значительной древности родов *Daphniidae* (Benzie, 1987). Характерные эфиппиумы *Simocerphalus*., практически не отличающиеся от современных, найдены в раннемеловых отложениях в Австралии (Fryer, 1991) и в Монголии (Smirnov, 1992). По-видимому, без новых палеонтологических данных невозможно сказать, где находился центр видообразования симоцефалюсов, так как в настоящее время все континенты населены примерно одинаковым количеством видов.

Выводы

1. Изучена морфология самок 19 видов (95%) и самцов 9 видов (45%) (всего более 10 тыс. особей из 300 местонахождений, в том числе 15 типовых серий). Описаны неизвестные ранее самцы 4 видов. С помощью световой и электронной микроскопии выявлен ряд неизвестных ранее деталей строения створок, постабдомена, головы, торакальных конечностей. Уточнен ряд диагностических признаков, описывавшихся ранее неверно: строение ep III самок, длина дистальной щетинки базиподита антенн, характер поверхности антеннул и др.

2. Проведено сравнение морфологии *Simocerphalus* и других *Daphniidae*: Хвостовая игла *Daphnia* гомологична задне-верхнему выступу створок *Simocerphalus*, а мукро *Scapholeberis* не гомологично. Различные заострения, "шлемы", "рога" на переднем крае головы у разных *Daphniidae* не гомологичны, возникли независимо как защитные приспособления. Наличие крючконосной щетинки на антеннах у *Daphniidae* коррелирует со способностью прикрепляться к субстрату.

3. Получены новые данные по гомологии частей торакальных конечностей. Выявлена характерная щетинка, маркирующая экзит на всех конечностях, кроме III. Оказалось, что на IV она располагается не сверху, как на других конечностях, а снизу и, следовательно, вся конечность перевернута, часть, считавшаяся эндитом - экзит. Вопреки мнению некоторых авторов, веер щетинок второй торакальной конечности гомологичен гнатобазе, а не эндигу.

4. Подробнее, чем ранее описаны возрастные изменения.

Впервые статистически показано наличие корреляции между числом анальных зубцов и размером особи. Впервые описан процесс линьки симоцефалюсов. Оказалось, что новые покровы закладываются в мягкой ткани в "сложенном" виде и начинают прилегать к старым непосредственно перед линькой. Ключевой момент экдизиса - расхождение швов между створками и головным щитом. Оказалось, что переход самок из партеногенетического состояния в гамогенетическое происходит иногда в 1, иногда в 2 линьки. Впервые выявлена сезонная изменчивость глаза и глазка. Оказалось, что в средней полосе осенью размер этих органов увеличивается.

5. Анализ морфологии *Simocerphalus* показал, что многие особенности связаны с жизнью в прибрежных зарослях: способность прикрепляться к субстрату (рис. 32), совершенная система очистки фильтрующего аппарата от взвешенных частиц, редукция задне-верхнего выступа створок, приспособления пассивной защиты от беспозвоночных хищников.

6. Экспериментальным путем выяснен механизм прикрепления к субстрату (рис. 32, 33). Оказалось, что *Simocerphalus* прикрепляется к субстрату всеми щетинками верхних ветвей антенн, а не только крючконосными, как считалось ранее. Вопреки распространенному мнению, область головных пор не задействуется. Установлено, что *Simocerphalus* удерживается на субстрате за счет силы трения покоя, возникающей при механическом зацеплении сетул, зубчиков и крючков щетинок за микро-неровности поверхности. Впервые описан механизм функционирования зубцов задне-нижнего угла створок в качестве структуры чистящей коготок.

7. Проведена полная ревизия рода *Simocerphalus* в объеме фа-

уны мира, первая после 1877г. Установлено, что к роду *Simosephalus* относится 20 видов, группирующихся по следующей оригинальной системе:

Simosephalus s. str.: *S. vetulus* (O. F. Müller, 1776), *S. mixtus* Sars, 1903, *S. vetuloides* Sars, 1898, *S. punctatus* **sp. n.**, *S. gibbosus* Sars, 1896, *S. elizabethae* King, 1853.

Simosephalus (*Echinocaudus*) **subgen. n.**: группа *S. (exspinosus)* *S. exspinosus* (De Geer, 1778), *S. congener* (Koch, 1841); группа *S. (obtusatus)*: *S. obtusatus* (Thomson, 1878); группа *S. (daphnoides)*: *S. daphnoides* Herrick, 1883; группа видов *S. (acutirostratus)*: *S. acutirostratus* (King, 1841), *S. victoriensis* Dumont, 1933, *S. brehmi* Gauthier, 1939, *S. rostratus* Herrick, 1884, *S. nonprojectus* **sp. n.**

Simosephalus (*Coronocephalus*) **subgen. n.**: *S. serrulatus* (Koch, 1841), *S. semiserratus* Sars, 1901.

Simosephalus (*Aquipiculus*) **subgen. n.**: *S. latirostris* Stingelin 1906, *S. mesorostris* **sp. n.** *S. lusaticus* Herr, 1917.

8. Составлен оригинальный ключ для определения видов. Это первый ключ, в котором учтены все виды рода. Описано 3 новые вида. Впервые составлен полный каталог названий видов и подвигов относимых к роду *Simosephalus* (59 штук). 35 названий оказались младшими синонимами. 9 случаев синонимии и 3 случая омонимии установлено впервые. Установлено, что 2 вида были отнесены к роду *Simosephalus* ошибочно, 5 названий имеют неясный таксономический статус и должны быть изъяты *nomina dubia*. Установлен 1 неотип и 10 лектотипов.

9. В некоторых таксономических ситуациях качественные методы классической систематики оказались бессильны. Тогда для

различения видов мы применяли оригинальную статистическую методику: сочетание диаграмм рассеивания с кластерным анализом.

10. Уточнены ареалы всех видов. В Северной Америке впервые обнаружены представители группы *S. (acutirostratus)*, считавшейся исключительно тропической. Некоторые ареалы оказались уже, чем предполагали другие авторы. Неверное представление о всеветном или почти всеветном распространении возникало ранее из-за того, что иногда несколько близких видов принимали за один. С другой стороны, мы обнаружили, что некоторые виды действительно почти космополиты. Таким образом, представление о том, что все виды ветвистоусых с большими ареалами сборные, не верно.

11. Ареалы симоцефалюсов хорошо вписываются в классическую схему зоогеографического районирования. Основные способы расселения симоцефалюсов (реками, паводковыми водами и птицами) имеют значение лишь при распространении по массивам суши. Трансокеанические ареалы подродов и некоторых видов объясняются тем, что они сформировались до расхождения современных материков, в пределах Гондваны или даже ранее, в Пангее.

Список литературы

Аладин Н.В. 1982. Соленостные адаптации и осморегуляторные способности ветвистоусых ракообразных. 3. Формы из солоноватых и пресных вод. - Зоол. журнал, 61, 4: 507-514.

/Бенинг А.Л./ Behning A.L. 1912. Studien über vergleichende Morphologie sowie über die temporale und Lokalvariation der Phyllopodenextremitäten. - Internat. Revue ges. Hydrobiol., Suppl., 4: 1-70.

Бенинг А.Л. 1923. *Simoccephalus lusaticus* Herr в долине Волги около Саратова. - Русский гидробиологический журнал, 2: 5-7.

/Бенинг А.Л./ Behning A.L. 1925. Studien über die Crustaceen des Wolgabassins 1. - Arch. Hydrobiol., 15: 526-535.

Бенинг А.Л. 1941. Кладоцера Кавказа. Тбилиси: 1-384.

Васильева Г.А. 1959. Исследования по экологии ветвистоусых в связи с выращиванием их как живого корма для рыб. - Труды Мос. технол. инст. рыб. пром. и хоз., 10: 88-138.

Верещанин Г.Ю. 1912. *Cladocera* Скутарийского озера (Черногория) и некоторых близ него лежащих водоемов. - Раб. лаб. зоол. каб. имп. Варшавского университета, 3: 162-193.

Воронин В.Н. 1986. Микроспоридии ракообразных. - Протозоология, 10: 137-166.

Глаголев С.М. 1983а. Морфология конечностей некоторых видов рода *Daphnia* и ее значение для систематики рода. - Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.:Наука: 61-93.

Глаголев С.М. 1983б. Структура поверхности эфиппиума *Daphnidae* (Crustacea, Cladocera) по данным сканирующей электронной микроскопии. - Зоол. журнал, 62, 9: 1422-1425.

/Глаголев С.М./ Glagolev S.M. 1986. Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species. - Hydrobiologia, 141: 55-82.

Ермаков Н.В. 1924. К вопросу об изменении глаза у *Simoseralus vetulus* под влиянием темноты и голода. - Работы Волжской биол. ст., 7, 4-5: 151-173.

Ермаков Н.В. 1927. Регенерация у пресноводных *Cladocera* и учение об организационных центрах. - Русский гидробиологический журнал, 6: 213-224.

Инструкция к пакету статистических программ "Statgraphics". 1987. М.: Изд. МГУ: 1-68.

/Каптерев П./ Kapterew P. 1910. Experimentaluntersuchungen

über die Frage vom Einflusse der Dunkelheit auf die Gefülsorgane der Daphnien. - Biologischen Centralblatt, 30, 7: 239-256.

Коровчинский Н.М. 1982. Сравнительная морфология, экология и систематика ветвистоусых ракообразных надсемейства Степорода фауны мира. Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук. М.: ИЭМЭЖ РАН.

Лебедева Л.И. 1968. Рост некоторых видов Cladocera в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. - Труды МОИП, 30: 117-125. Линней К. 1989. Философия ботаники. М.: "Наука": 1-452. Лопатин И.К. 1989. Зоогеография. Минск.: Высшая школа: 1-317.

Любищев А.А. 1979. О применении математической статистики в практической систематике. - Прикладная математика в биологии. М. изд. МГУ: 12-28.

Макрушин А.В. 1980. Синантропные Cladocera (Crustacea) Ленинградской области. - Вестник зоол., 6: 87-88.

Мануйлова Е.Ф. 1964. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. - Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин, том АН СССР. М., Л.: Наука, 88: 1-327.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. 1988. изд. 3. Л.: Наука: 1-205.

Монаков А.В. 1971. Зоопланктон и зообентос Нила и его пойменных водоемов в республике Судан. - Труды Института Биологии внутренних вод 21(24): 104-119.

Мухамедиев А.М. 1965. Об изучении способов расселения и генезиса фауны ветвистоусых рачков /по материалам из Узбекистана/. - Вопросы гидробиологии. 1-ый съезд Всесоюзного гидробиологического общ. /тезисы докладов/, М.: 304-305.

Николаев Т.М., Постнов А.Л., Фенева И.Ю. 1983. Изменения основных популяционных параметров у двух видов *Cladocera* (Crustacea) в зависимости от концентрации пищи. - Зоологический журнал, 62, 7: 997-1002.

Орлова М.Я., Коровчинский Н.М. 1991. Популяционно-таксономическое исследование *Simocephalus vetulus* (Crustacea: Daphniiformes) из Глубокого озера и его окрестностей. - Бюлл. МОИП, 96, 2: 63-78.

Орлова-Беньковская М.Я. 1992. Общая методология биологической систематики (из истории изучения рода *Simocephalus*). - Откровенно о философии, М: изд. Кафедры философии РАН: 14-15.

Орлова-Беньковская М.Я. 1993. Сравнительная морфология то-ракальных конечностей ветвистоусых ракообразных рода *Simocephalus* Schoedler, 1858 (Crustacea, Daphniiformes, Daph-

niidae) Северной Палеарктики. - Зоол. журн., 72, 3: 35-44.

Орлова-Беньковская М.Я. 1994. Механизм прикрепления ракообразных рода *Simocephalus* к субстрату. - Зоологический журнал., 73, 9: 24-33.

Орлова-Беньковская М.Я. 1994. Симоцефалюс - обитатель луж. - Наука и жизнь, 8: 26-28.

/Орлова-Беньковская М.Я./ Orlova-Bienkowskaja, M.Ja. 1993. Taxonomical structure of the genus *Simocephalus* Schödl-ler, 1858 (Crustacea, Daphniiformes, Daphniidae). - Arthropoda Selecta. 2(1): 25-40.

Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: изд. МГУ: 1-366.

Прокопенко В.А., Житенева Л.Д., Сокольская Н.П., Калужная Т.И., Завгородняя Н.П., Исаева Л.Н., Копылова З.Н. 1976. Токсичность карбофоса для некоторых организмов. - Гидробиологический журнал 12(5): 47-52.

Ревенко Н.Г. 1983. Возрастная морфологическая изменчивость *Sida crystallina* и *Simocephalus vetulus*. - Гидробиол. ж., 19, 2: 102-106.

Смирнов Н.Н. 1971. Chydoridae фауны мира. - Фауна СССР Ракообразные т.1 вып.2 (нов. сер.112), Л.: Наука, Ленинградское отд.: 1-531.

Смирнов Н.Н. 1976. Macrotrichidae и Moinidae фауны мира. - Фауна СССР Ракообразные, т.1, вып.3 (нов. сер.112), Л.: Наука, Ленинградское отд.: 1-237.

Смирнов Н.Н. 1986. Отряд ветвистоусые Cladocera. - Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР, Л.: Гидрометиздат: 219-241.

Смирнов Н.Н. 1989. Тропические Cladocera. 1. Новые виды родов Alona и Biapertura (Aloninae, Chydoridae) тропической Австралии. - Зоол. журн. 68: 135-140.

/Смирнов Н.Н./ Smirnov N.N. 1992. Mesozoic Anomopoda (Crustacea) from Mongolia. - Zoological Journal of the Linnean Society 104: 97-116.

Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука: 1-372.

Старобогатов Я.И. 1986. Система ракообразных. - Зоол. журн, 5, 12: 1769-1781.

Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. 1984. Дрейф материков и климаты земли. М.: Мысль: 1-203.

Шванвич Б.Н. 1959. Введение в энтомологию. Л.: изд. ЛГУ:

1-342.

Albertina K.K. 1986. Los cladocera dulceacuicolas de Lima y alrededores (Crustacea, Cladocera). - Rev. cienc. Univ. nac. mayor San Marcos, 74, 1: 130-151.

Anderson B.G., Brown L. A. 1930. Chitin secretion in *Daphnia magna*. - *Physiol. Zool.*, 3: 485-493.

Ang K-J., Fernando C.H. 1973. Dynamics and production of *Simocephalus serrulatus* (Koch) in two large natural and man-made ponds in Eastern Canada. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18.: 1448-1456.

Archbold J.H., Berger J. 1985. A qualitative assessment of some metazoan predators of *Halteria grandinella*, a common freshwater ciliate. - *Hydrobiologia* 126 (2): 97-102.

Baird W. 1850. The Natural History of the British Entomostraca. London. Roy. Soc.: 1-364.

Benzie, J.A.H. 1987. The Biogeography of Australian *Daphnia*: clues of an ancient (>70 m.y.) origin for the genus. - *Hydrobiologia*, 145: 51-65.

Bergamin F. 1939. Os Cladocera. Descriçao sistematica das especies encontradas no municipio de São Paulo. - *Revista*

de Industria Animal. Nova Serie, São Paulo., 2, 2: 80-86;
2, 3: 62-68.

de Bernardi R. 1978. Effects of temperature and food on developmental times and growth in *Daphnia obtusa* Kurz and *Simocephalus vetulus* (O. F. Muller) (Crustacea, Cladocera). - *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 36: 171-191.

Birge E.A. 1878. Notes on Cladocera. - *Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts and Letters*, 4: 77-110.

Birge E.A. 1893. Notes on Cladocera III. - *Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts and Letters*, 9: 275-317.

Biswas, S. 1971. Fauna of Rajasthan, India (Part 2: Crustacea). - *Rec. zool. Surv. India*, 63: 12-140.

Brandorff G.O., Koste W., Smirnov N.N. 1982. The composition and structure of rotiferan and crustacean communities of the lower Rio Nhumanda, Brazil. - *Stud. Neotrop. Fauna Environm.*, 17: 69-121.

Brady G.S. 1918. Cladocera and Halocypridae. - *Scientific Reports Australian Antarctic Expedition 1911-1914.*, ser. c, 5: 1-11.

Brendelberger H. 1991. Filter mesh size of cladocerans predicts retention efficiency for bacteria. - *Limnol. Oce-*

anogr., 36 (5): 884-894.

Brehm V. 1933. Voyage de Ch. Alluand et P.A. Chppuis en Afrique Occidentale Francais. - Arch. Hydrobiol., 31: 50-90.

Brehm V. 1937. Brasilianische Cladoceren gesammelt von Dr. O. Schaubart (Zweiter Bericht). - Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr., 35: 495-512.

Brehm V. 1953. Contributions to the freshwater microfauna of Tasmania. Part 2. Daphniidae, Bosminidae, Chydoridae, Cytheridae. - Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania, 87: 63-78.

Brehm V. 1956. Cladocera aus Venezuela. - Lunz. Ergebn. Dtschn. Limnol. Venezuela-Exped. 1952. Berlin, 1: 217-232.

Brehm V. 1959. Cladoceren und calanoide Kopepoden aus Neu Guinea. - Mitt. Biol. Station Lunz. Osterr. Akad. Wiss. Nova Guinea, N.S., 10: 1-10.

Bricker K.S. Wongrat L., Cannon J. 1978. Composition and distribution of crustacean plankton in twelve inland water bodies of Thailand. - Kasetsart Univ. Fish. Res. Bull., 10: 1-14.

Cannon H.G. 1933. On the feeding mechanism of the Branchi-

opoda. - Phil.Trans. Royal Soc. London, 222: 267- 339.

Chapman A., Lewis M. 1976. An introduction of the freshwater crustacea of New Zealand. Collins, Auckland and London: 1-216.

Chiang S., Du N. 1979. Fauna Sinica. Crustacea. Freshwater Cladocera. Peking, Science Press, Academia Sinica: 1-297.

Collado C., Fernando C.H., Sephton D. 1984. The freshwater zooplankton of Central America and the Carribean. - Hydrobiologia, 113: 105-119.

Colton T.F. 1987. Extending functional response models to include a second prey type: an experimental test. - Ecology, 68(4): 900-912.

Corigliano M.C. 1987. Depredacion y competencia en poblaciones experimentales de *Daphnia obtusa* Kurz y *Simocephalus vetulus* (O.F.M) (Crustacea, Cladocera) - Physis (B Aires), 45, 108 Sec.B: 33-39.

Corigliano M.C., de Bernardi R. 1978. Experimental population dynamics and competition in *Daphnia obtusa* Kurz and *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller) (Crustacea, Cladocera) - Memorie Ist. ital. Idrobiol., 36: 65-83.

Cosmovici L.C. 1900. Contribution a l'etude de la Faune de

la Romanie. - Bulletin de la Societe Romanie zoologique de France, 25: 153-163.

Daday E. 1898. Microscopische Süßwasserthiere aus Ceylon. - Suppl. to Termes. Fuzetek, 21: 1-123. ✓

Daday E. 1905. Untersuchungen über die Süßwasser Microfauna Paraguays. - Zoologica, 18 (44): 1-374.

Dana J.D. 1852. United States Exploring Expedition during the years 1838-42 under Charles Welkes. vol. 14: Crustacea, part 2, Philadelphia, Sherman: 1-1618.

DeGeer 1778. Memoires pour servir a l'histoire des insectes. Stockholm, 7.

Delachaux T. 1918. Cladoseres des Andes peruvienisis. - Bull. de la Soc. Neuchateloise des Sci. Nat., 43: 18-35.

Dumont H.J. 1983. Genus Simocephalus Schödler, 1858. - A Revision of the Australian Cladocera (Crustacea)/ N.N. Smirnov, B.V. Timms (eds). - Rec. Austral. Mus., Suppl., 1: 97-105.

Dumont, H.J. 1986. Zooplankton of the Nile system. - Ecol. River Syst. Dordrecht. 4: 75-88.

Dumont H.J., Pensaert J., Van de Velde I. 1981. The Crustacean zooplankton of Mali (West Africa). - *Hydrobiologia*, 80: 161-187.

Dumont H., Van de Velde I. 1976. Some type of headpores in the Cladocera as seen by scanning electron microscopy and their possible functions. - *Biol. Jb. Dodonaea*, 44: 135-142.

Dumont H.J., Van de Velde I. 1977. Cladoceres et Conchost-races recolté's par le Prof. Th. Monod dans la moyenne vallee du Niger en decembre 1972 et janivier 1973. - *Bull. I.F.A.N. A*, 39: 75-93.

Dumont H.J., Verheye H.M. 1984. The nature and origin of the crustacean zooplankton of Sahelian Africa with note on *Limnomedusa*. - *Hydrobiologia*, 113: 313-325.

Ferianc O., Zmoray J. 1943. Phyllopoda Svatojurskeho Suru. - *Sbornik prir. fak. Slov. Univ.*, 3: 3-50.

Fischer S. 1848. Über die in der Umgebung von St. Petersburg vorkomenden Crustaceen aus der Ordnung der Branchiopoden und Entomostraceen. - *Mem. Acad. Sci. St. Petersburg.*, 6(2): 159-198.

Fischer S. 1860. Beiträge zur ^{Fe}kenntnis der Entomostraceen. ✓
- *Abh. K. Bayer. Akad. Wiss.*, 2(8): 645-682.

Flössner D. 1972. Keimen, und Blattfusser, Branchiopoda. Fischlause, Branchiura. - Tierwelt Dtl., 60: 1-501.

Flössner D. 1986. Beitrag zur Kenntnis der Branchiopoden- und Copepodenfauna der Mongolei. - Mitt. Zool. Mus. Berl., 62, 1: 3-40.

Frenzel P. 1987. Theodor Stingelin (1872-1932): Typen und Status seiner Cladoceren-Taxa. - Arch. Hydrobiol. Suppl., 74, 4: 488-507.

Frey D.G. 1982. Questions concerning cosmopolitanism in Cladocera. - Arch. Hydrobiol., 93: 484-502.

Frey D.G. 1987. The taxonomy and biogeography of the Cladocera. - Hydrobiologia, 145: 219-224.

Fryer, G. 1957. Freelifving freshwater Crustacea from Lake Nyassa and adjoining waters (2. Cladocera and Conchostraca). - Arch. Hydrobiol., 53: 223-239.

Fryer G. 1991. Functional morphology and adaptive radiation of the Daphniidae (Branchiopoda: Anomopoda). - Phil. trans. r. soc. of London., Ser.B., Biol., 331, 1259: 1-99.

Fryer, G. 1991. A daphniid ephippium (Branchiopoda: Anomopoda) of Cretaceous age. - J. linn. Soc. Zool., 102:

163-167.

Gauthier H. 1939. Contribution a l'etude de la Faune Dulcaquicole de la region du Tchad et particulierement des Branchiopodes et des Ostracodes. - Bulletin de l'Institut Francaies d'Afrique Noire, 1. :110-256.

Giesy J.P., Newell A., Laversee G.J. 1983. Copper speciation in soft, acid, humic waters: effects on copper bioaccumulation by and toxicity to *Simocephalus serrulatus* (Daphniidae). - Science tot. Envir., 28: 23-36.

Green J. 1966. Variation in caratenoid pigmentation of *Simocephalus vetulus* (Crustacea: Cladocera). - J. Zool., vol., 149: 174-187.

Grochmalicki J. 1915. Beitrag Zur Kenntnis der Susswasser fauna Javas Phyllopoda, Copepoda und Ostracoda. - Bul. Jtern. Acad. Krakov., ser.B.: 217-242.

Günzl H. 1978. Der Ankerapparat von *Sida crystallina* (Custacea, Cladocera) I. Bau und Funktion. - Zoomorphologie, 90: 197-204.

Günzl H. 1980. Der Ankerapparat von *Sida crystallina* (Custacea, Cladocera) II. Feinbau und Neubildung. - Zoomorphologie, 95: 149-157.

Haase J.F. 1903. Records of some Victorian Entomostraca. - The Victorian Naturalist (Melbourne), 19: 148-150.

Hann B.J. 1987. Naturally occurring interspecific hybridization in *Simocephalus* (Cladocera, Daphniidae): its potential significance. - *Hydrobiologia*, 145: 219-224.

Hann B.J., Hebert P.D.N. 1982. Re-interpretation of genetic variation in *Simocephalus* (Cladocera, Daphniidae). - *Genetics*, 102: 101-107.

Hann B.J., Hebert P.D.N. 1986. Genetic variation and population differentiation in species of *Simocephalus* (Cladocera, Daphniidae). - *Can. Zool.*, 64: 15-17.

Harding J.P. 1955. Percy staden trust Expedition. - The transactions of linnean society of London, 1, 3, 19: 329-354.

Herr, O. 1917. Die Phyllopodenfauna der preussischen Oberlausitz und der benachbarten Gebiete. - *Abhandlungen und Berichten des Naturkundes museums Gorlitz*, 28: 1-162.

Herrick C.L. 1883. Heterogenetic Development in *Diaptomus*. - *American Naturalist* (May 1883): 490-510.

Herrick C.L. 1884. A final report on the Crustacea of Minnesota included in Orders Cladocera and Copepoda. - 12-th

Ann. Rep. Geol. and Nat. Hist. Surv. Minnesota: 1-191.

Hossain Md.A. 1982. A taxonomical study of the freshwater zooplankton (Rotifera, Cladocera, Copepoda) of Bangladesh. Unpubl. D. Sc. Thesis, Universitu of Waterloo: 1-224.

Hudec I. 1993. Notes on distribution of the genus *Simocephalus* (Crustacea: Daphniiformes, Daphniidae) in Slovakia. - *Biologia*, Bratislava, 48, 2: 141-147.

Idris B.A.G., Fernando C.H. 1981. Cladocera of Malaysia and Singapore with new records, redescriptions and remarks on some species. - *Hydrobiologia*, 77: 233-256.

Johnson D.S. 1954. On some Cladocera from South African muds. - *Ann. Mag. nat. Hist.*, 12, 6: 923-928.

Johnson D.S. 1963. The occurrence of *Simocephalus latirostris* Stingelin (Crustacea: Cladocera) in South-East Asia. - *Bull. Nat. Mus. Singapore*, 32: 160-161.

Johnson D.M. 1973. Predation by damselfly naiads on Cladoceran populations: fluctuating intensity. - *Ecology*, 54(2): 251-268. ✓

Jurine L. 1820. *Historie des Monocles, que se trouvent aux environs de Jeneve*. Paris: 1-258.

Kaminski K.Z. 1975. Drugie stanowisko w Polsce *Simocephalus lusaticus* Herr (Cladocera, Daphniidae). - *Acta Hydrobiol. Krakow*, 17(1): 89-92.

Kanduru A.I. 1981. The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of the Indian Subcontinent and their latitudinal distribution. Unpubl. D. Sc. Thesis, University of Waterloo: 1-313.

Kettle W. D., Noyelles F. J. 1986. Effects of cadmium stress on the plankton communities of experimental ponds. - *Journal freshwat. Ecol.*, 3(4): 438-443.

King R.L. 1853a. On some of the species of Daphniidae found in New South Wales. - *Pap. Proc. Roy. Soc. van Diemens Land*, 2(1): 243-253.

King R.L. 1853b. On the Australian Entomostracans - in continuation. - *Pap. and Proc. R. Soc. of Tasmania*, 2: 253-263.

Klekowsky R.Z., Zvirgzds J. 1971. The influence of herbicide 2.4-D-Na on respiration and survival of *Simocephalus vetulus* (O.F. Muller) (Cladocera). - *Polskie Arcwm. Hydrobiol.*, 18(4): 393-400.

Koch C. 1841. Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden. Regensburg: 1-35.

Lai X.-R., Li Y.-P. 1987. Ehippia of Cladocera from the Tertiary of China. - Acta Paleontol. Sin., 26(2): 171-180.

Leydig F. 1860. Naturgeschichte der Daphniden (Crustacea, Cladocera). Tubingen: 1-252.

Lievin F. 1848. Die Branchiopoden der Danziger Gegend. - Beitrag zur Fauna der Provinz Preussen, 4.(2): 1-52.

Lilljeborg W. 1900. Cladocera Sueciae. - N.A.Reg. Soc. Sci. Upsalensis, 19: 1-701.

Loubes C., Akbarieh M. 1977. Etude ultrastructurale de *Nosemoides simocephali* n. sp. (Microsporidie), parasite intestinal de la daphnie *Simocephalus vetulus* Muller 1776. - Zeitschrift Parasitenk., 54(2): 125-137.

Lund L. 1870. Bidrag til cladoceren morphologie of sysematik. - Natur.Tids., 7: 129-174.

Malhotra Y.R., Langer S. 1991. Studies on some biological aspects of *Simocephalus vetulus* Schodler. - J. Indian Inst. Sci., 71(6): 523-530.

Mamaril A.C., Fernando C.H. 1978. Freshwater zooplankton of the Philippines (Rotifera, Cladocera, and Copepoda). - Nat. Appl. Sci Bull. Univ. Philipp., 30: 109-221.

Manca M., Bernardi R. 1985. Energy budget and evolutive strategies in two cladocerans: *D. obtusa* and *S. vetulus*. - Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 43: 119-145.

Manier J.F. 1976. Cycle et ultrastructure de *Blastidium poedophthorum* Perez 1903 (phycomycete lageniale) parasite des oeufs de *Simocephalus vetulus* (Mull) Schoedler (crustace, cladocere). - Protistologia, 12 (2): 225-238.

Margaritora F.G. 1985. Cladocera. - Fauna D Italia. Vol. 23. Bologna; Calderini.: 1-399.

Methuen P.A. 1910. On a collection of freshwater Crustacea from the Transvaal. - Proc. Zool. Soc. London: 148-166.

Meyer-Rochow V.B. 1979. The Attachment Mechanism of Waterflea *Simocephalus*. - Microscopy, 33: 551-553, 558.

Michael R.G., Sharma B.K. 1988. Fauna of India and adjacent countries. Indian Cladocera (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera). - Rec. zool. Surv. India, 32: 50-105.

Mitchell B.D., Williams W.D. 1982. Factors influencing the seasonal occurrence and abundance of zooplankton in two waste stabilization ponds. - Australian J. mar. freshw. Res., 33(6): 989-997.

Moniez R. 1889. Sur quelques Cladoceres et sur un Ostracode nouveaux du lac Titicaca. - Rev. Biol. N. France, 1: 1-11.

Montu M. 1975. Observaciones sobre oviposición inducida y de embriones in vitro en especies de cladoceros de agua dulce. - Physis, B Aires (B), 34(89): 121-127.

Müller O.F. 1776. Zoologiae Daniae Prodrömus, seu Animalium Daniae et Norvegiae etc. - Hauniae ap. austo., 32: 1-282.

Müller O.F. 1785. Entomostraca seu Insecta Testacea quae in aquis Daniae et Norvegiae. - Lipsab et Havniae.: 1-134.

Murugan N. 1977. The biology of *Simocephalus acutirostratus* King (Cladocera: Daphniidae)-hatchability of the parthenogenetic egg cultured in artificial media. - Hydrobiologia, 54(3): 273-277.

Neave S.A. 1939-1976. Nomenclator zoologicus., 1-8. London, Zool. soc. of London.

Negrea St. 1983. Fauna republicii socialiste Romania. Crustacea. Cladocera., 4, 12, Bucuresti: 1-399.

Olevier S.R. 1960. Los Cladoceros Argenyinos. - Rev. Museo

de la Plata n. s., 7, zool., 56: 173-269.

Perrin N. 1989. Population density and offspring size in the cladoceran *Simocephalus vetulus* (Muller). - *Funct. Ecol.*, 3(1): 29-36.

Perrin N., Ruedi M, Saiah H. 1987. Why is the cladoceran *Simocephalus vetulus* (Muller) not a "bang-bang strategist". A critique of the optimal-body-size model. - *Funct. Ecol.*, 1(3): 223-228.

Plateau F. 1970. Recherches sur les Cladoceres d'eau douce de la Belgique. Parts II&III. - *Mem. Ac. Belg.*, 35: 367-372.

Ponyi E. 1955. Neue Cladocera-Formen aus Ungarn. - *Zool. Anz.*, 155: 312-317.

Ponyi E. 1956. Eine neue interessante Form von *Simocephalus* (Crustacea, Cladocera) aus Ungarn. - *Zool. Anz.*, 157: 56 - 59.

Rane P. 1982. A new species of the genus *Simocephalus* Schodler, 1858 (Cladocera, Daphniidae) from Madhya Pradesh, India. - *Journal Bombay Nat. Hist. Soc.*, 82 (1): 159-161.

Rane P. 1983. A new species of the genus *Simocephalus* Schodler, 1858, Cladocera, Daphniidae) from Madhya Pra-

desh, India. - Crustaceaena., 45(2): 154 - 156.

Rane P. 1985. A new cladoceren, *Simocephalus vamani* sp. nov., from Jabalpur, M.P., India. - Bull. zool. Surv. India., 7 (2-3): 225-229.

Rane P. 1986. A new subspecies of *Simocephalus vidyae* Rane, 1983 (Cladocera, Daphniidae) from Jabalpur, Madhya Pradesh, India. - Journ. Bombay Nat. Hist. Society, 83 (1): 168-170.

Rajapaksa R. 1981. A taxonomical study of the freshwater non-Chydorid Cladocera (Crustacea: Cladocera) of Sri Lanka. Unpubl. D. Sc. Thesis, Universitu of Waterloo: 1-225.

Rajapaksa R., Fernando C.H. 1982. The Cladocera of Sri Lanka. (Ceylon), with remarks on some species. - Hydrobiologia, 94: 49-69.

Rey J., Saint-Jean L. 1969. Les Cladoceres (Crustaces Branchiopodes) du Tchad (Deuxieme note). - Cah. O.R.S.T.O.M., Ser. Hydrobiol., 3: 21-42.

Richard J. 1894. Cladoceres recueillis par le Dr. Th. Barrois en Palestine, en Syrie et en Egypte. - Rev. Biol. Nord France, 6: 360-378.

Richard J. 1897. Entomostraces de l' Amerique du Sud, re-

cueilles par MM. U. Deiters, H. von Ihering, G.W., Muller et C.O. Poppe. - Mem. Soc. zool. Fr., 10: 263-301.

Sars G.O. 1888. Additional notes on Australian Cladocera raised from dried mud. - *Cristiana. Vidensk., Selskab. Forhandl.*, 7: 1-74.

Sars G.O. 1894. Contribution to the knowledge of the fresh-water Entomostraca of the New Zealand as shown by artificial hatching from dried mud. - *Vedenskabs-Selskabs Skrifter. I. Matematisk-naturv. Klasse.*, 5: 3-62.

Sars G.O. 1895. On some South African Entomostraca raised from dried mud. - *Skr. Vidensk. Christiana*, 8: 1-56.

Sars G.O. 1896. On fresh-water Entomostraca from the neighbourhood of Sydney, partly raised from dried mud. - *Arch. Math. Naturv.*, 18: 1-81.

Sars G.O. 1898. The Cladocera, Copepoda and Ostracoda of the Jana Expedition. - *Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. St. Petersburg*, 3: 324-359.

Sars G.O. 1901. Contributions to the knowledge of the Fresh-water Entomostraca of South America, as shown by artificial hatching from dried material. - *Archiv for Matematik og Naturvidenskab.*, 23, 3: 1-95.

Sars G.O. 1903. On the crustacean fauna of Central Asia. - Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. St.Petersbourg, 8: 157-194.

Sars G.O. 1916. The fresh-water Entomostraca of Cape Province (Union of South Africa). Part I: Cladocera. - Cape Town Ann. S. Afric. Mus., 15: 303-351.

Schaeffer J.C. 1755. Die grünen Armpolypen, die deschwanzten und ungeschwanzten zackigen Wasserflohe und eine besondere Art kleiner Wasseraale. Weis E.A., Regensburg: 1-94.

Schödler J.E. 1858. Die Branchiopoden der Umgegend von Berlin. Ein Beitrag zur Naturgeschichte der Entomostraceen. - Jahr. Lous. Real., Berlin: 1-28.

Schödler J.E. 1877. Zur Naturgeschichte der Daphniden. Beitrag zur Kenntnis systematischen Angehörigkeit der Daphniden. - Abh. zum Programm N 77 der Dorotheenstadtischen Realschule. Berlin: 1-24.

Schwarz S.S., Hann B.J., Hebert P.D.N. 1983. The feeding ecology of Hydra and possible implications in the structuring of pond zooplankton communities. - Biological Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole., 164(1): 136-142.

Sharma B.K., Sharma S. 1990. On the taxonomic status of some cladoceran taxa (Crustacea: Cladocera) from Central

India. - Rev. Hydrobiol. trop., 23 (2): 105-113.

Sharma S., Sharma B.K. 1989. Observations on the longevity, instar durations, fecundity, growth and embryonic development in *S. exspinosus* (Koch) (Crustacea, Daphniidae). - Indian J. Anim. Sci., 59 (9): 1206-1210.

Smith G.W. 1909. The freshwater Crustacea of Tasmania, with remarks on their geographical distribution. - London Trans. Linn. Soc., Ser 2., Zool., 11: 61-92.

Šrámek-Hušek, R. 1943. Crustaceologické poznámky z okolí Prahy. - Veda přírody, 22: 218-221.

Šrámek-Hušek R., Straskraba M., Bretek J. 1962. Lupenonožci, Branchiopoda. - Fauna CSSR. vol.16, Praha: 1-470.

Stingilen T. 1904. Untersuchungen über die Cladocerenfauna von Hinterindien, Sumatra und Java, ebst einem Beitrage zur Cladoceren, Kenntnis der Hawaii, Inseln. - Zool. Jahrb. Syst., 21: 327-370.

Stingelin T. 1906. Cladoceren aus Paraguay; zweiter Beitrag zur Kenntnis sudamerikanischer Entomostraken. - Ann. biol. lac., 1: 317-387.

Studer T. 1878. Beitrage zur Naturgeschichte wirbelloser Thiere von Kerguelensland. - Archiv für Naturgeschichte,

44: 102-111.

Thomson G.M. 1878. On some New Zealand Entomostraca. - Trans. New Zeal. Institute., 11: 261.

Timms B.V. 1988. The Biogeography of Cladocera (Crustacea) in Tropical Australia. - Int. Revue ges. Hydrobiol., 73(3): 337-356.

Vasconcelos V. M. 1990. Preliminary results of a study on impact of toxic and nontoxic cyanobacteria on some microcrustacean species. - Crustaceana (Leiden), 59(3): 316-318.

Vayra W. 1900. Susswasser-Cladoceren. - Mitt. Mus. Hamburg, 5: 3-25.

Zoppi de Roa E., Vasquez W. 1991. Additional cladoceran records for Mantecan and new for Venezuela. - Hydrobiologia, 225: 45-62.

Список работ опубликованных по теме диссертации

Всего по теме диссертации сдано в печать 9 статей. 6 из них вышли, 3 находятся в печати. Объем вышедших работ составляет более 2 авторских листов. 8 работ из 9 выполнено без соавторов.

1. Орлова М.Я., Коровчинский Н.М., 1991. Популяционно-таксономическое исследование *Simocephalus vetulus* (Crustacea: Daphniiformes) из Глубокого озера и его окрестностей. // Бюлл. МОИП, 96, 2, : 63-78.

2. Орлова-Беньковская М.Я., 1992. Общая методология биологической систематики (из истории изучения рода *Simocephalus*) // "Откровенно о философии", изд. Кафедры философии РАН. :14-15.

3. Орлова-Беньковская М.Я., 1993. Сравнительная морфология торакальных конечностей ветвистоусых ракообразных рода *Simocephalus* Schoedler, 1858 (Crustacea, Daphniiformes, Daphniidae) Северной Палеарктики. // Зоол. журн. 72 (3) :35-44.

4. Orlova-Bienkowskaja, M.Ja., 1993. Taxonomical structure of the genus *Simocephalus* Schödler, 1858 (Crustacea, Daphniiformes, Daphniidae). // *Arthropoda Selecta*. 2(1) :25-40.

5. Орлова-Беньковская М.Я., 1994. Механизм прикрепления ракообразных рода *Simocephalus* к субстрату. // Зоологический журнал. т. 73, вып. 9 :24-33.

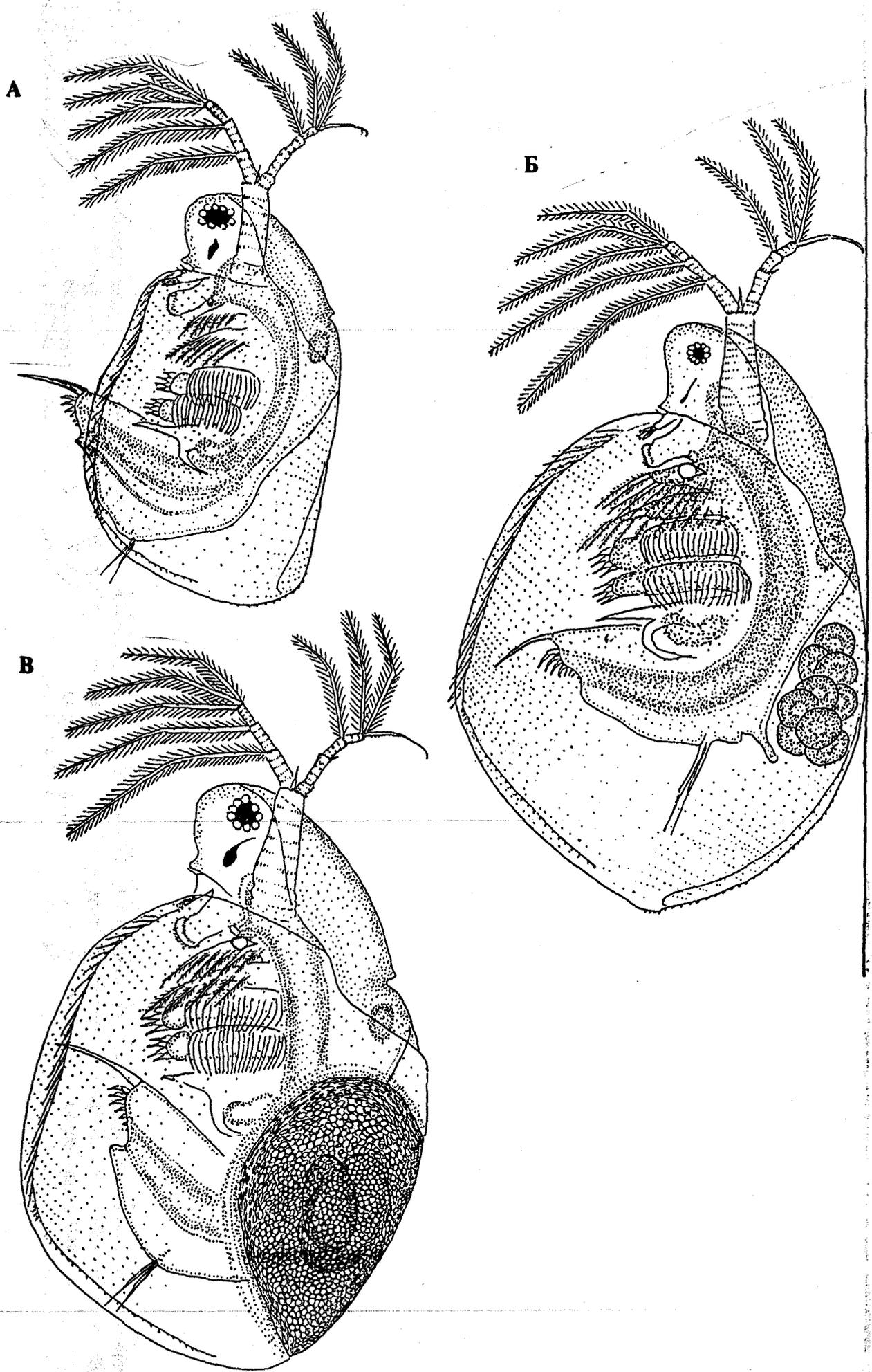
6. Орлова-Беньковская М.Я., 1994. Симоцефалос - обитатель луж // Наука и жизнь. N 8: 26-28.

7. Орлова-Беньковская М.Я. Ключ для определения палеарктических видов рода *Simocerphalus* // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Санкт-Петербург, изд. РАН (в печати).

8. Орлова-Беньковская М.Я. Revision of *Simocerphalus* (*latirostris*)-group (Crustacea, Daphniiformes, Daphniidae) // Hydrobiologia (в печати).

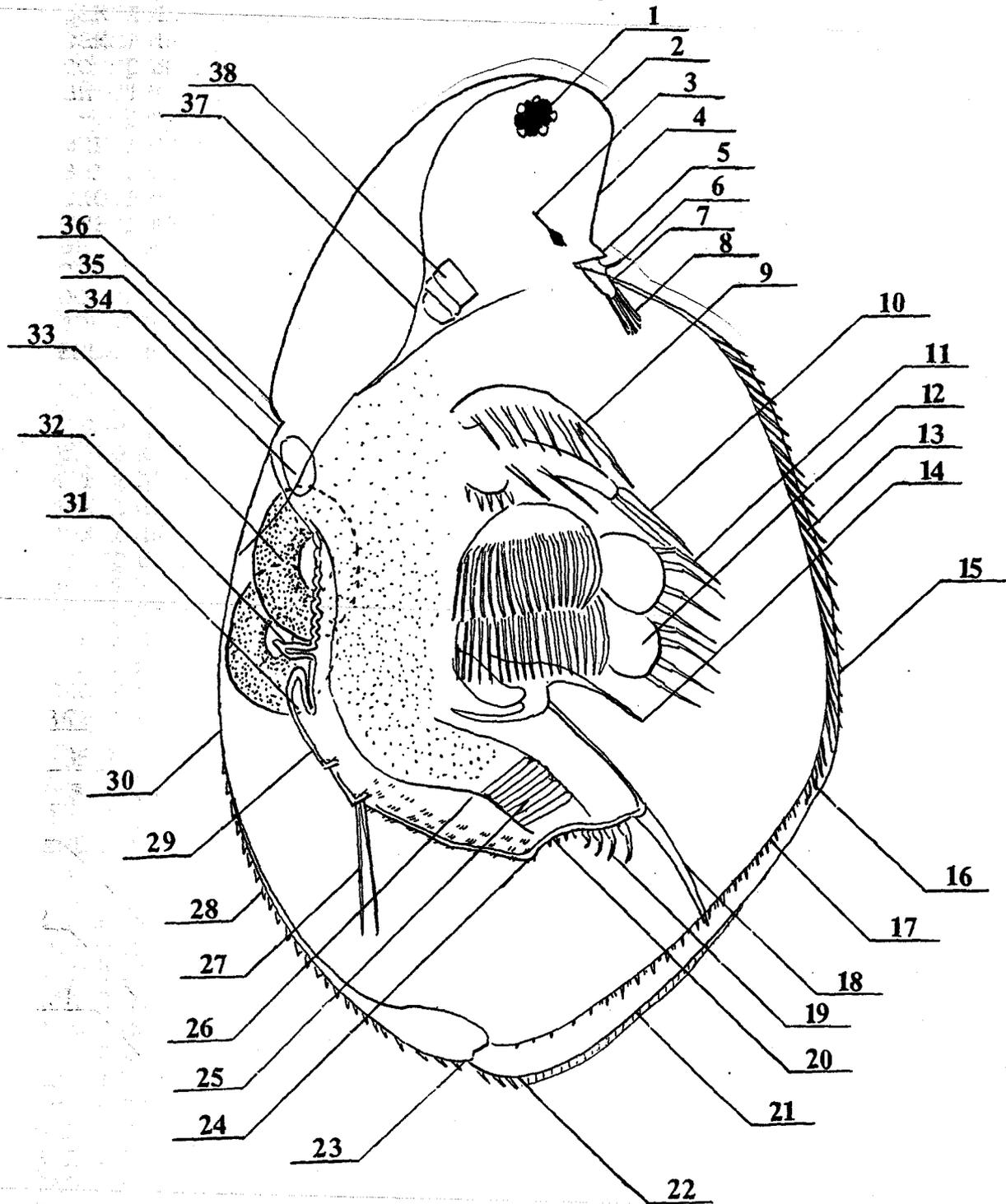
9. Орлова-Беньковская М.Я. Ревизия группы видов *Simocerphalus* (*serrulatus*) (Crustacea, Daphniiformes, Daphniidae) // Зоологический журнал (в печати).

Прочитан доклад в Московском обществе испытателей природы на тему "Разделение рода *Simocerphalus* (Crustacea, Daphniiformes) на группы видов".



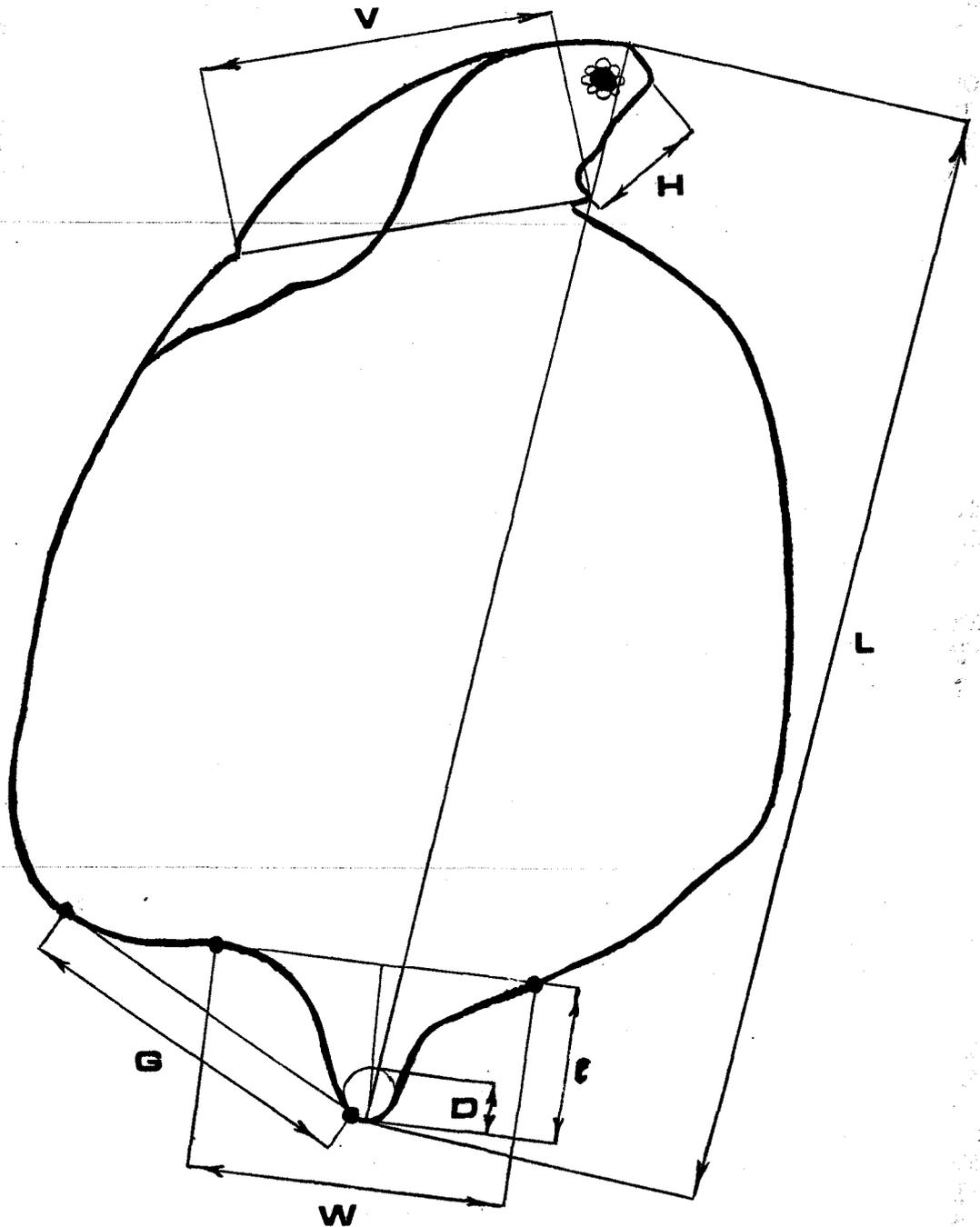
А - самец, Б - партеногенетическая самка, прикрепившаяся к поверхности, В - эфиппальная самка

рис. 2
 Детали строения *Simocerphalus*



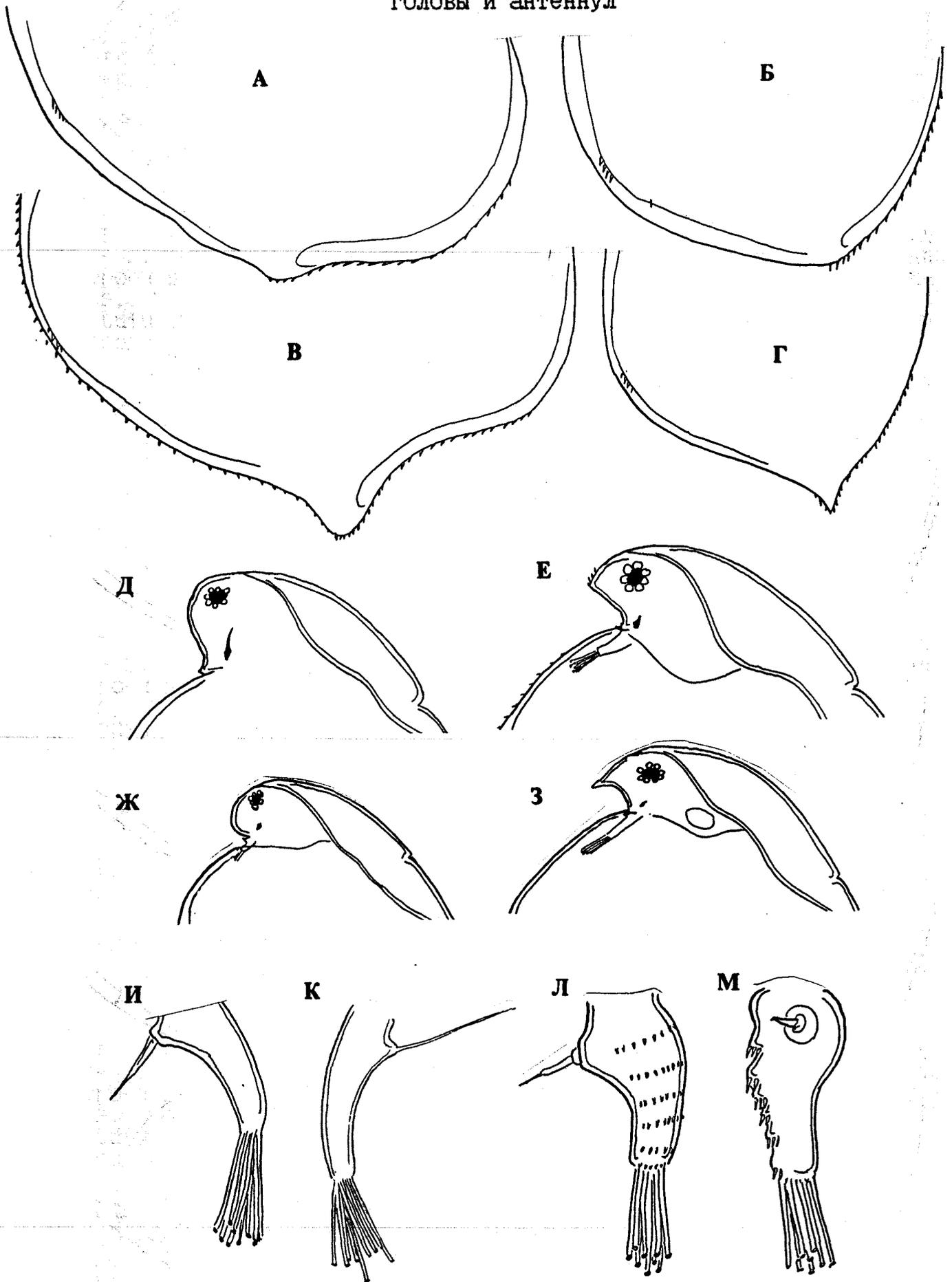
1 - глаз, 2 - передний край головы, 3 - глазок, 4 - вентральный край головы, 5 - рострум, 6 - чувствительная щетинка антеннулы, 7 - антеннула, 8 - эстетаски, 9 - I торакальная конечность, 10 - II торакальная конечность, 11 - III торакальная конечность, 12 - IV торакальная конечность, 13 - щетинки внутренней стороны вентрального края створок, 14 - V торакальная конечность, 15 - вентральный край створок, 16 - зубцы на границе вентрального и заднего края, 17 - сетулы внутренней стороны заднего края створок, 18 - постабдоминальный коготок, 19 - анальные зубцы, 20 - анальная выемка, 21 - задний край створок, 22 - задне-верхний угол створок, 23 - место расхождения створок, 24 - супраанальный угол, 25 - кишечник, 26 - постабдомен, 27 - плавательные щетинки, 28 - зубчики дорсального края створок, 29 - abdomen, 30 - дорсальный край створок, 31 - дистальный абдоминальный вырост, 32 - проксимальный абдоминальный вырост, 33 - партеногенетическое яйцо, 34 - сердце, 35 - выемка головного щита между головой и туловищем, 36 - местонахождение головных пор, 37 - форникс, 38 - основание антенны (антенна не показана)

рис. 3
Схема измерений



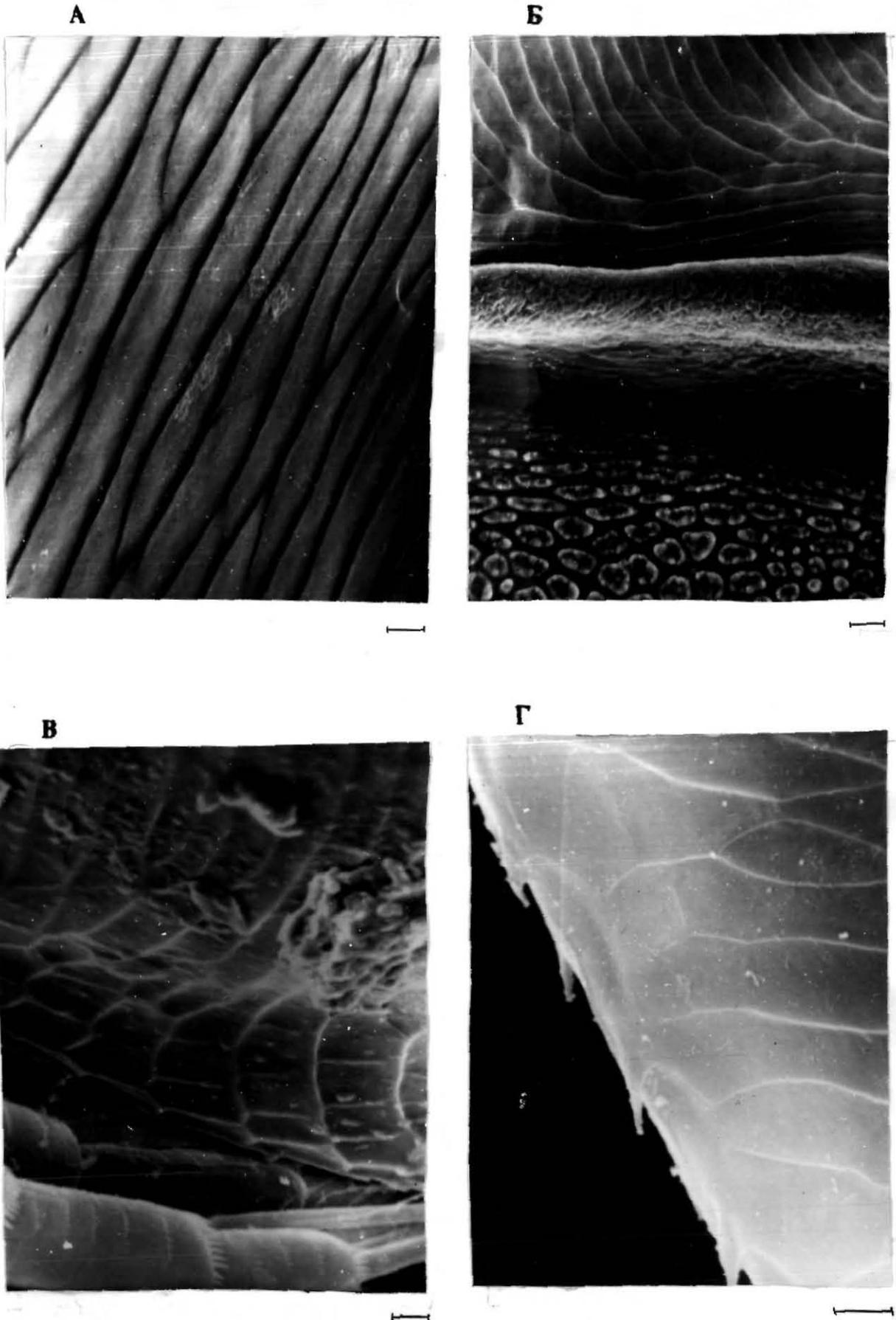
V - ширина головы, H - высота головы, L - длина тела, G - высота выводковой камеры (расстояние между точками касания общей касательной дорсального края и задне-верхнего выступа створок), W - ширина выступа (расстояние между точками перегиба дорсального и заднего края створок), D - диаметр задне-верхнего выступа створок (диаметр вписанной в выступ окружности), l - высота задне-верхнего выступа створок (расстояние между прямой, соединяющей точки перегиба и вершиной выступа).

рис. 4
 Типы строения задне-верхнего угла створок,
 головы и антеннул



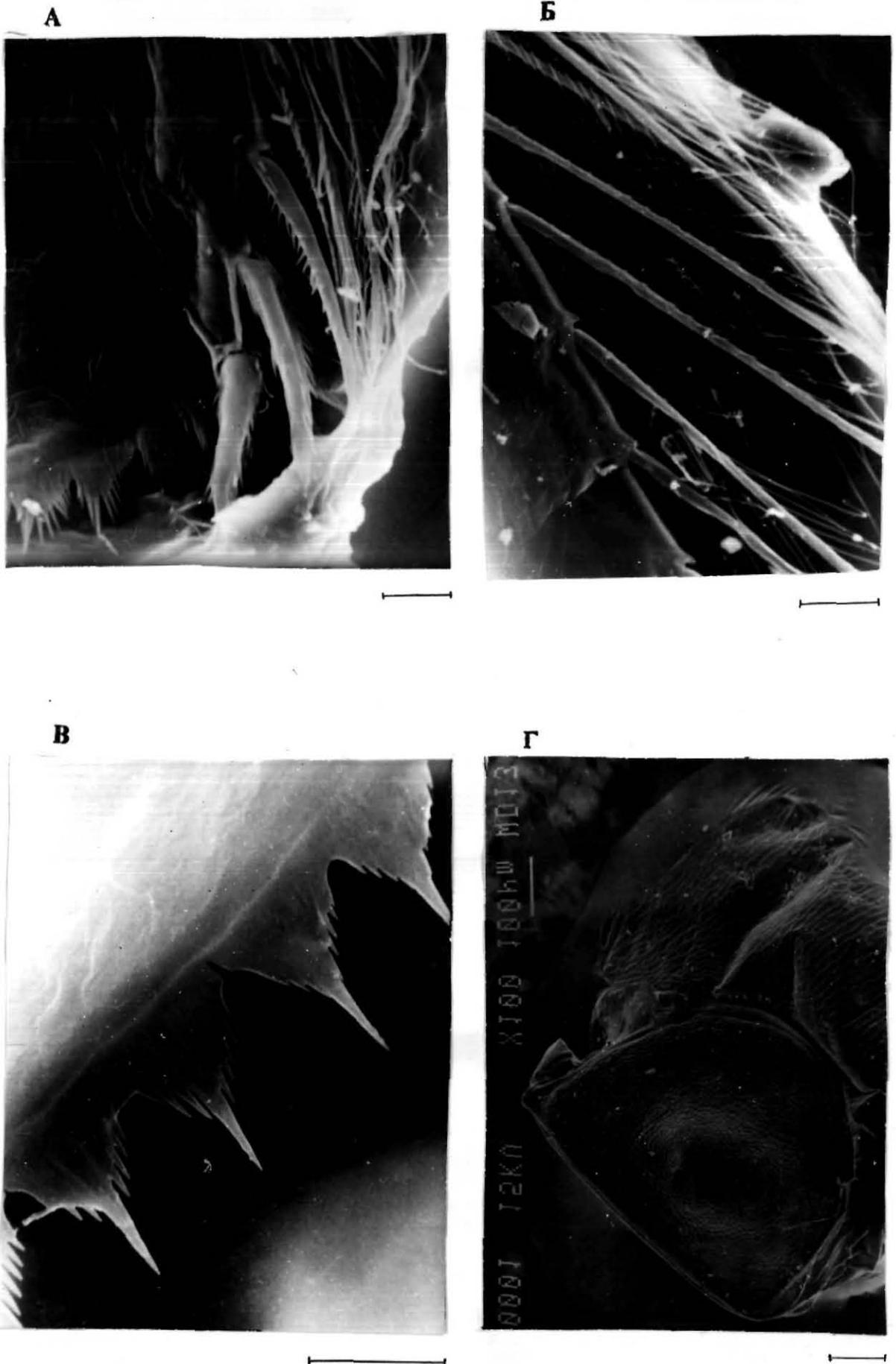
А-Г - типы строения задне-верхнего выступа створок: А - *S. mixtus*,
 Б - *S. congener*, В - *S. serrulatus*, Г - *S. daphnoides*, Г-З - типы
 строения головы: Д - *S. vetulus*, Е - *S. serrulatus*, Ж - *S. obtusa-*
tus, З - *S. acutirostratus*, И-М - типы строения антеннул: И - *S.*
vetulus, К - *S. latirostris*, Л - *S. serrulatus*, М - то же, вид
 сверху.

Детали поверхности створок



А - середина створки (*S. mixtus*, Киргизия, оз. Кыла-Коль), Б -
 вентральная граница эфиппиума (*S. mixtus*, окрестности г. Сургут,
 лужа у оз. Рица), В - вентральный край створки (*S. mixtus*, Кирги-
 зия, оз. Кыла-Коль), Г - зубчики на дорсальном крае створки (*S.*
vetulus, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое). Масштаб
 10мкм (А, В, Г), 20мкм (Б).

Внутреннее восружение свободного края створок



А - зуоцы задне-нижнего угла створок (*S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое), Б - щетинки вентрального края (*S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое), В - сетулы заднего края (*S. mixtus*, окрестности г. Сургут, лужа у оз. Рица), Г - эфиппиум (*S. latirostris*, Аргентина, Санта Фе). Масштаб 10мкм (А-В), 100 мкм (Г).

рис. 7
Головной щит *S. vetulus*
(Московская обл., Рувский р-н, оз. Глубокое)

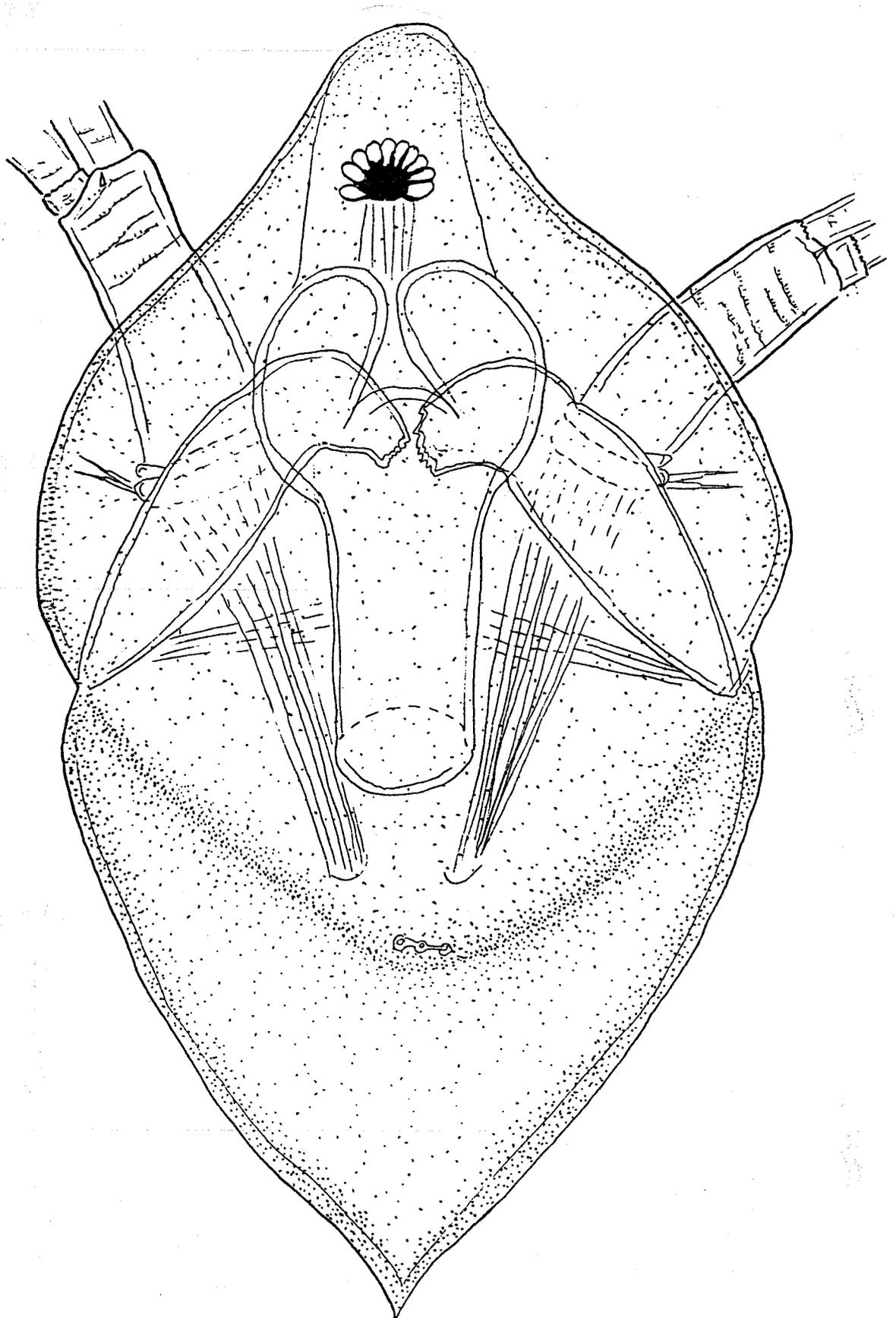


рис. 8
Голова *S. vetulus* с ротовыми придатками
(Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое)

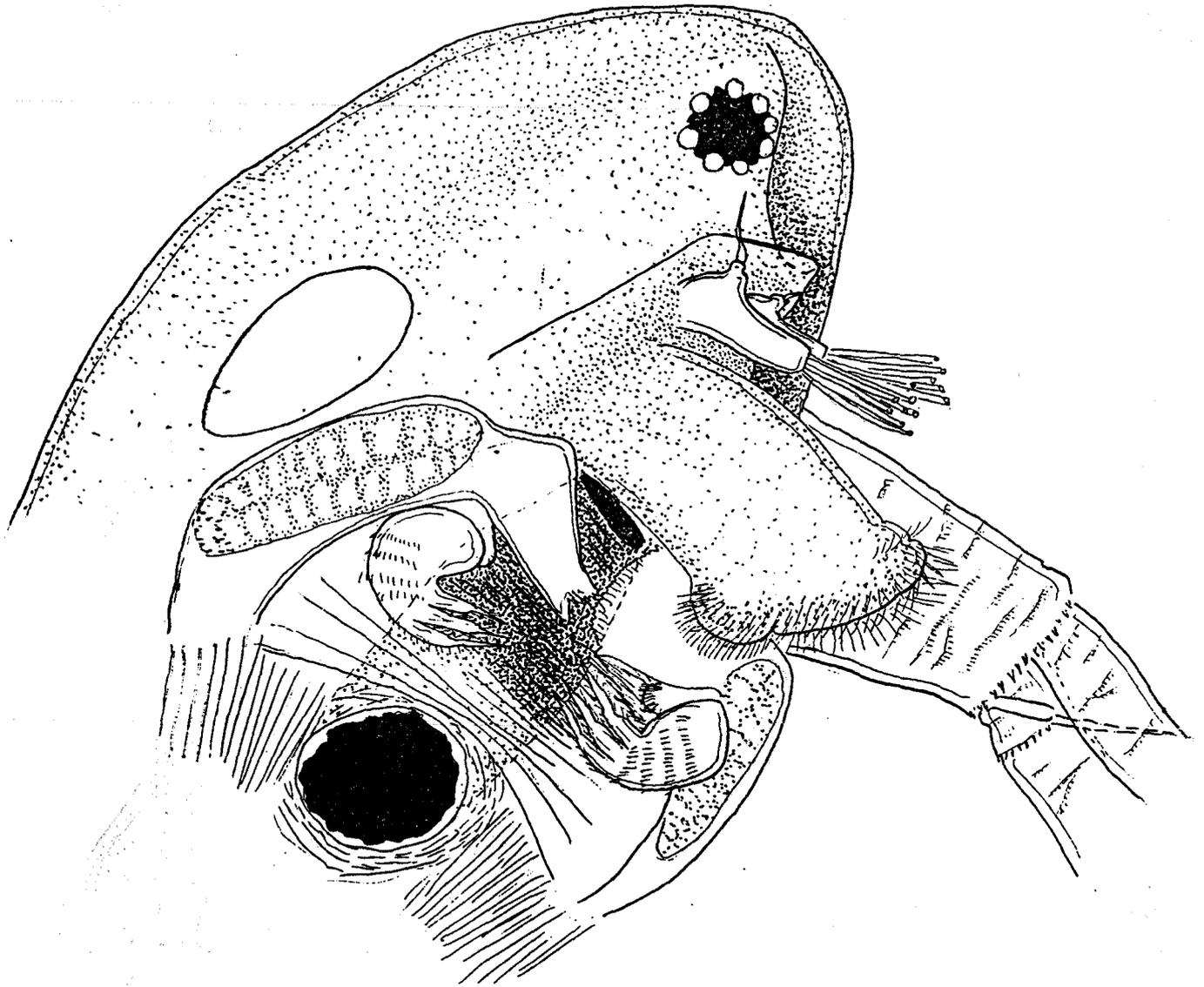
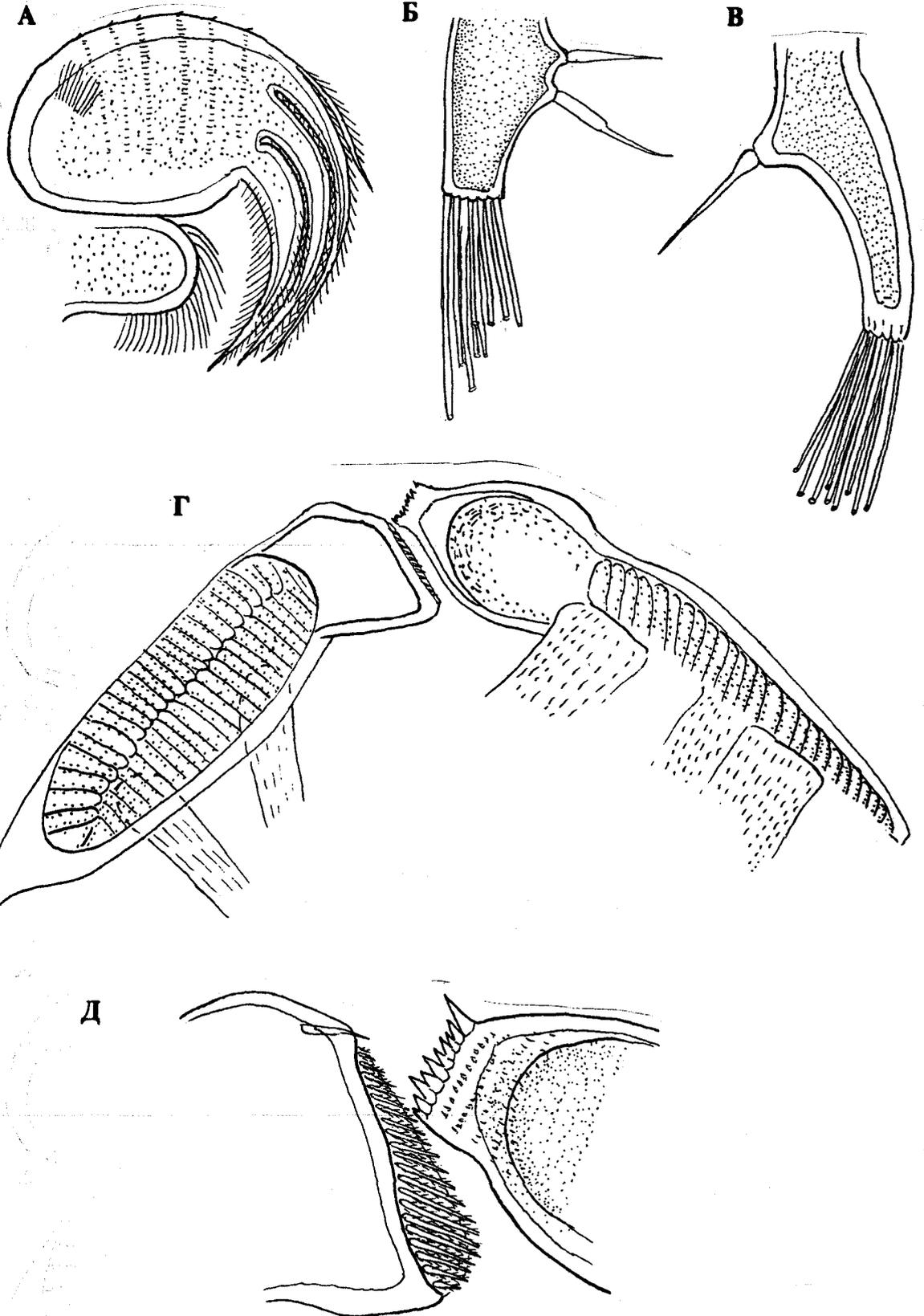
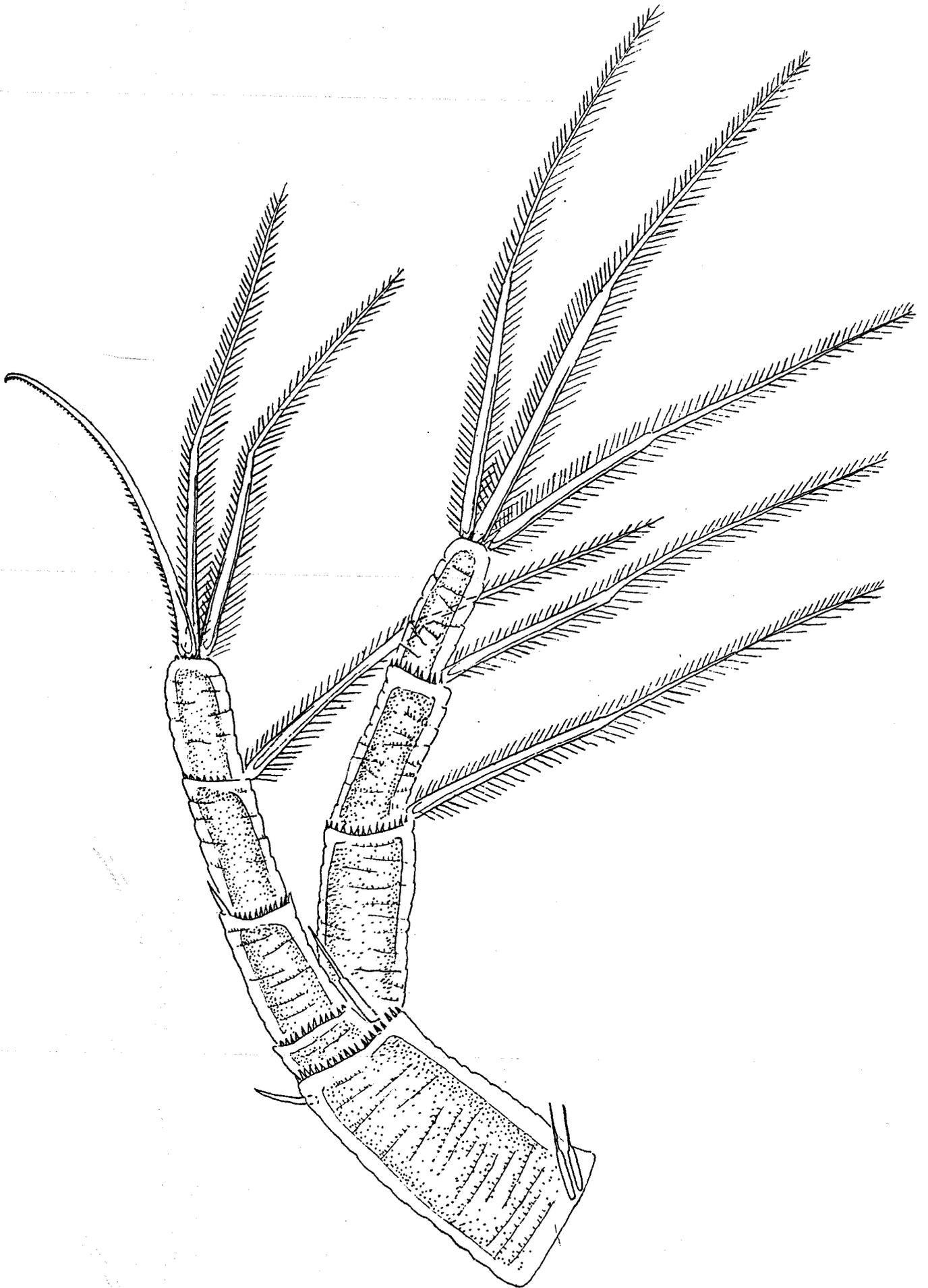


рис. 9
Придатки головы

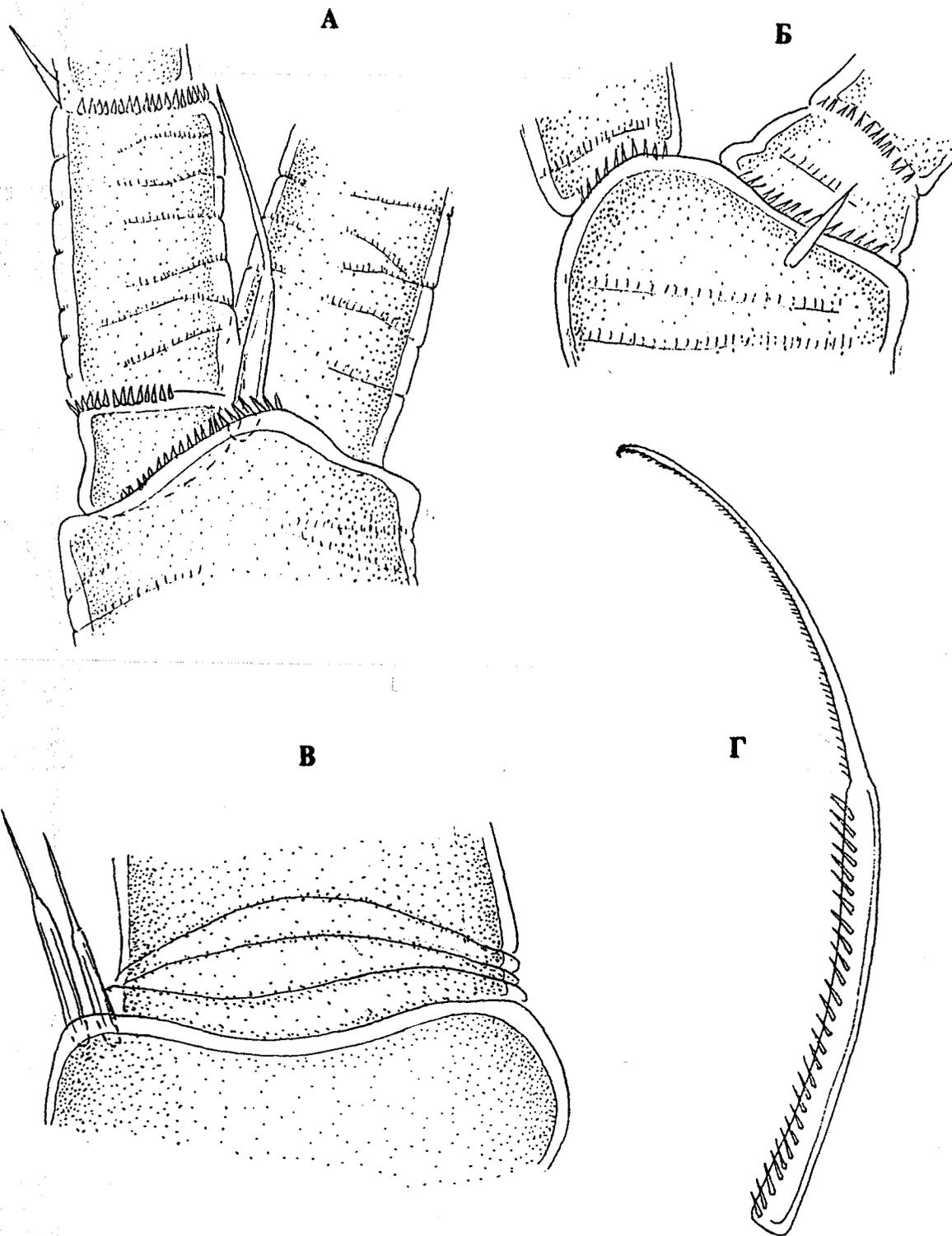


А - максиллула, Б - антеннула самца, В - антеннула самки, Г - мандибулы, Д - молярные края мандибул. *S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое.

рис. 10
Антенна



S. vetulus, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое

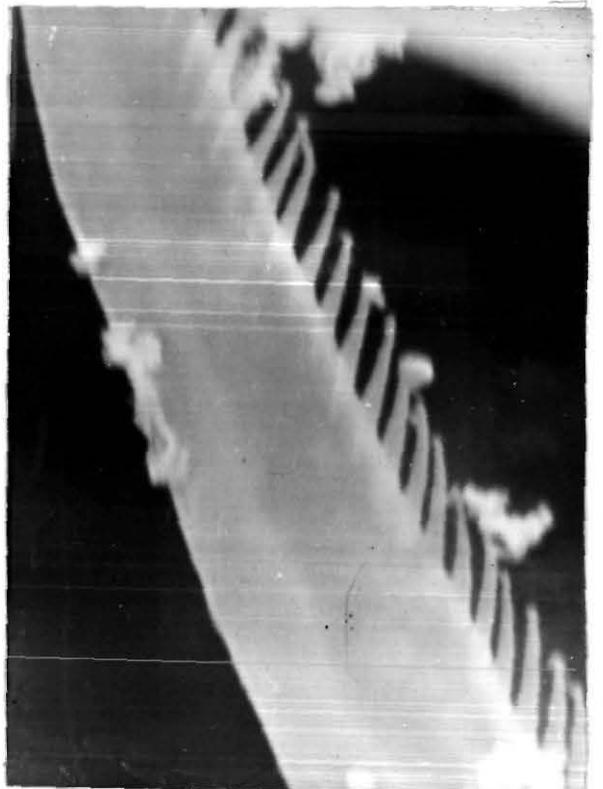


А - дистальная часть базиподита изнутри, Б - дистальная часть базиподита снаружи, В - основание базиподита, Г - крючконосная щетинка дистального членика верхней ветви. *S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое

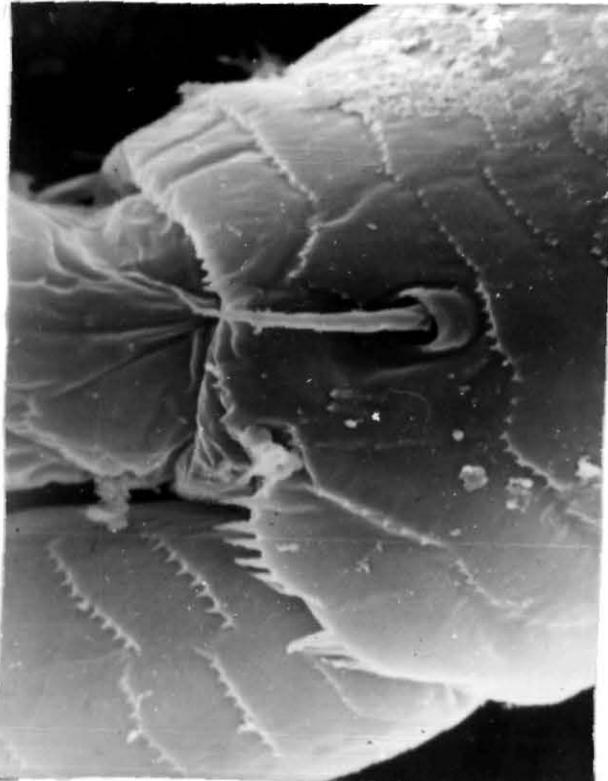
А



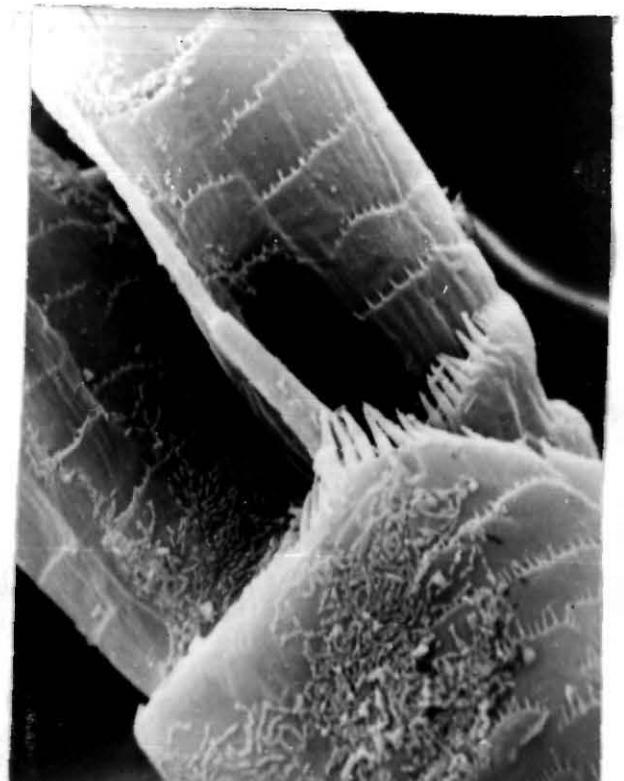
Б



В

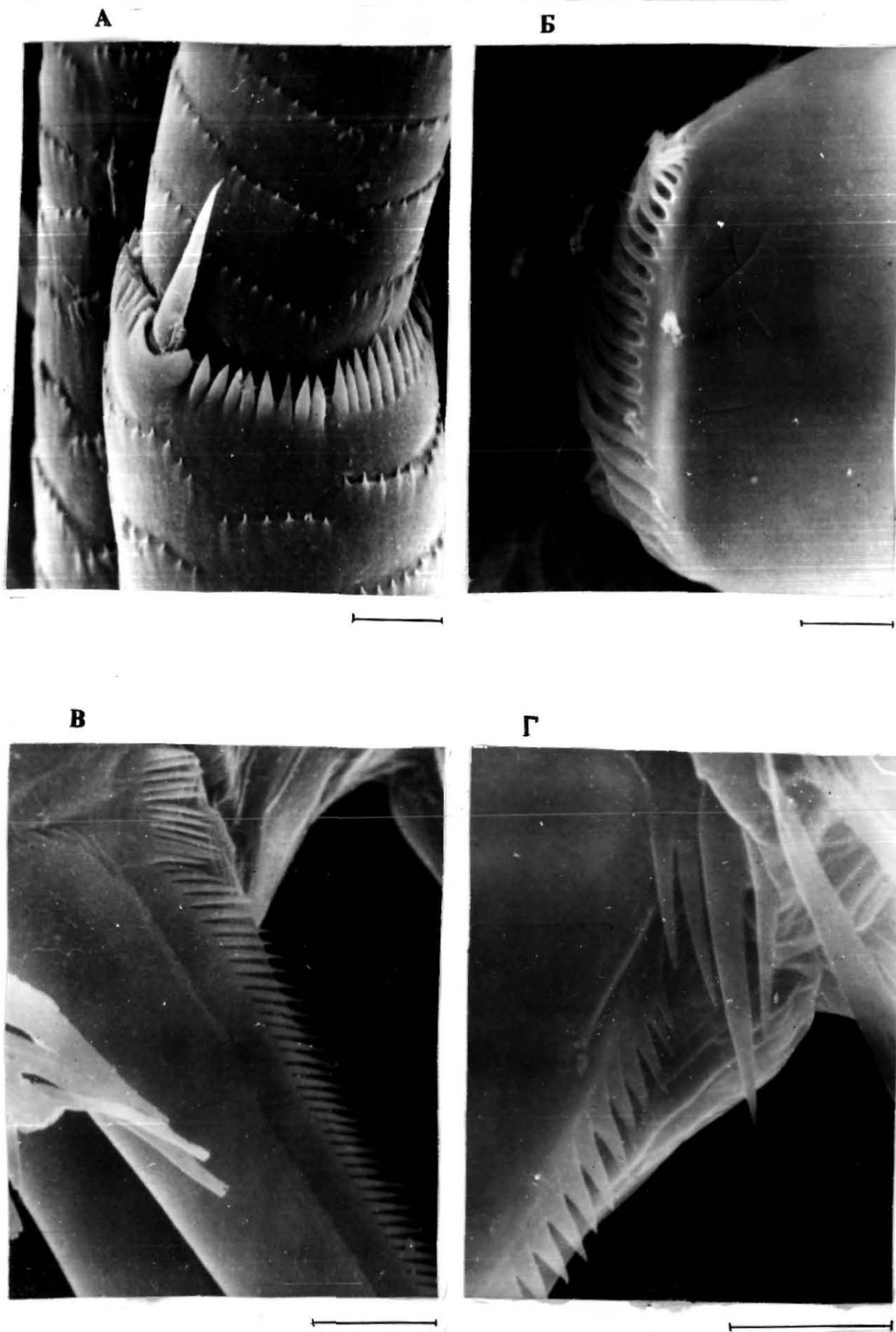


Г



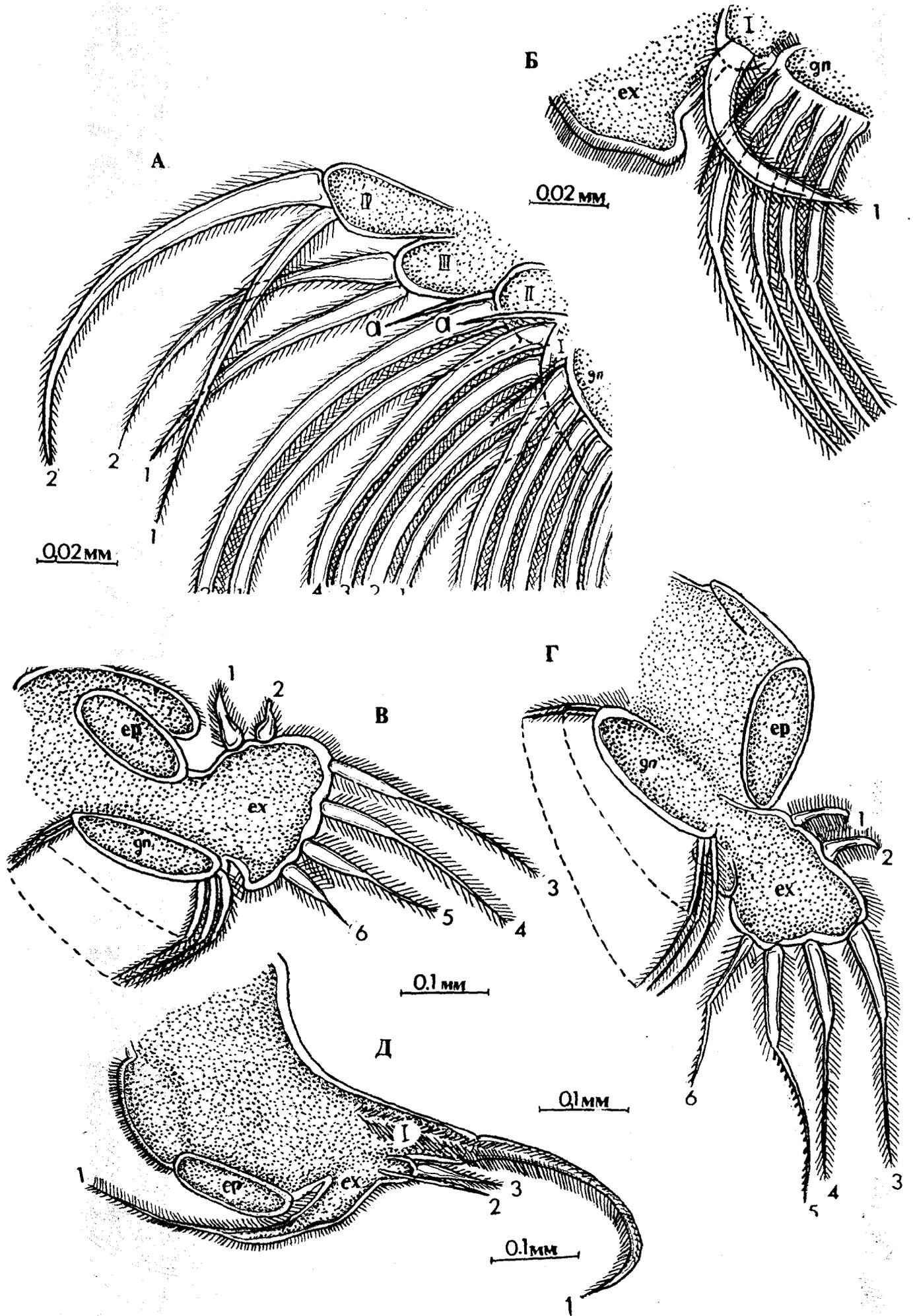
А - конец крючконосной щетинки дистального членика верхней ветви,
 Б - середина крючконосной щетинки, В - дистальный конец базиподита
 снаружи, Г - дистальный конец базиподита изнутри (Московская обл.,
 Рузский р-н, оз. Глубокое). Масштаб 30мкм (А, Б), 10мкм (В, Г).

Детали строения антенны, мандибулы и коготка

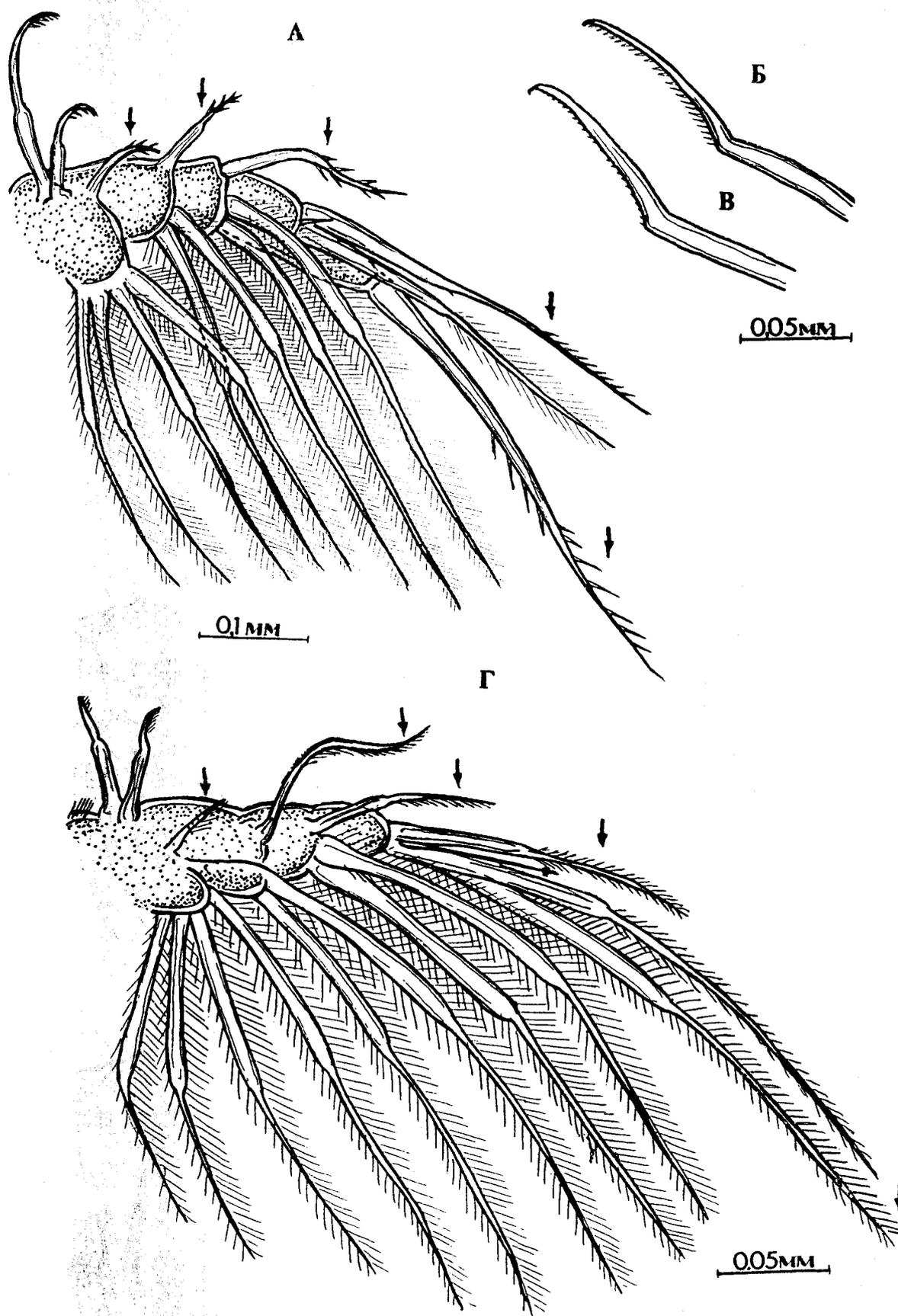


А - дистальный конец второго членика верхней ветви антенны (*S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое), Б - молярный край мандибулы сбоку (*S. mixtus*, Киргизия, оз. Кыла-Коль), В - основание коготка (*S. mixtus*, г. Казань), Г - основание коготка (*S. serrulatus*, Московская обл., Полушкино). Масштаб 10мкм.

рис. 15
Торкальные конечности самки

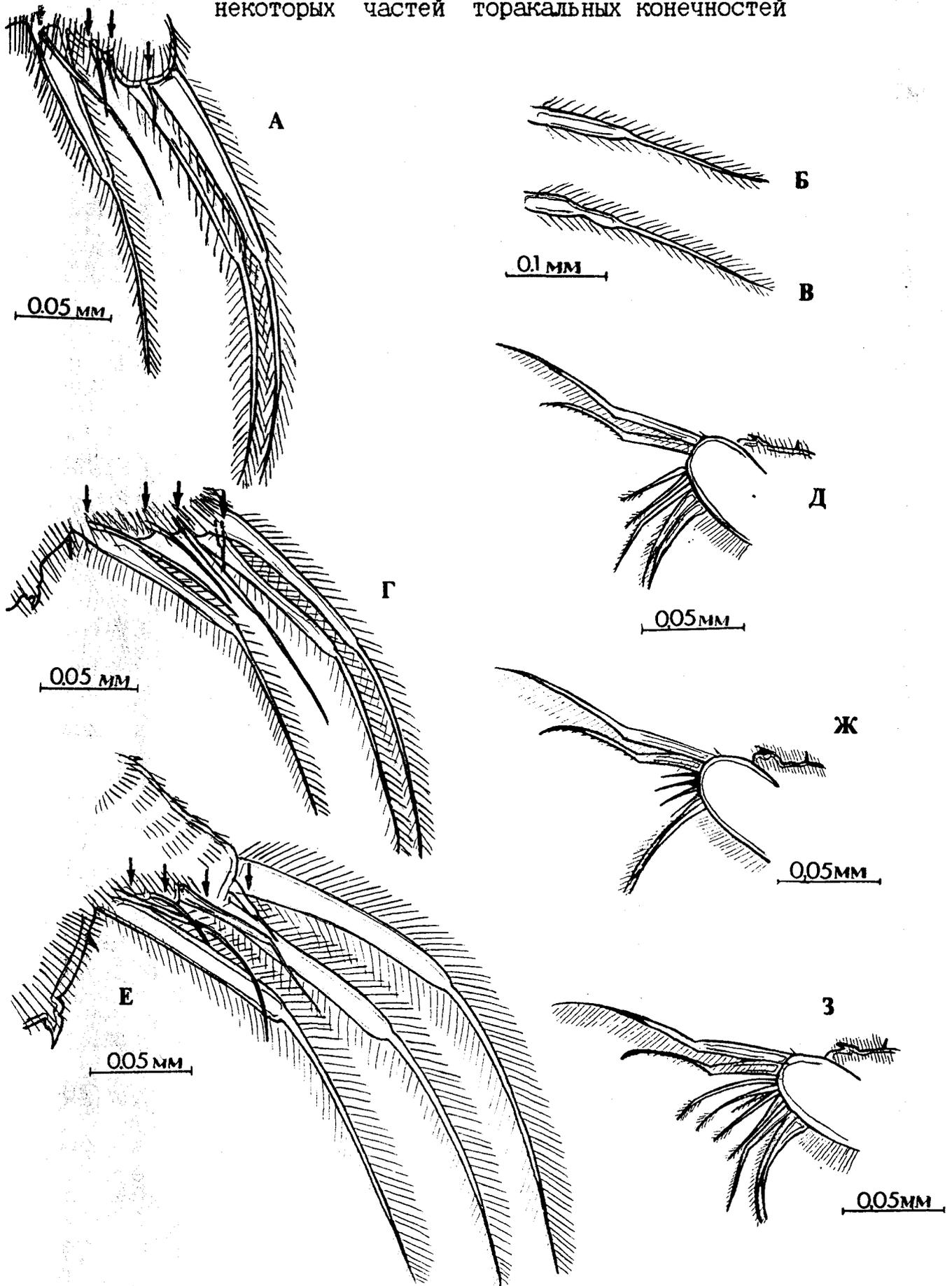


А - эндит нIII снаружи, В - эндит нIV снаружи, В - нIII изнутри, Г - нIV изнутри, Д - нV. Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое. Обозначения см. в разделе "Материал и методика"

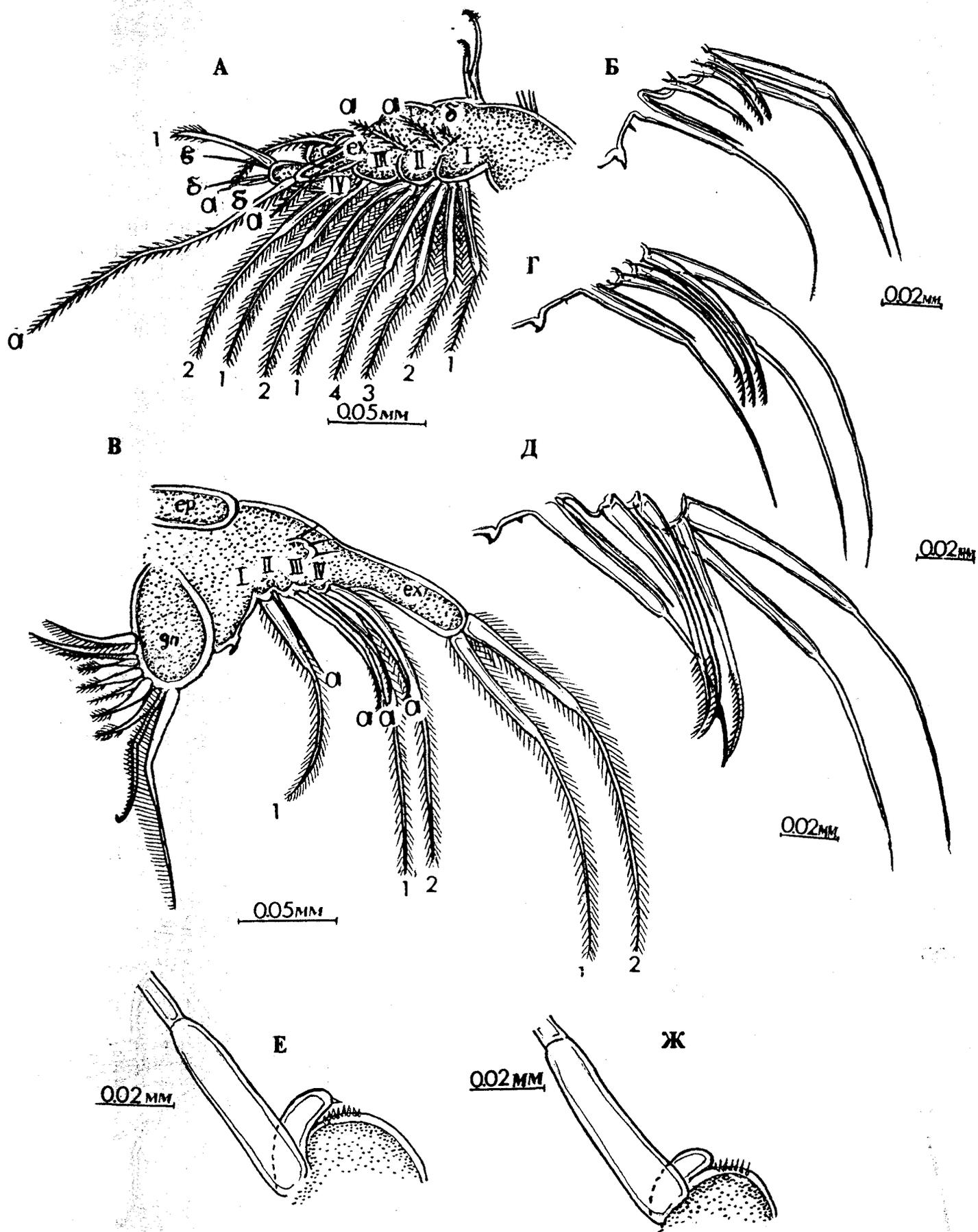


А - нI *S. serrulatus* снаружи (Московская обл., Полушкино), Б - девятая щетинка гнатобазы *S. serrulatus* нII изнутри (Московская обл., Полушкино), В - то же *S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое, Г - нI *S. congener* снаружи. Стрелками показаны внутренние щетинки

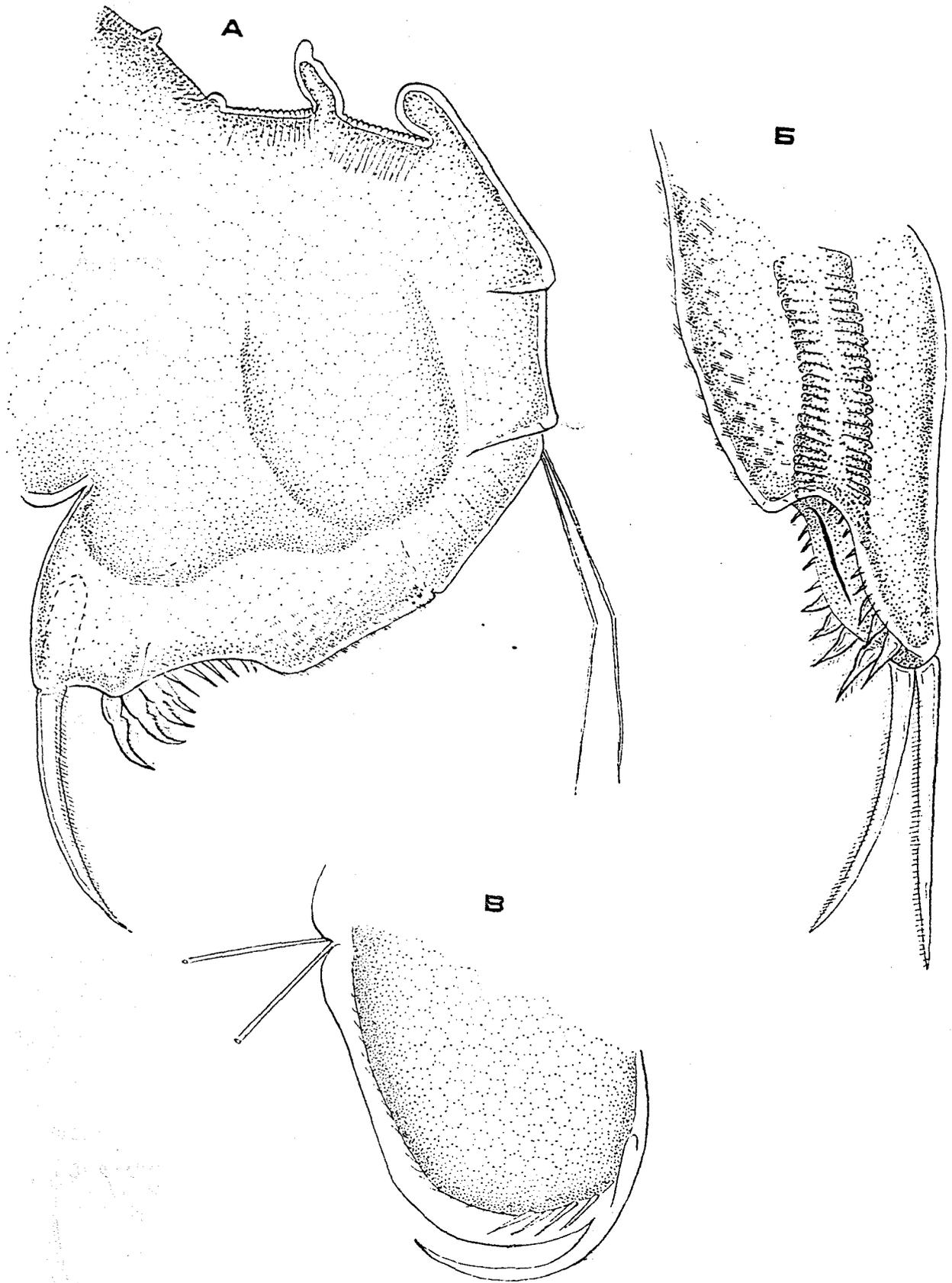
рис. 17
 Межвидовые различия и изменчивость
 некоторых частей торакальных конечностей



А - эндит III *S. vetulus* изнутри (Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое), Б - щетинка экзита III без "перехвата" (*S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое), В - щетинка экзита III с "перехватом" (*S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое), Г - эндит III *S. congener* изнутри, Д, Ж, З - травматическая изменчивость гнатобазы III *S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое, Е - эндит III *S. serrulatus* изнутри (Московская обл., Полушкино). Стрелками показаны внутренние

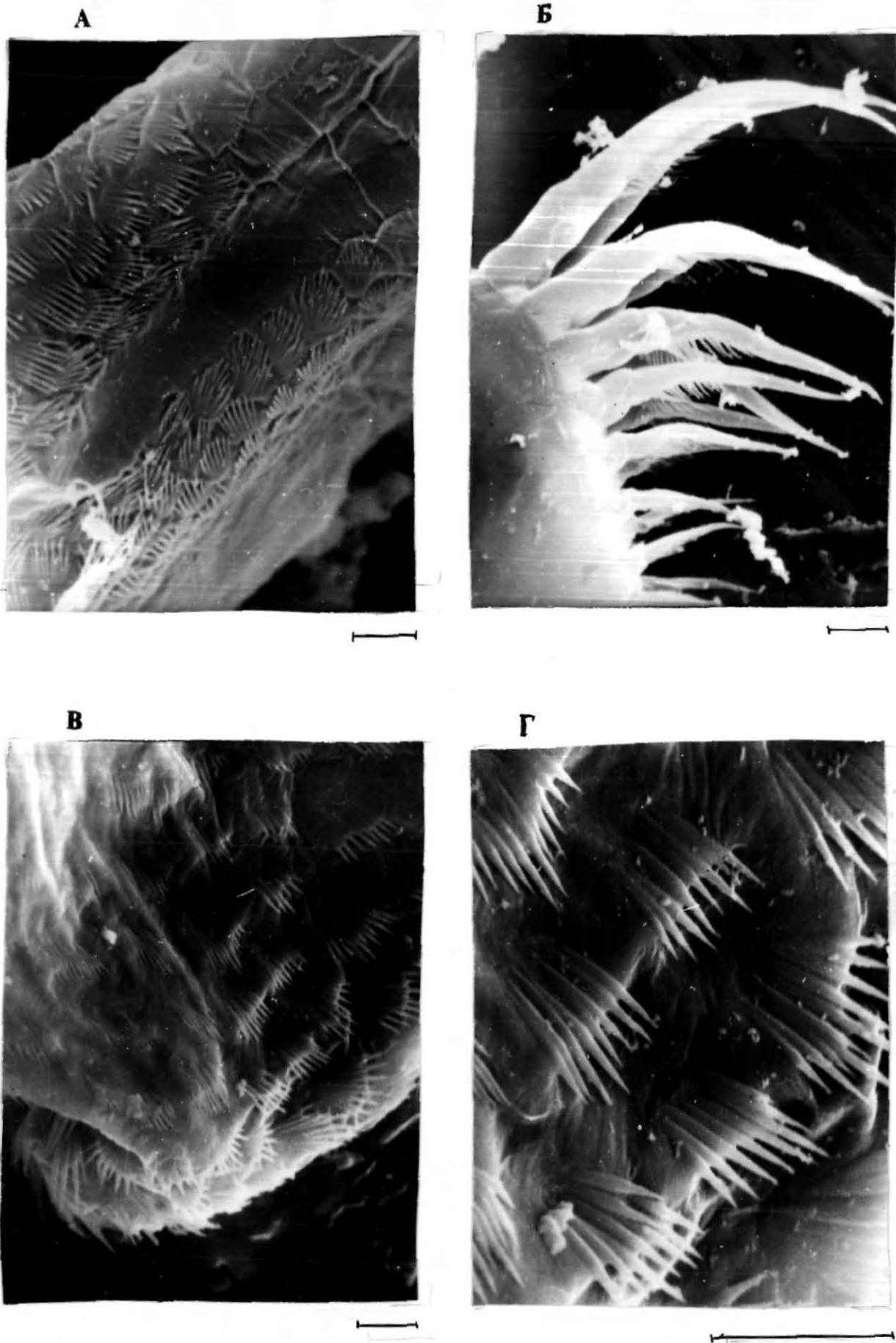


А - нI снаружи, Б - эндит нIII новорожденного самца снаружи, В - нIII изнутри, Г - эндит нIII ювенильного самца среднего размера изнутри, Д - эндит нIII половозрелого самца изнутри, Е - выступ эндита нIII половозрелого самца сверху, Ж - то же у ювенильного самца. Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое. Обозначения см. в разделе "Материал и методика"

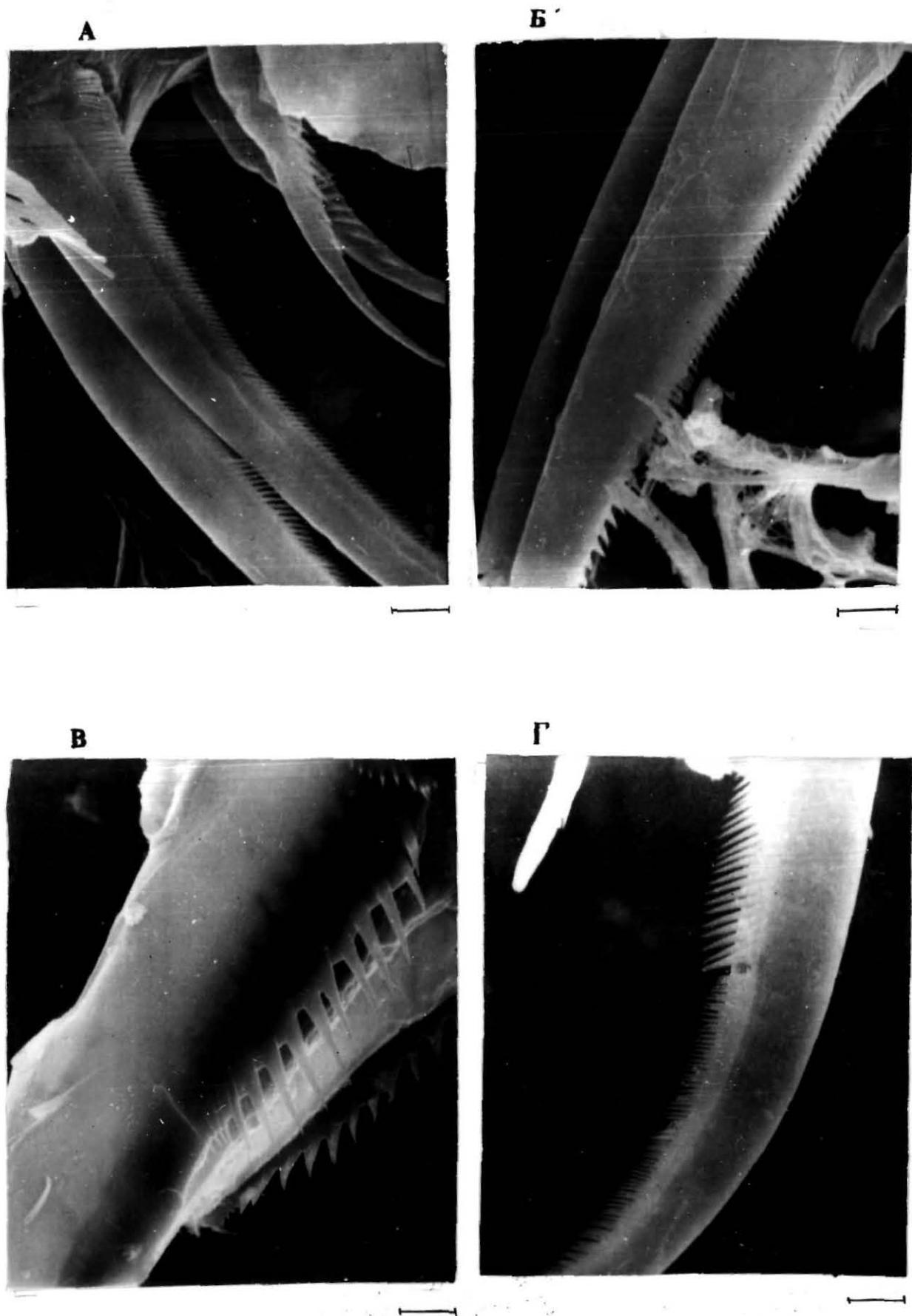


А - вид сбоку, Б - вид сзади, В - постабдомен новорожденной самки

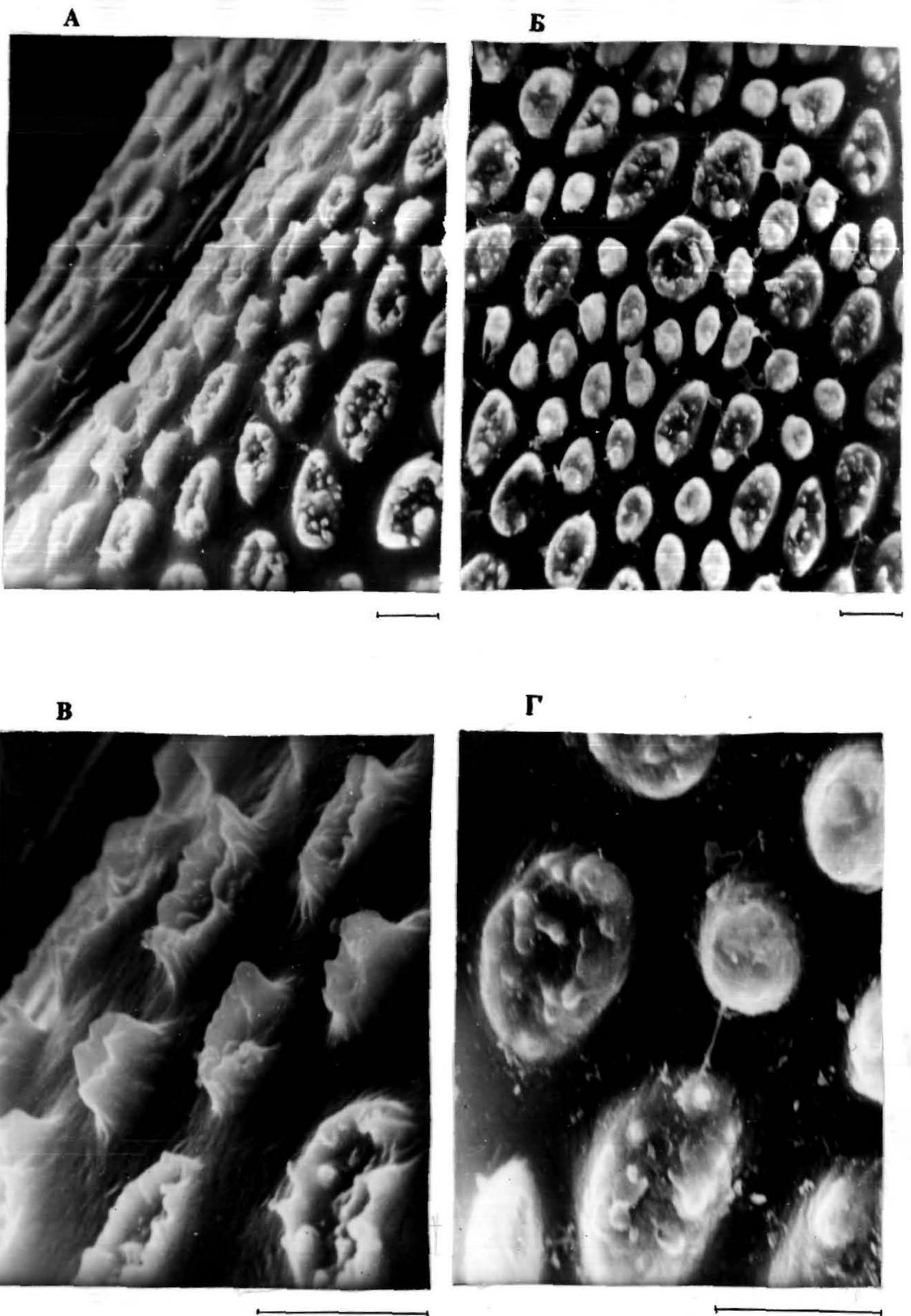
Детали строения постабдомена



А - дорсальный край (*S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое), Б - анальные зубцы (*S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое), В - супраанальный выступ (*S. serrulatus*, Московская обл., Полушкино), Г - сетулы на дорсальном крае постабдомена (*S. serrulatus*, Московская обл., Полушкино). Масштаб 10мкм (А, В, Г) и 30мкм (Б).

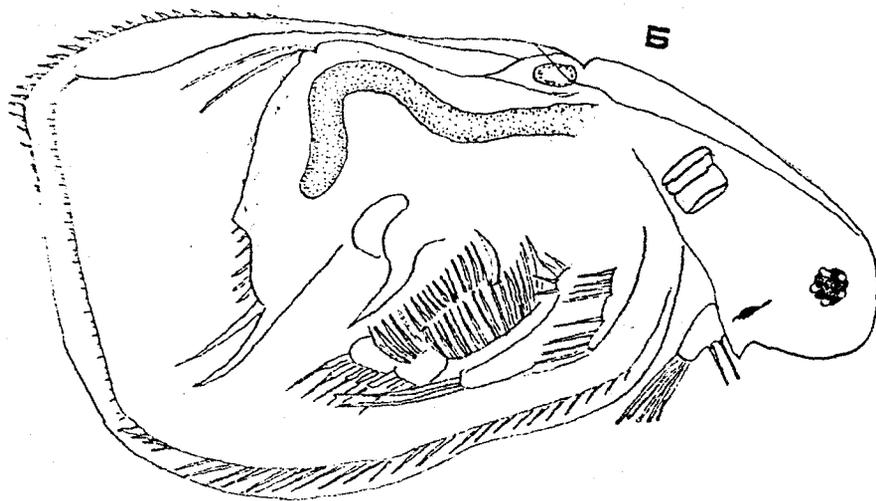
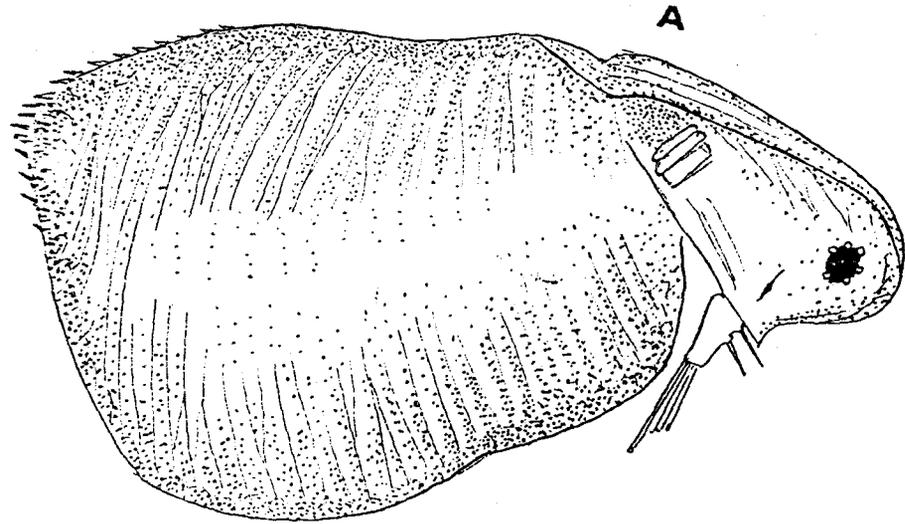


А - *S. vetulus* (окрестности г. Казань), В - *S. serrulatus* (Московская обл., Полушкино), В' - *S. exspinosus* (г. Набережные Челны), Г - *S. congener* (Московская обл., Рузский р-н, Тереховский пруд). Масштаб 10мкм.



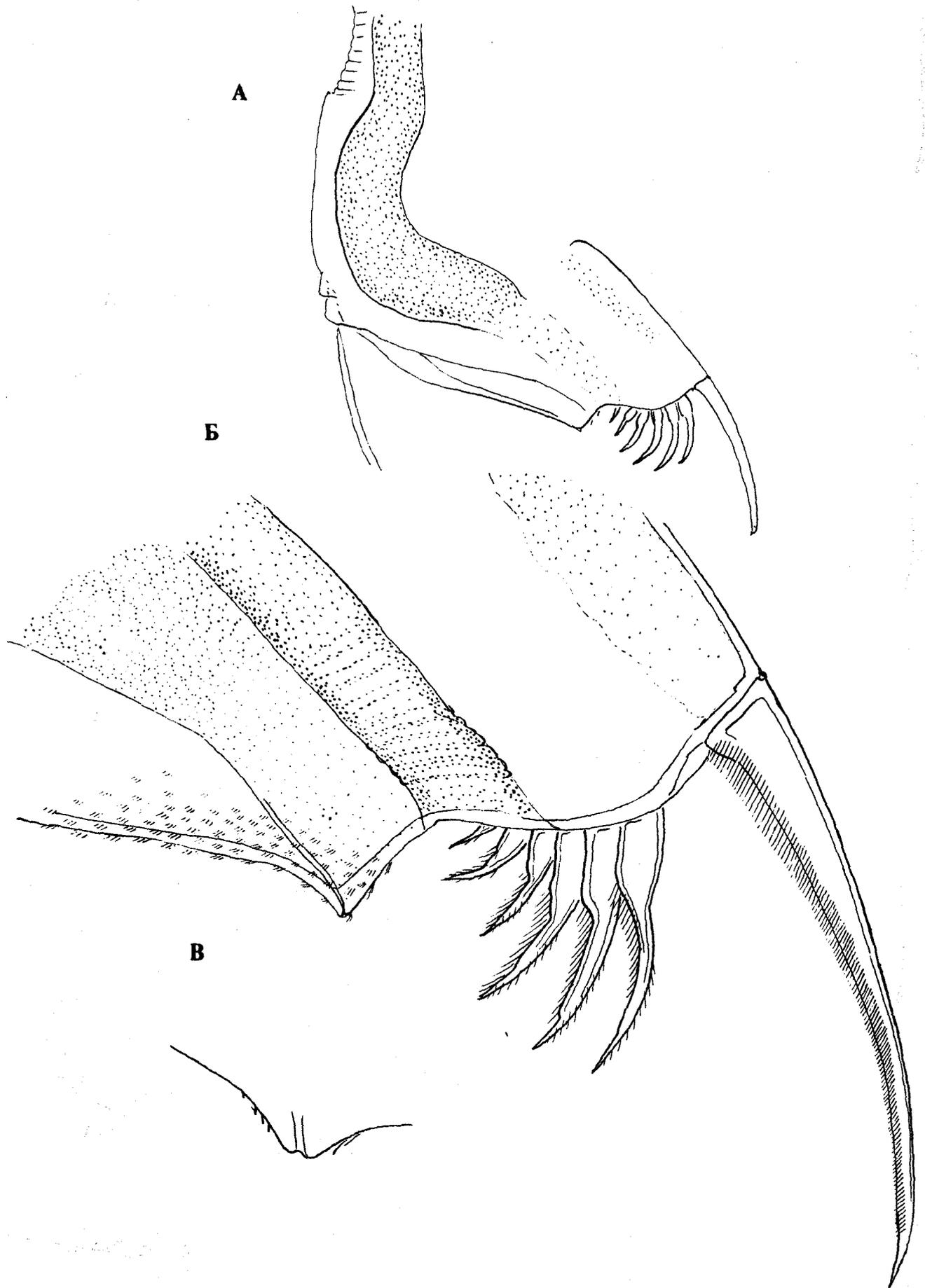
А - дорсальный край эфиппиума сбоку, Б - середина эфиппиума, В - дорсальный край эфиппиума сбоку, Г - середина эфиппиума (*S. vetulus*, Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое). Масштаб 10мкм.

рис. 24
Самец *S. vetulus*
(Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое)

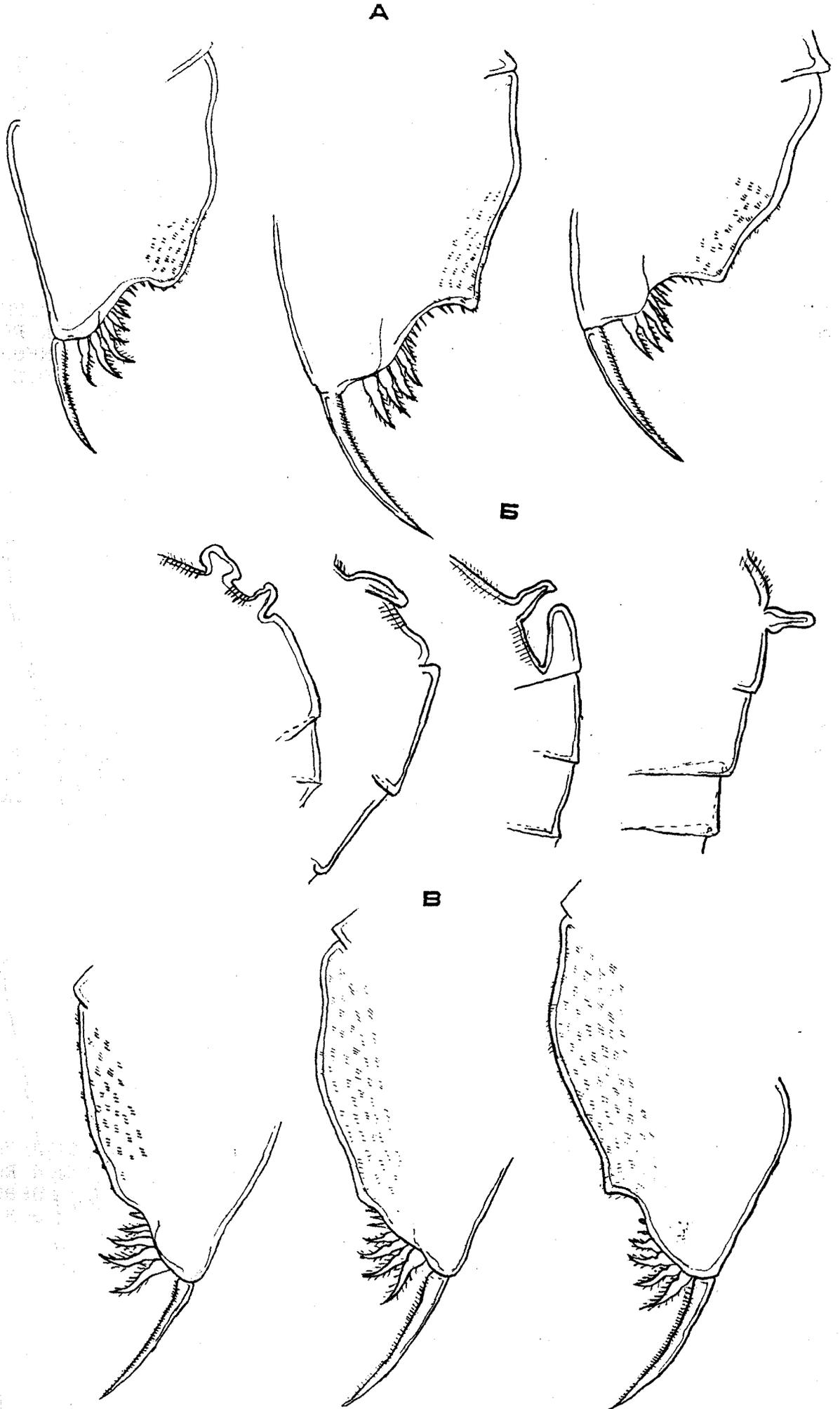


А - общий вид, Б - вид со снятой створкой

рис. 25
Постабдомен самца *S. vetulus*
(Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое)



А - общий вид, Б - дистальная часть, В - супраанальный выступ

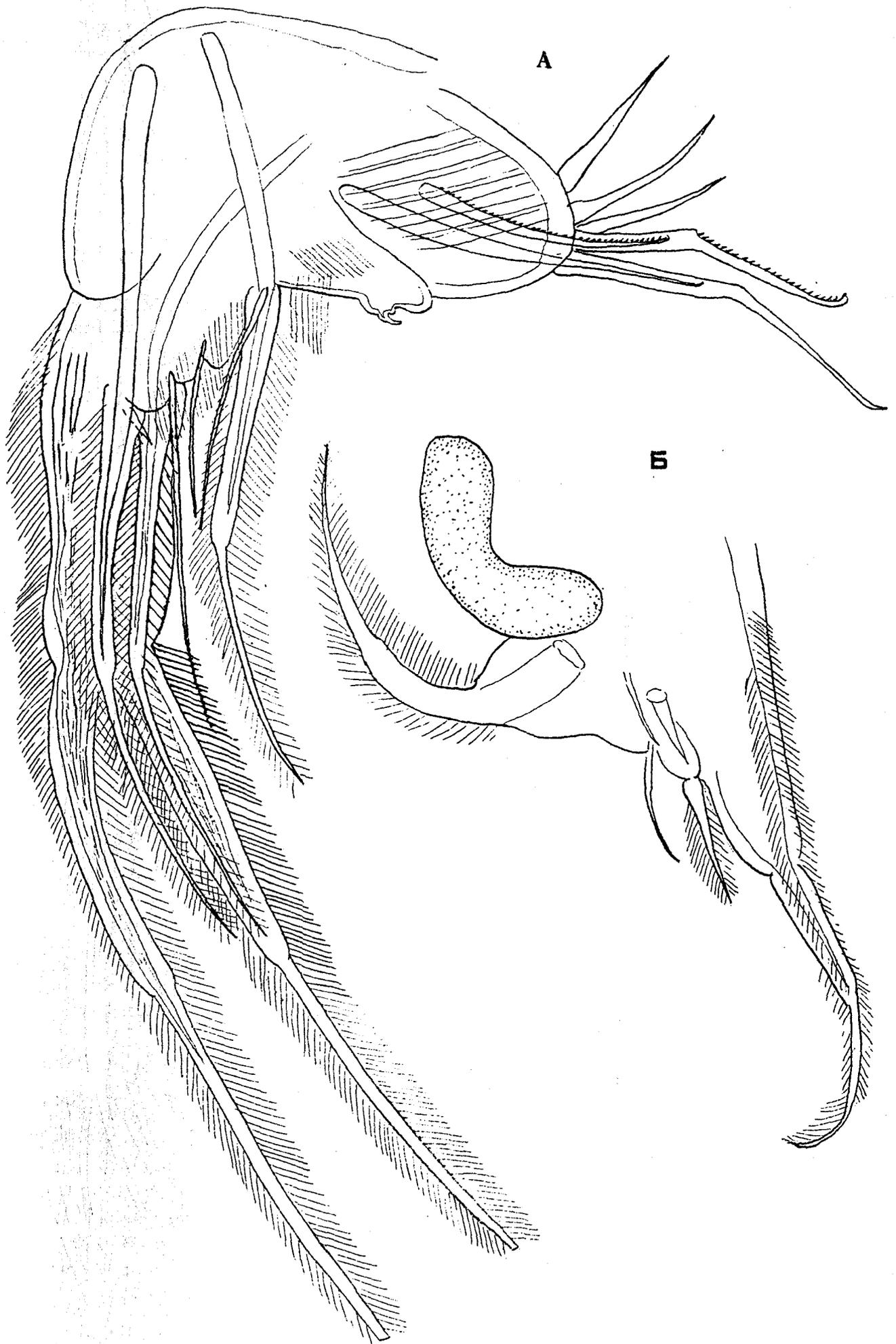


А - индивидуальная изменчивость постабдомена самки, Б - индивидуальная изменчивость абдоминальных выростов самки, В - возрастные изменения постабдомена самца (Московская обл., Рузский р-н, оз. Пруды)

рис. 27
Линька постабдомена и первой торакальной конечности
самки *S. congener*



А - постабдомен перед линькой, Б - постабдомен, в котором начина-
ется закладка новых покровов, В - первая торакальная конечность
перед линькой

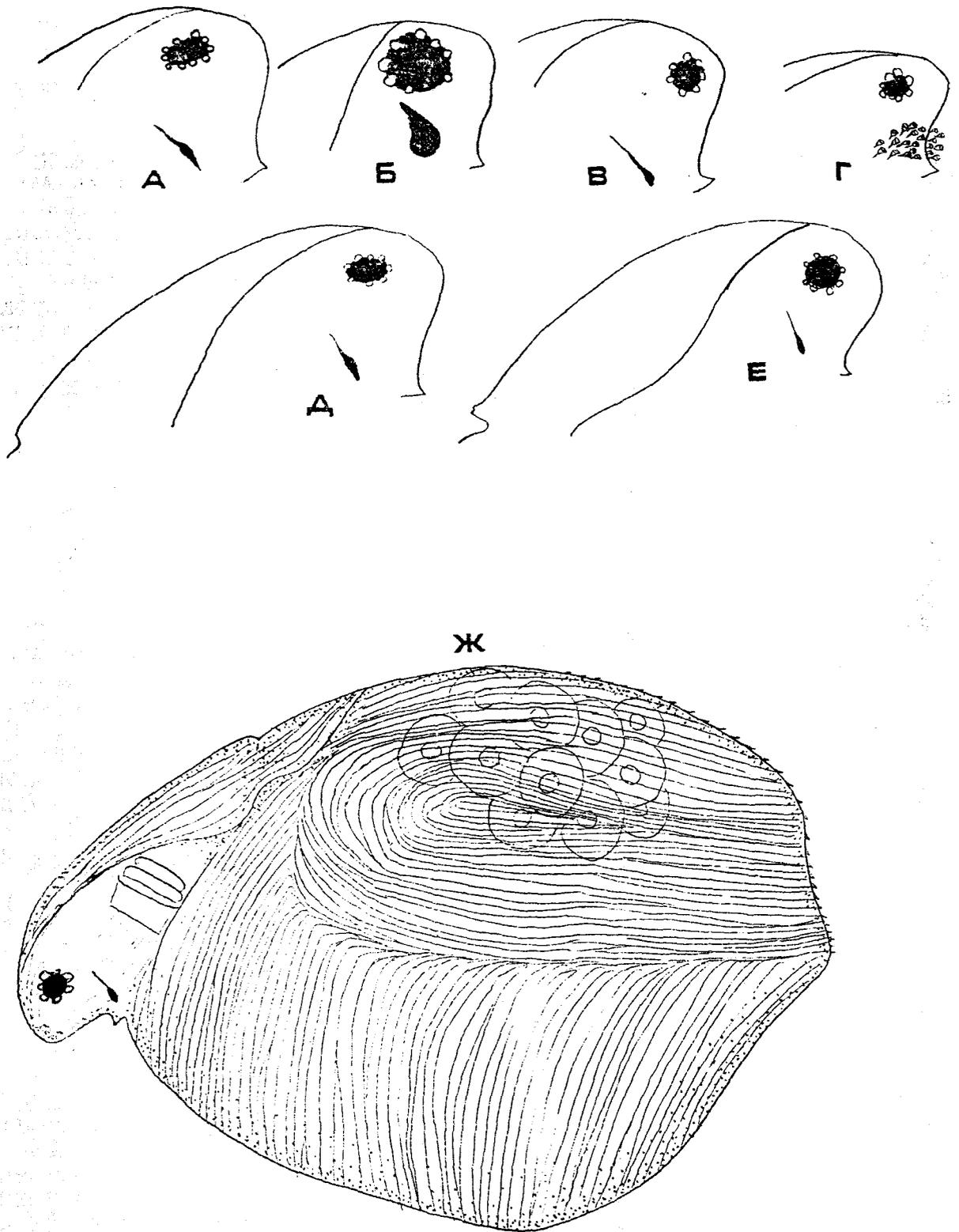


А - вторая торакальная конечность перед линькой, Б - пятая торакальная конечность перед линькой

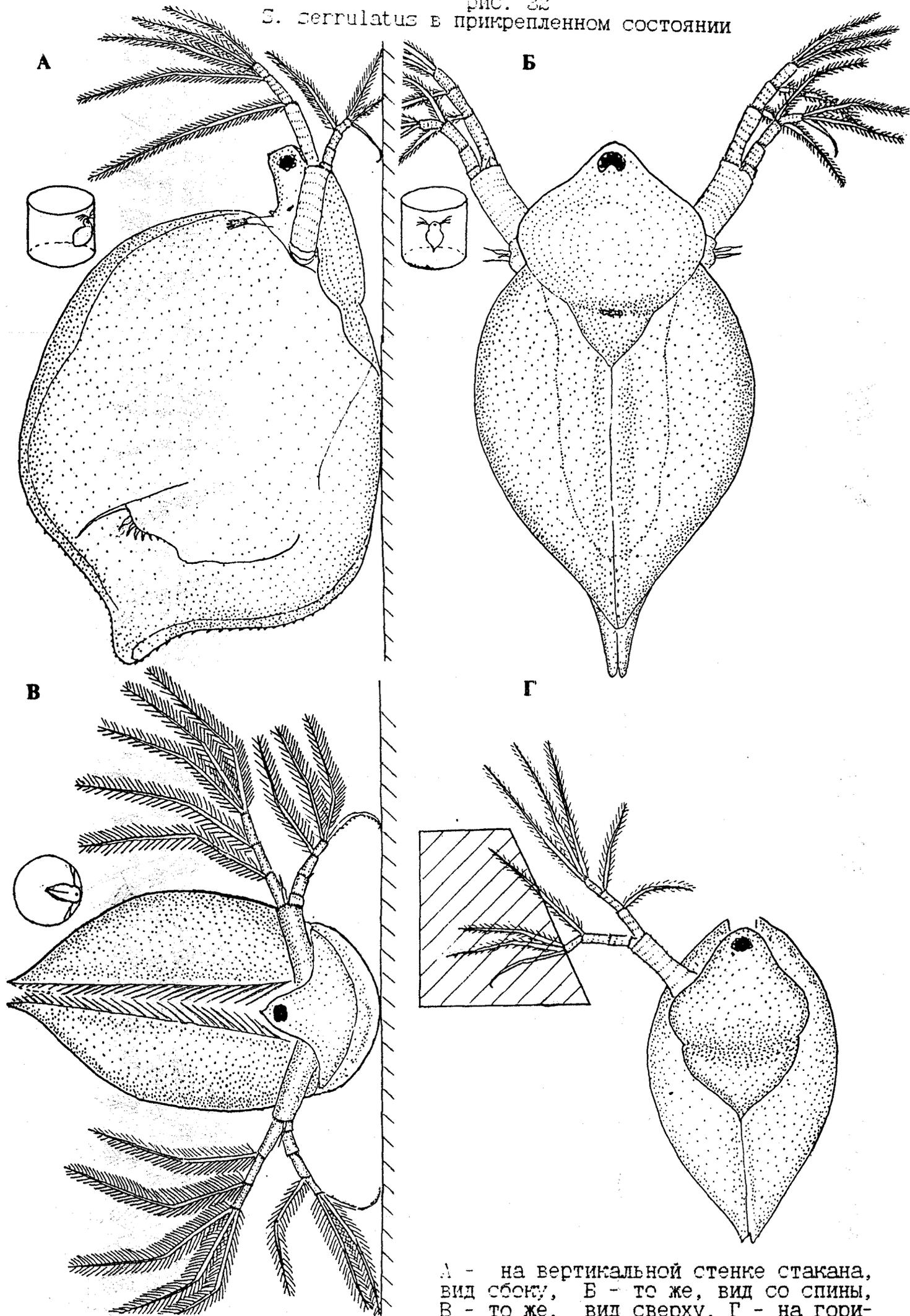


А - конечность перед линькой, Б - конечность после линьки

рис. 30
 Морфологические изменения связанные с экологическими факторами
 и переходом от партеногенеза к гамогенезу

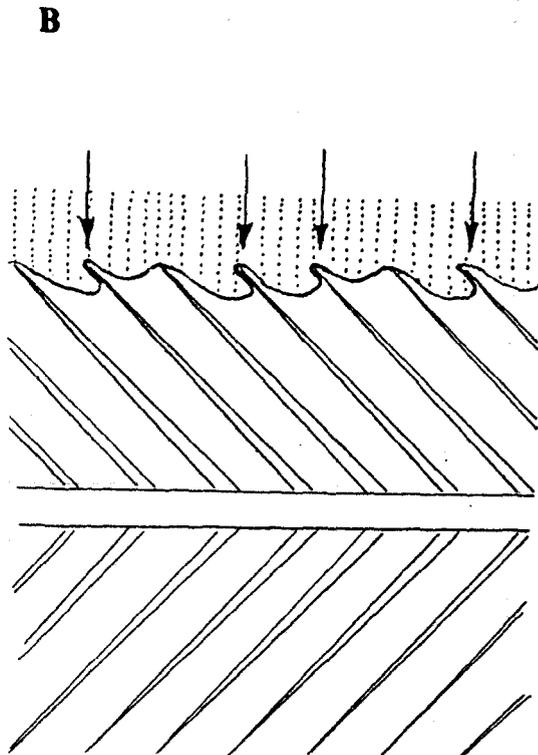
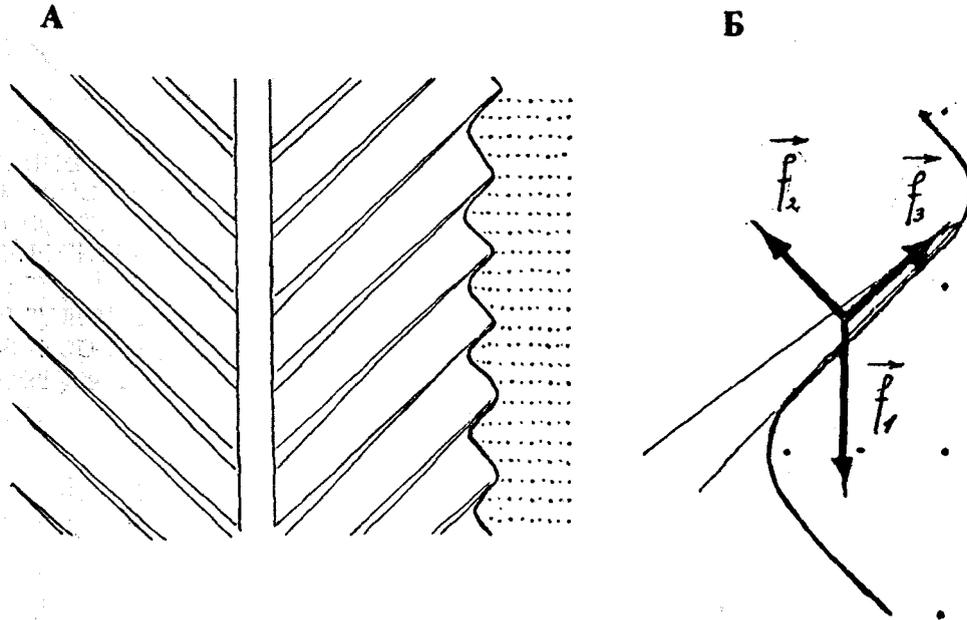


А-В - изменения размера глазка *S. vetulus* в зависимости от температуры (Московская обл., г. Зеленоград): А - голова особи из пробы от 12.5.1990, В - то же из пробы от 5.9.1990, В - то же из пробы от 5.9.1990 после 17-дневного содержания в тепле, Г - голова самки *S. vetulus* с редуцированным глазком, поросшая в вентральной части сидячими инфузориями (Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое), Д - голова *S. vetulus* без "затылочного" выступа (Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое), Ж - партеногенетическая самка *S. mixtus*, готовящаяся к переходу к гамогенезу (З. Сибирь, г. Сургут)

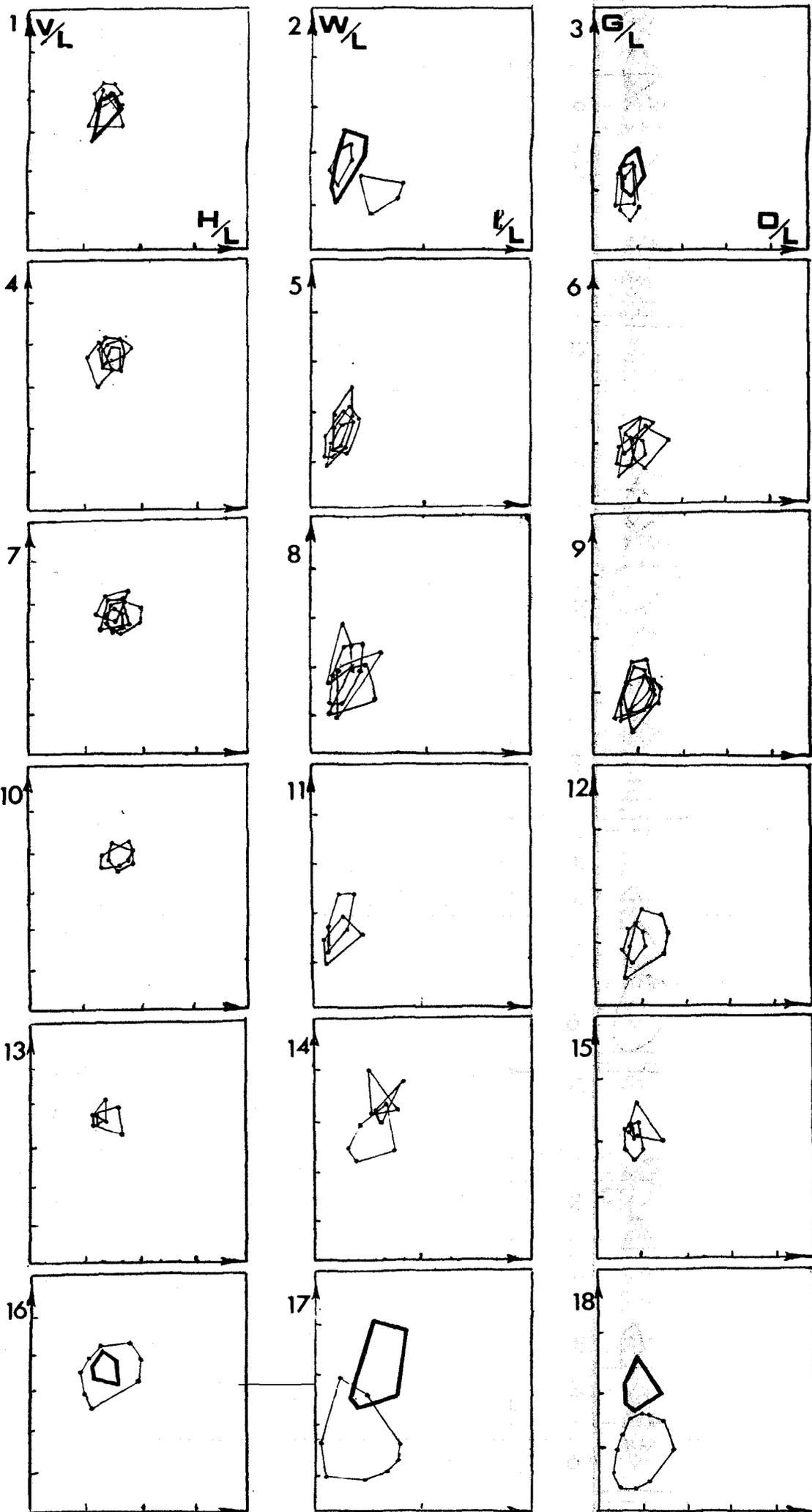


А - на вертикальной стенке стакана, вид сбоку, Б - то же, вид со спины, В - то же, вид сверху, Г - на горизонтальном стекле снизу, вид сверху

рис. 33
 Схемы, иллюстрирующие физический механизм
 прикрепления *Simoscephalus* к вертикальным поверхностям



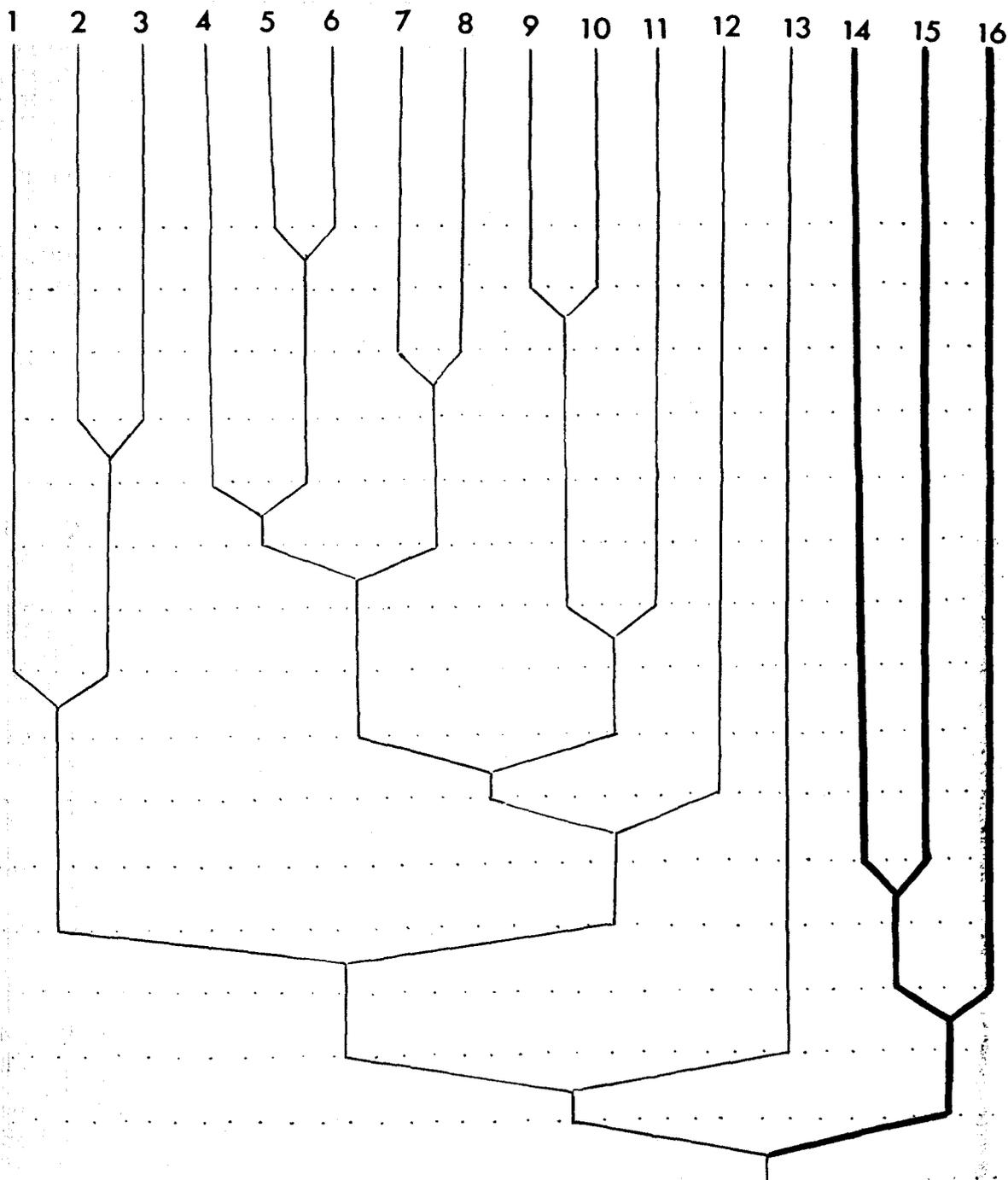
А - щетинка верхней ветви антенны, закрепленная за вертикальную неровную поверхность при помощи сетул, Б - сетула, удерживающаяся на неровности субстрата за счет силы трения, подобно телу на наклонной плоскости (f_1 - доля веса тела в воде, приходящаяся на данную сетулу, f_2 - сила сопротивления опоры, f_3 - сила трения покоя между сетулой и опорой), В - закрепление щетинки верхней ветви антенны за неровную горизонтальную поверхность снизу (стрелками помечены сетулы, которым удалось зацепиться за неровности)



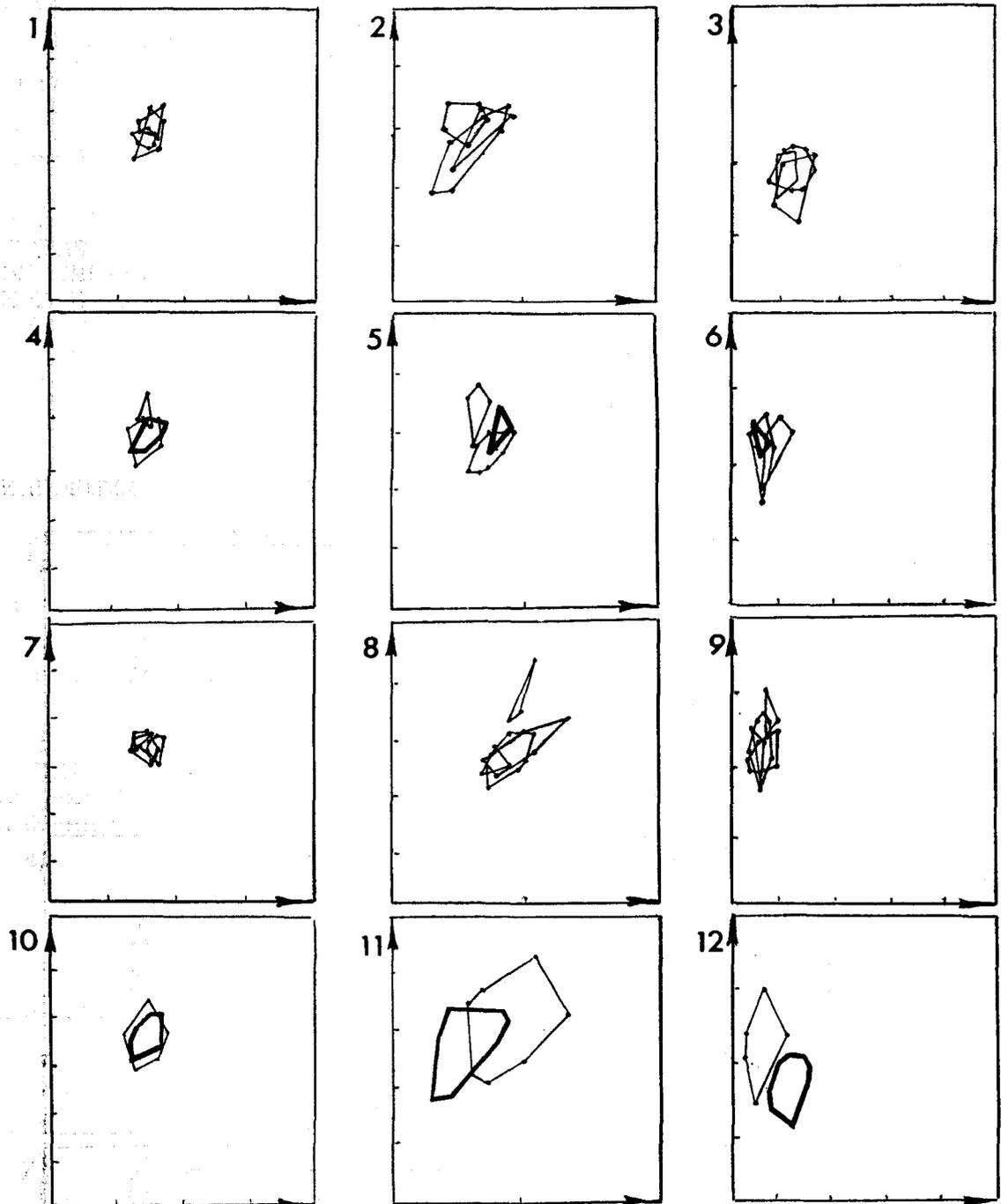
Пояснения см. на следующей странице

1-12 - *S. vetulus*: 1-3 - Дания, Швеция (жирной линией выделена типовая серия *S. vetulus*), 4-6 - север Европейской части России, 7-9 - средняя полоса Европейской части России, 10-12 - юг Европейской части России и Крым, 16-18 - суммарная диаграмма (*S. vetulus* показан тонкой линией, *S. mixtus* - жирной). L - длина тела, Н - высота головы, V - ширина головы, l - длина задне-верхнего выступа створок, W - ширина задне-верхнего выступа створок, D - диаметр задне-верхнего выступа створок, G - высота выводковой камеры (см. рис. 3). Масштаб 0,1.

рис. 35
Результаты кластерного анализа 16 выборок
Simoscephalus s.str. из Европы

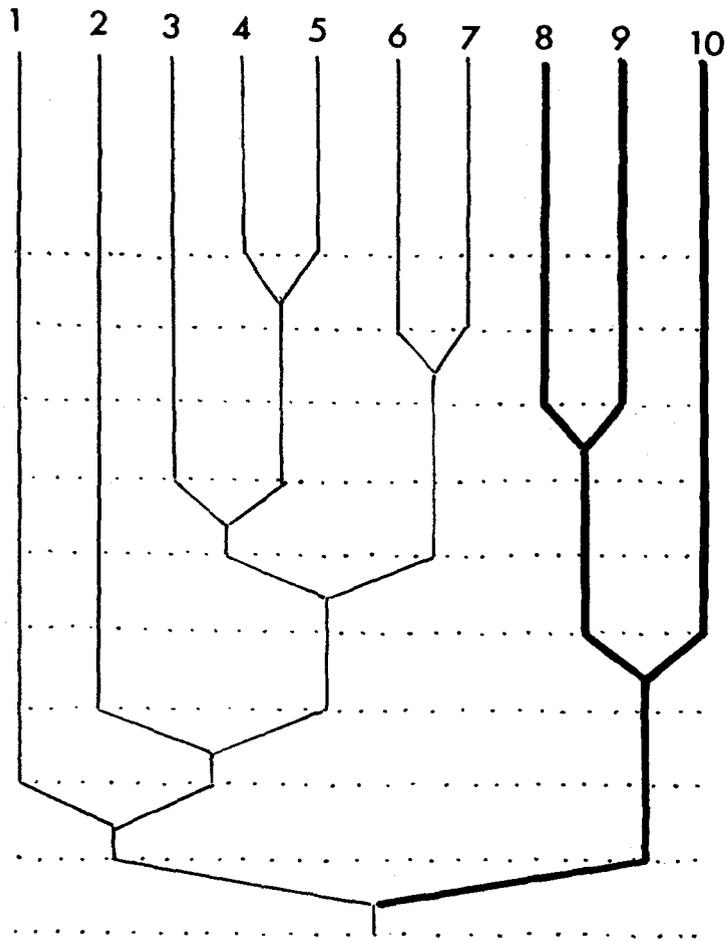


Эта и все последующие дендрограммы построены по четырем признакам: относительная длина (l/L) задне-верхнего выступа створок, его относительная ширина (w/L), его относительный диаметр (D/L) и относительная высота выводковой камеры (H/L). Тонкой линией обозначен *S. vetulus*, жирной - *S. mixtus*. Цифрами обозначены выборки: 1 - Московская обл., 2 - Мурманская обл., 3 - Крым, 4 - Костромская обл., 5 - Вологда обл., 6 - Коми, 7 - Саратов, 8 - Санкт-Петербург, 9 - Костромская обл., 10 - Дания, 11 - Брянск, 12 - Дания, 13 - Швеция, 14 - дельта Волги, 15 - Костромская обл., 16 - Куйбышевская обл.



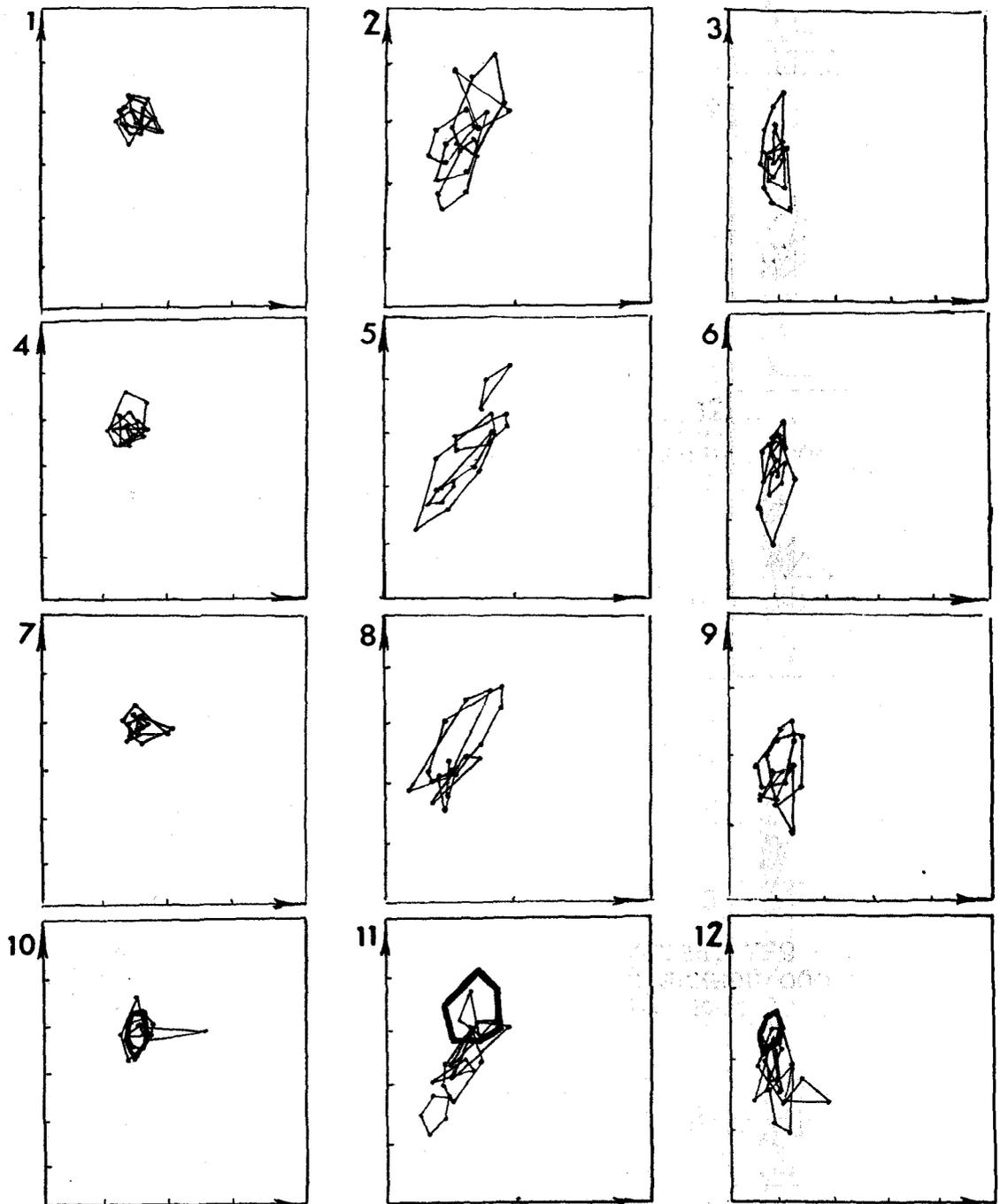
1-3 - *S. mixtus*, 4-9 - *S. vetuloides* (жирной линией выделена типовая серия *S. vetuloides*), 10-12 - суммарные диаграммы (*S. mixtus* - жирная линия, *S. vetuloides* - тонкая линия). Оси координат и масштаб как на рис. 34

рис. 37
Результаты кластерного анализа 10 выборок *Simocerphalus s.str.* из
Восточной Сибири и Дальнего Востока



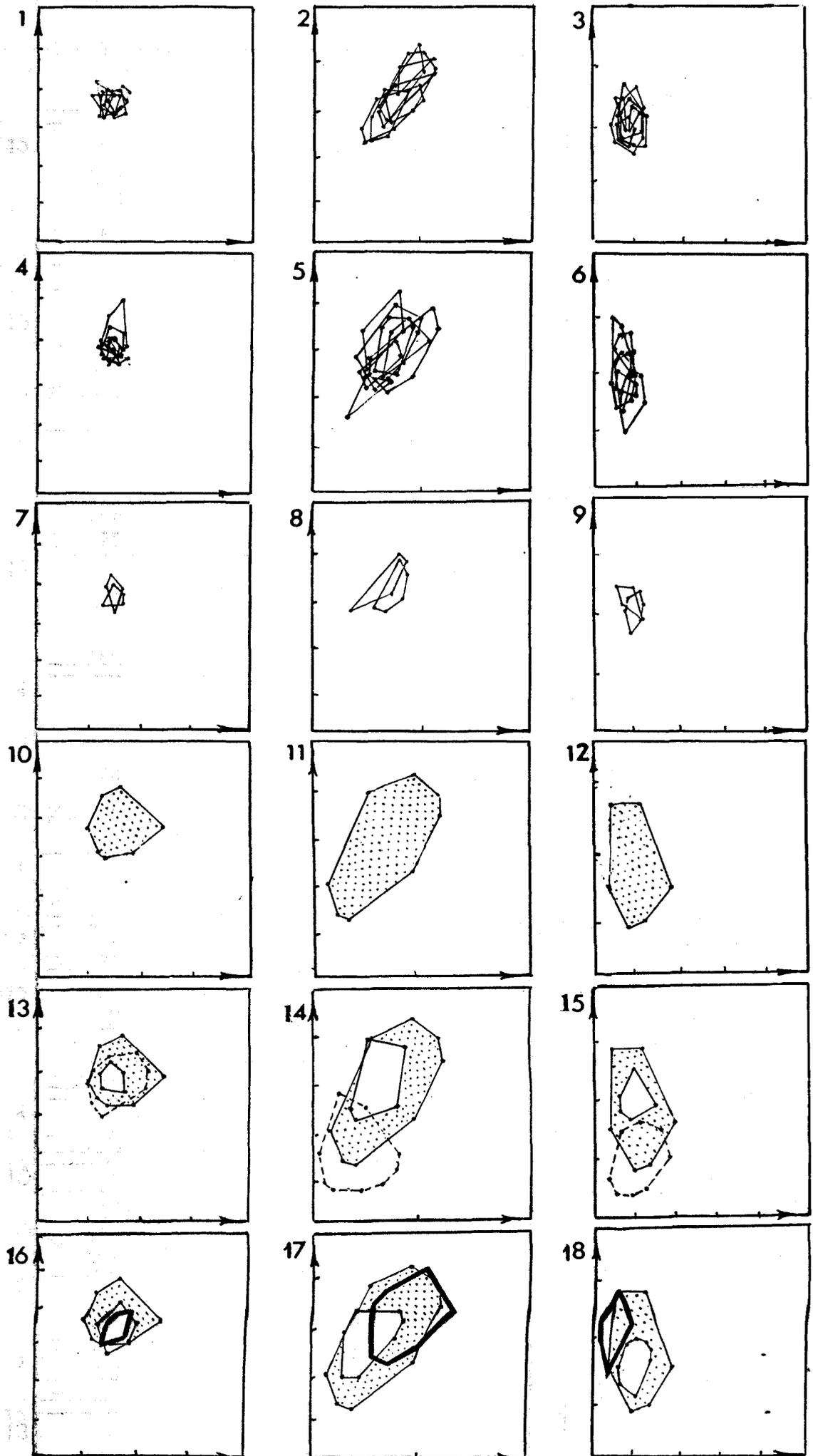
Тонкой линией обозначен *S. vetulooides*, жирной - *S. mixtus*. 1, 6, 8 - Якутия, 1, 4 - Дальний Восток, 3 - Чита, 5 - р. Кольма, 7 - р. Яна, 9 - р. Ангара, 10 - Камчатка

рис. 38
Диаграммы разброса признаков у *S. mixtus* из Азии



1-3 - Узбекистан, 4-6 - Киргизия, Таджикистан, 7-9 - Западная Сибирь, 10-12 - Казахстан, Монголия. Жирной линией обозначена типовая серия *S. mixtus*. Оси координат и масштаб как на рис. 34

рис. 39
Диаграммы разброса признаков у *S. mixtus* из Азии (продолжение)

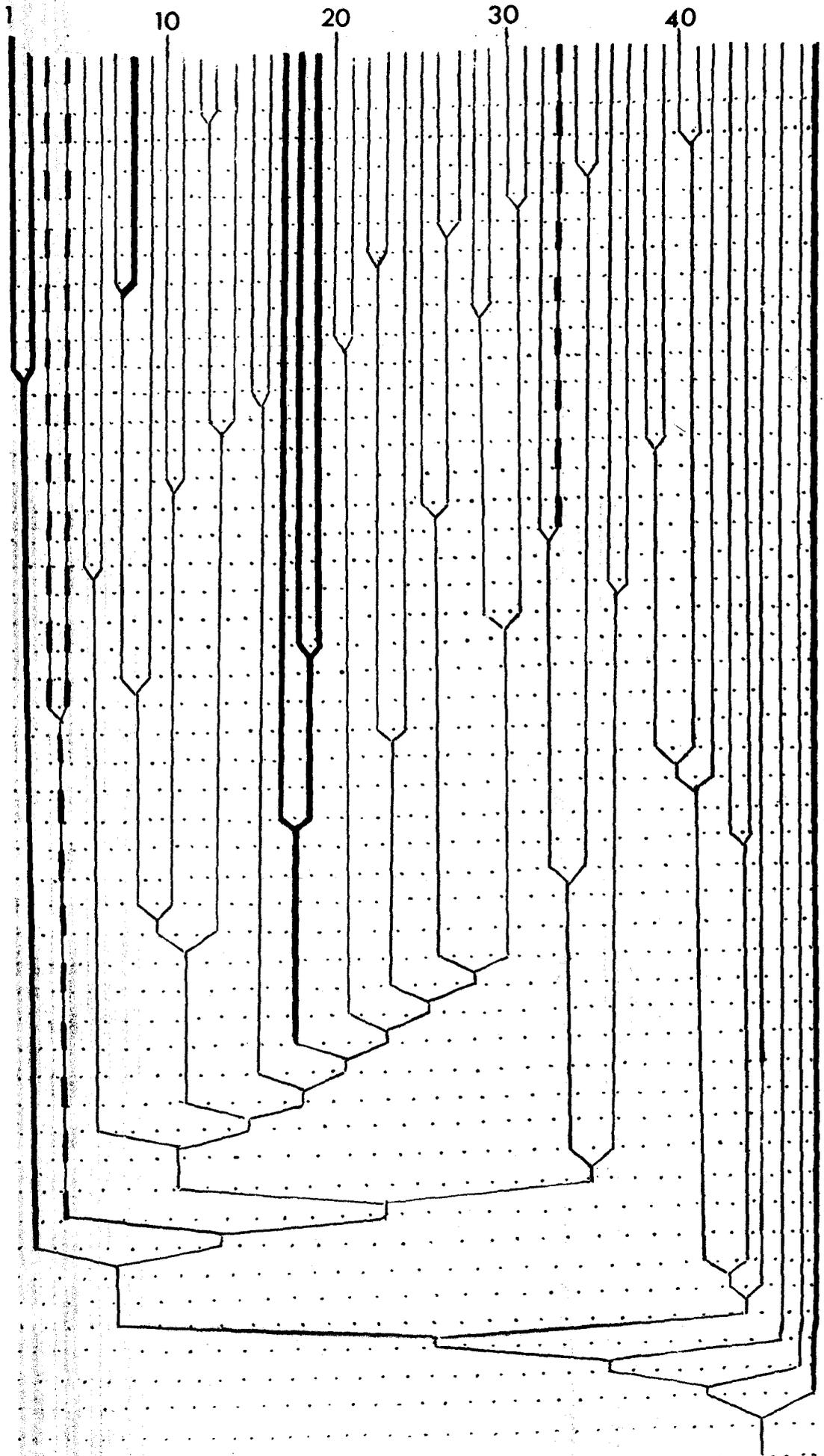


Продолжение см. на следующей странице

Пояснения к рис. 39

1-3 - Индия, 4-6 - Китай, 7-9 - Бангладеш, 10-12 - суммарный контур *S. mixtus* из Азии (за исключением Восточной Сибири), 13-15 - наложение суммарных контуров *S. mixtus* из Азии (тонкая линия, закрашено), *S. vetulus* из Европы (пунктирная линия, не закрашено) и *S. mixtus* из Европы (тонкая линия, не закрашено), 16-18 - наложение суммарных контуров *S. mixtus* из Азии за исключением Восточной Сибири (тонкая линия, закрашено), *S. vetuloides* из Восточной Сибири (жирная линия, не закрашено), *S. mixtus* из Восточной Сибири (тонкая линия, не закрашено). Оси координат, масштаб см на рис. 34

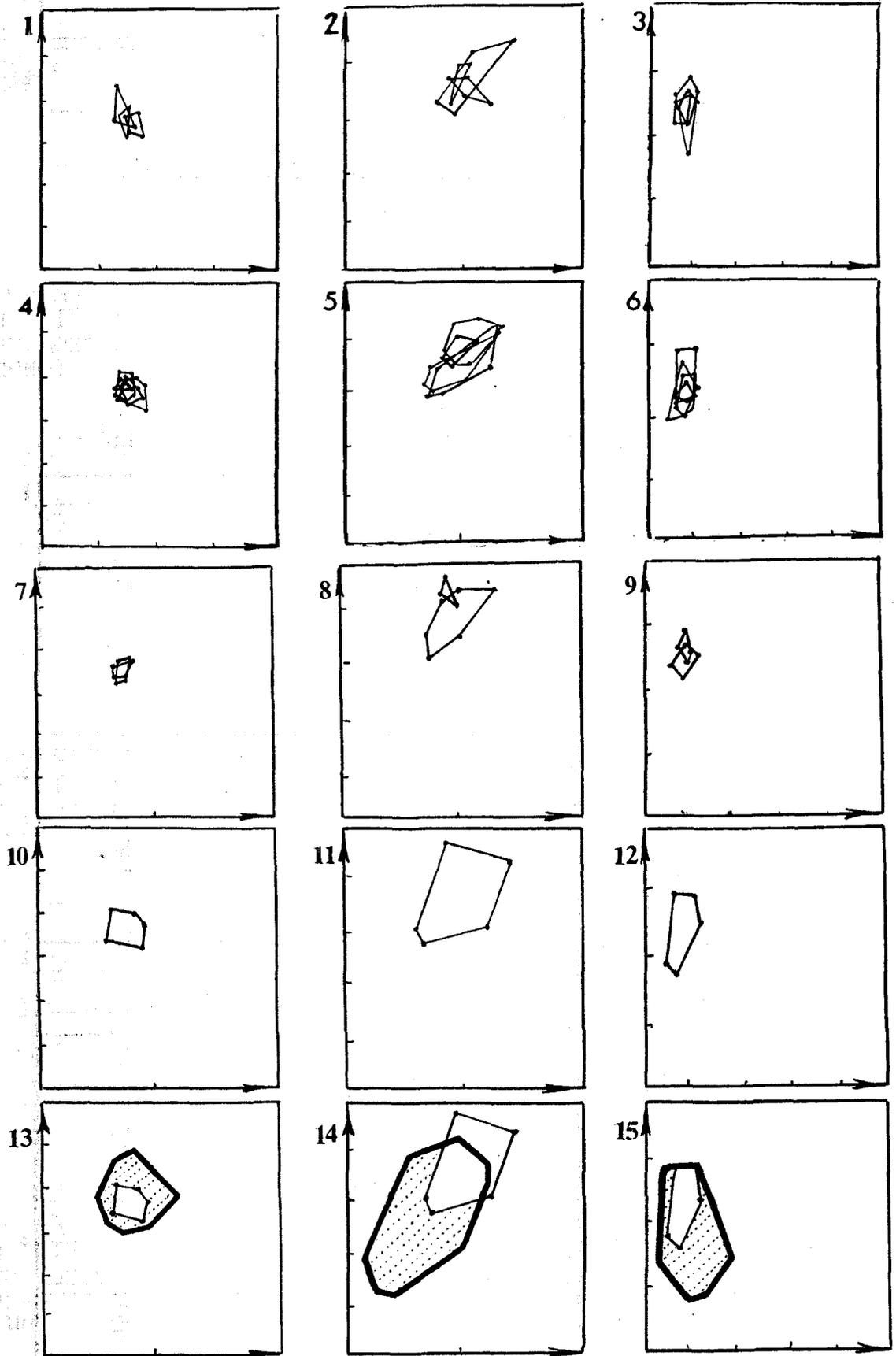
рис. 40
Результаты кластерного анализа 48 выборок
Simocerphalus s.str. из Азии



Пояснения см. на следующей странице

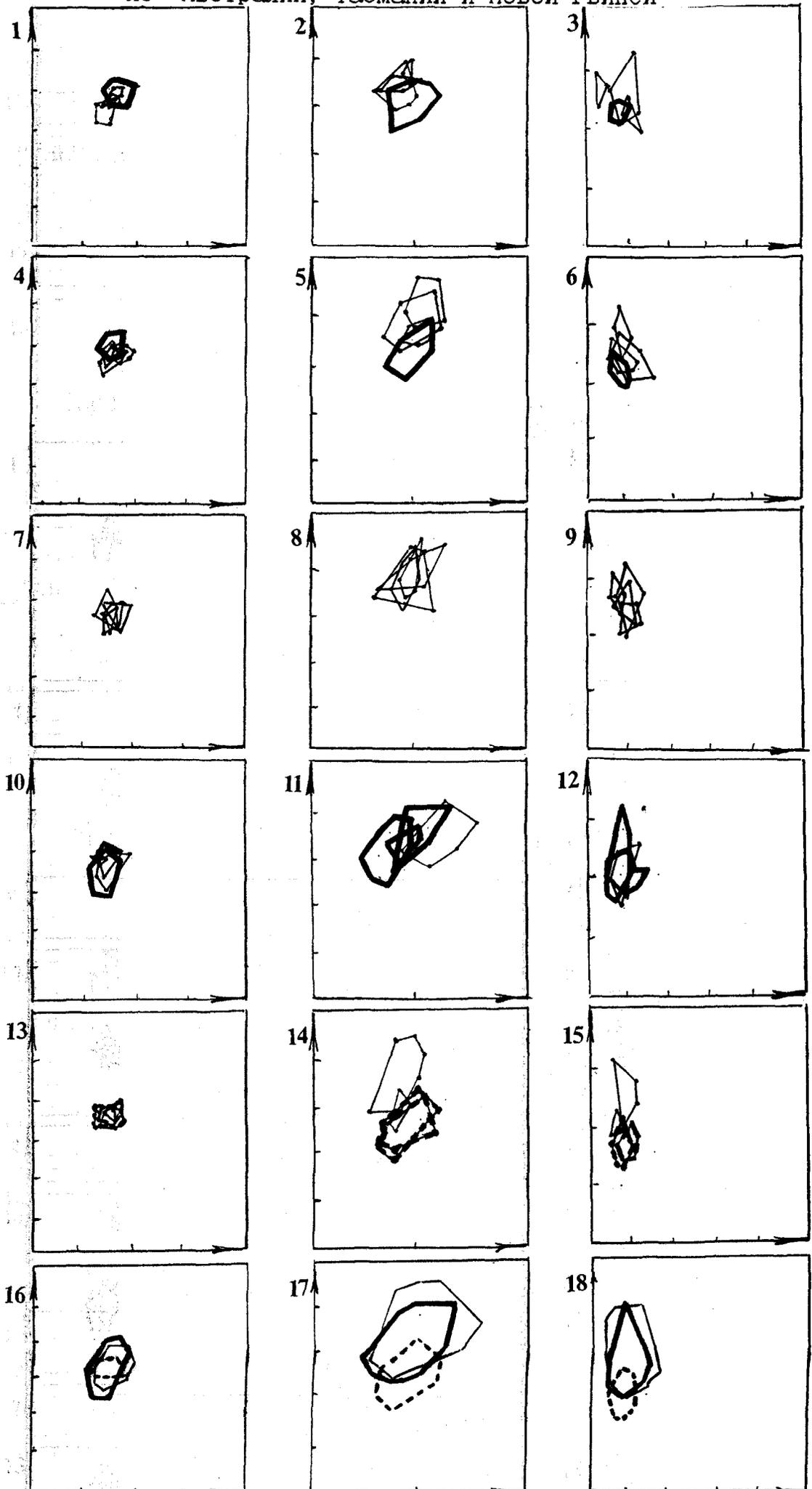
Жирной линией обозначен *S. vetuloides* из Восточной Сибири, пунктиром - *S. mixtus* из Восточной Сибири, тонкими линиями - *S. mixtus* из остальных регионов Азии. 1, 8 - Дальний Восток, 2 - р. Колыма, 3, 18, 48 - Якутия, 4 - р. Ангара, 5, 10, 15, 21, 24, 29 - Индия, 6, 39, 44 - Таджикистан, 7, 11, 34, 40, 47 - Узбекистан, 9, 13, 27, 45, 46 - Монголия, 12, 20, 22, 23, 26, 28, 30, 38 - Китай, 14, 16 - Бангладеш, 17 - Чита, 19 - р. Яна, 25, 36 - Казахстан, 31, 37 - Киргизия, 32, 35, 41, 42, 43 - Зап. Сибирь, 33 - Камчатка

рис. 41
 Диаграммы разброса признаков у *S. mixtus* из Африки



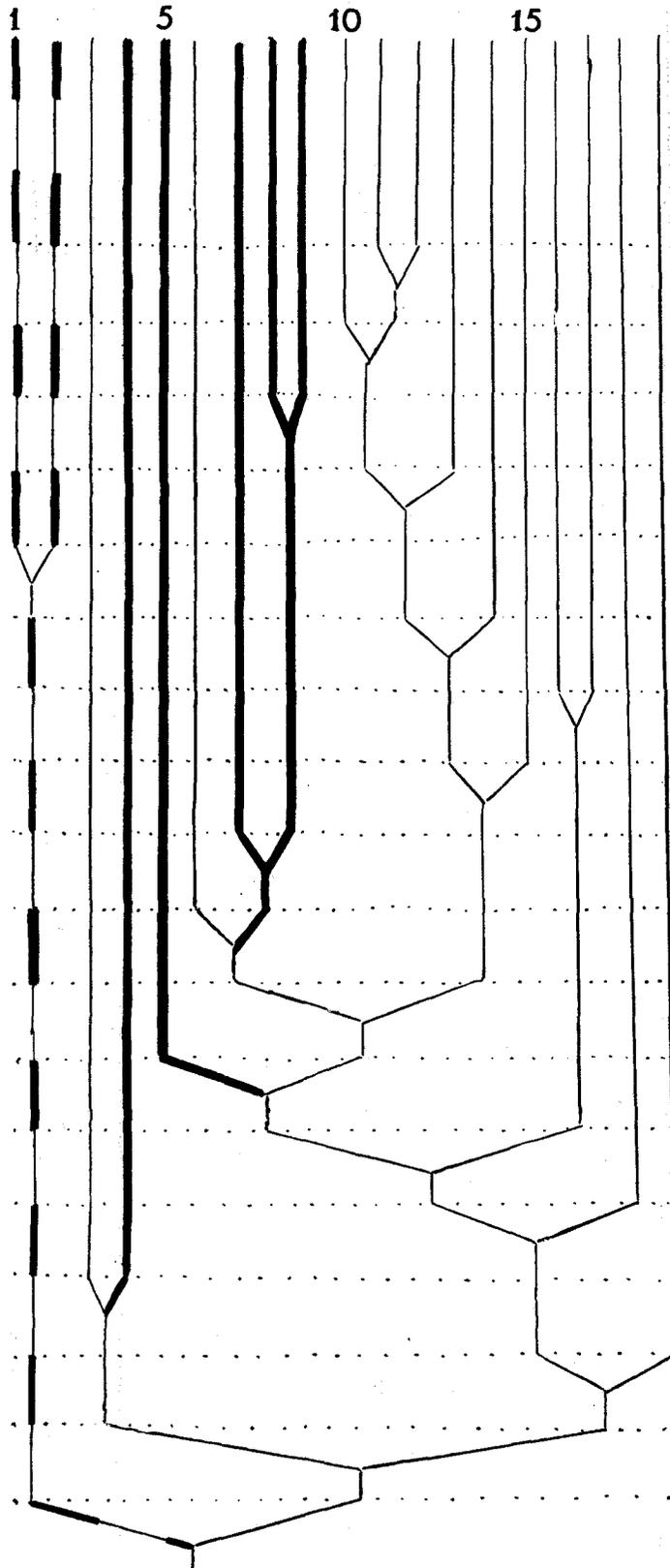
1-6 - Судан, 7-9 - Эфиопия, 10-12 - суммарный контур *S. mixtus* из Африки, 13-15 - наложение суммарных контуров *S. mixtus* из Африки (тонкий контур, не закрашено) и *S. mixtus* из Азии (жирный контур, закрашено). Оси координат и масштаб как на рис. 34

рис. 4к
 Диаграммы разброса признаков у *Simoccephalus* s.str.
 из Австралии, Тасмании и Новой Гвинеи

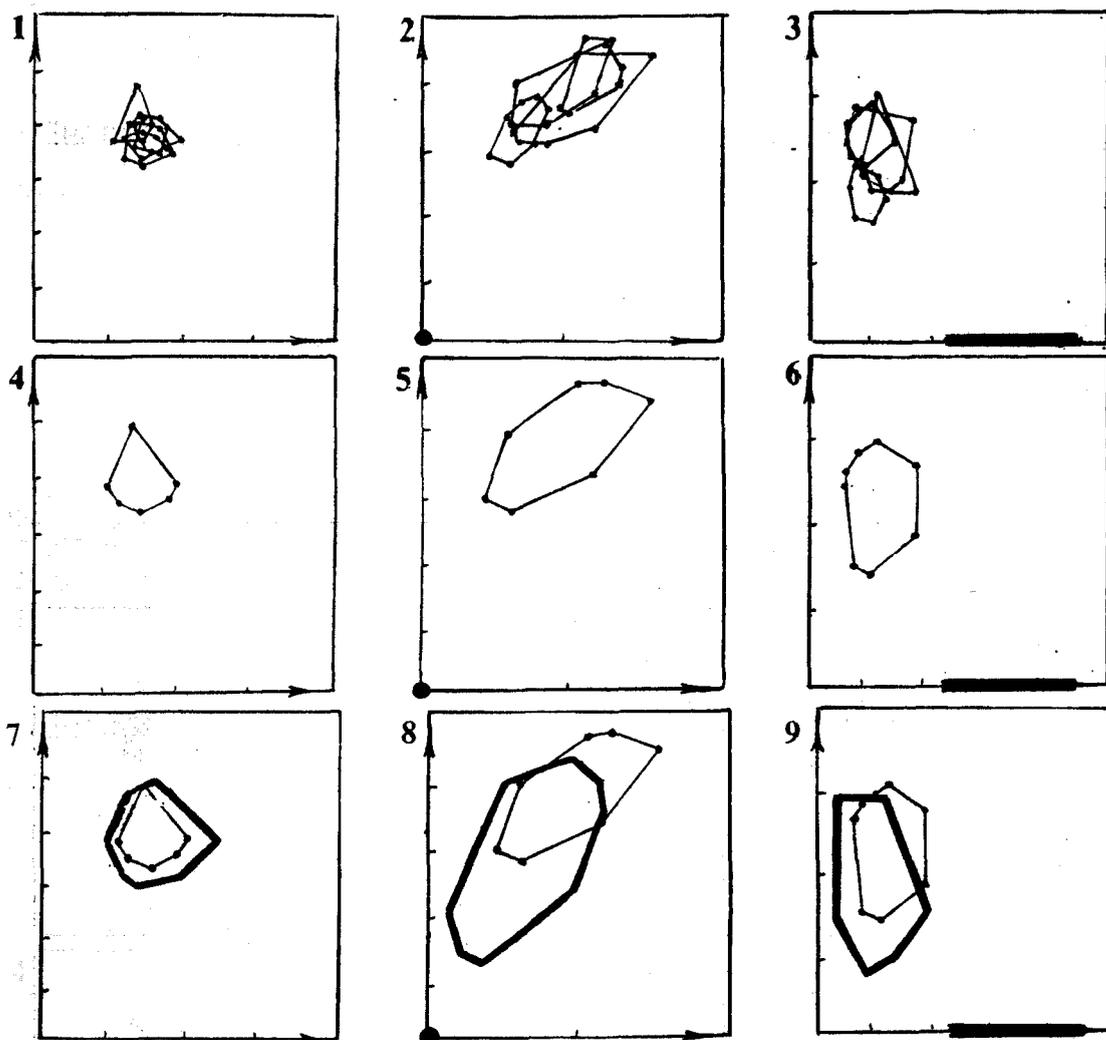


1 - 15 - контуры выборок, 16-18 - суммарные контуры. Тонкая линия - *S. gibbosus*, жирная - *S. elizabethae* из Австралии и Новой Гви-

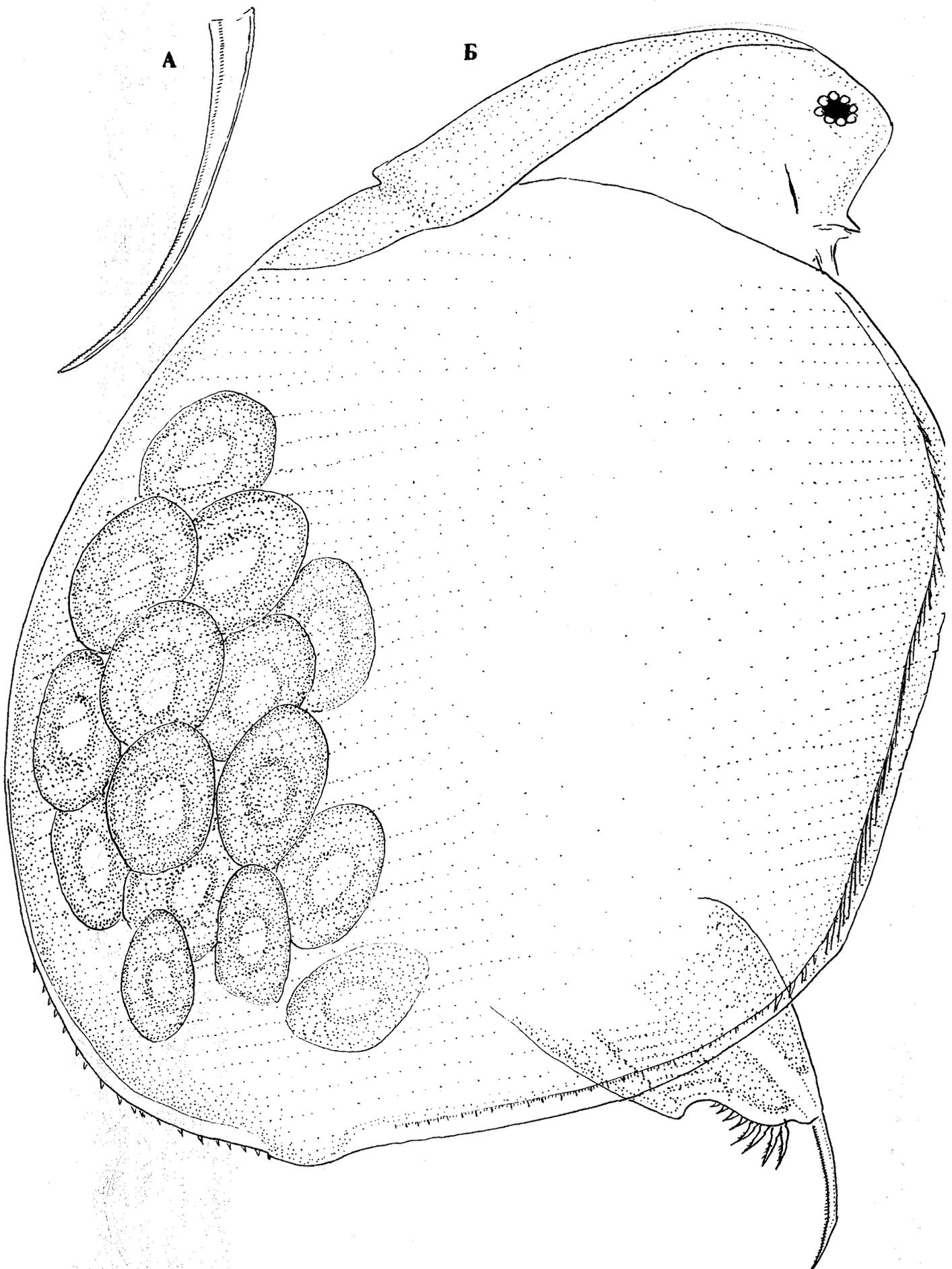
рис. 43
Результаты кластерного анализа 19 выборок
Simoscephalus s.str. из Австралии, Тасмании и Новой Гвинеи



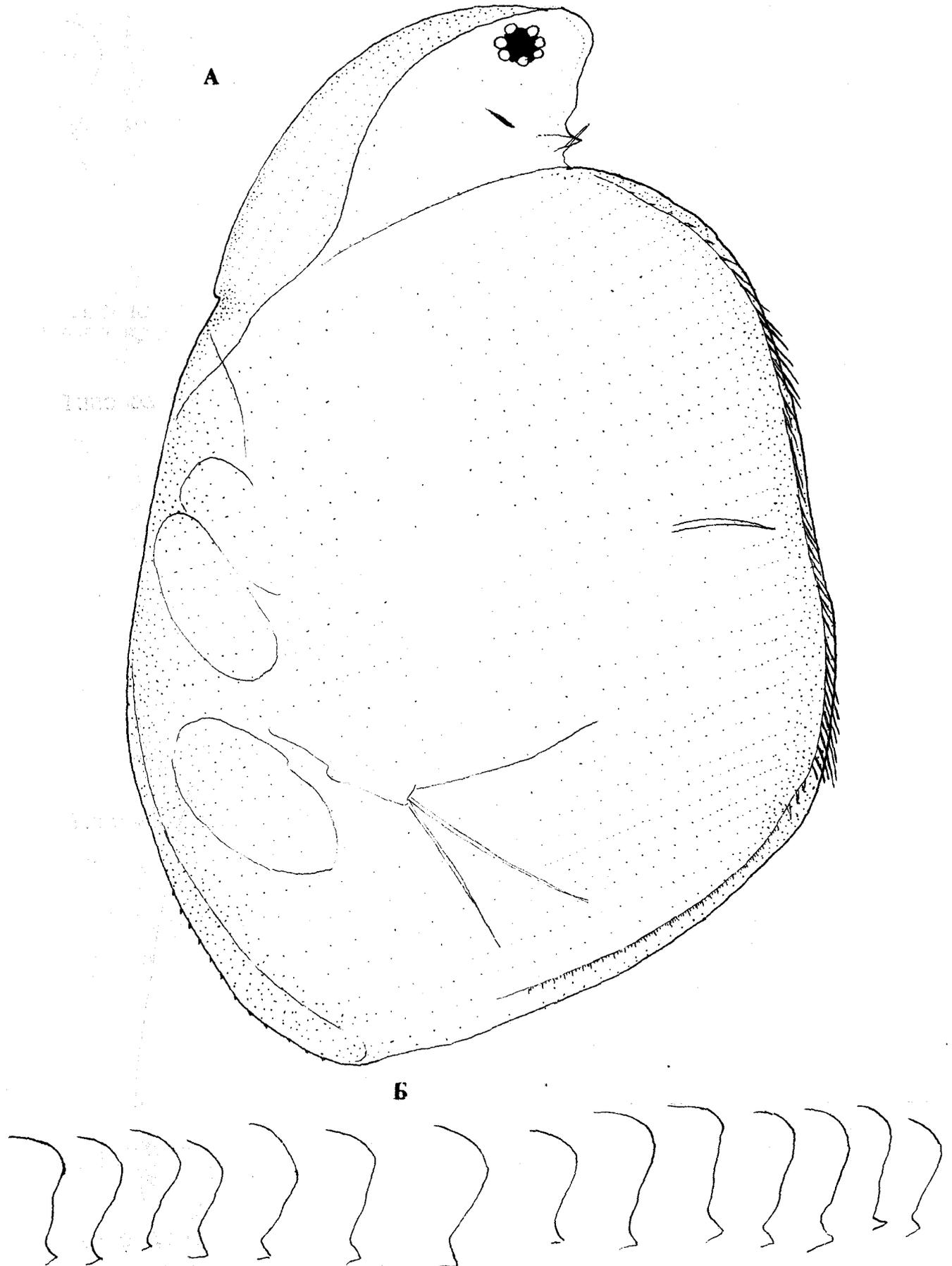
Тонкой линией обозначен *S. gibbosus*, жирной - *S. elizabethae* из Австралии, пунктирной - *S. elizabethae* с Тасмании. 1, 2 - Тасмания, 3, 4, 6, 11, 12, 14, 16 - Новый Южный Уэльс, 5 - Западная Австралия, 7 - Новая Гвинея, 8, 17 - Северная территория, 9 - Южная Австралия, 10, 15 - Квинсленд, 13, 18, 19 - Виктория



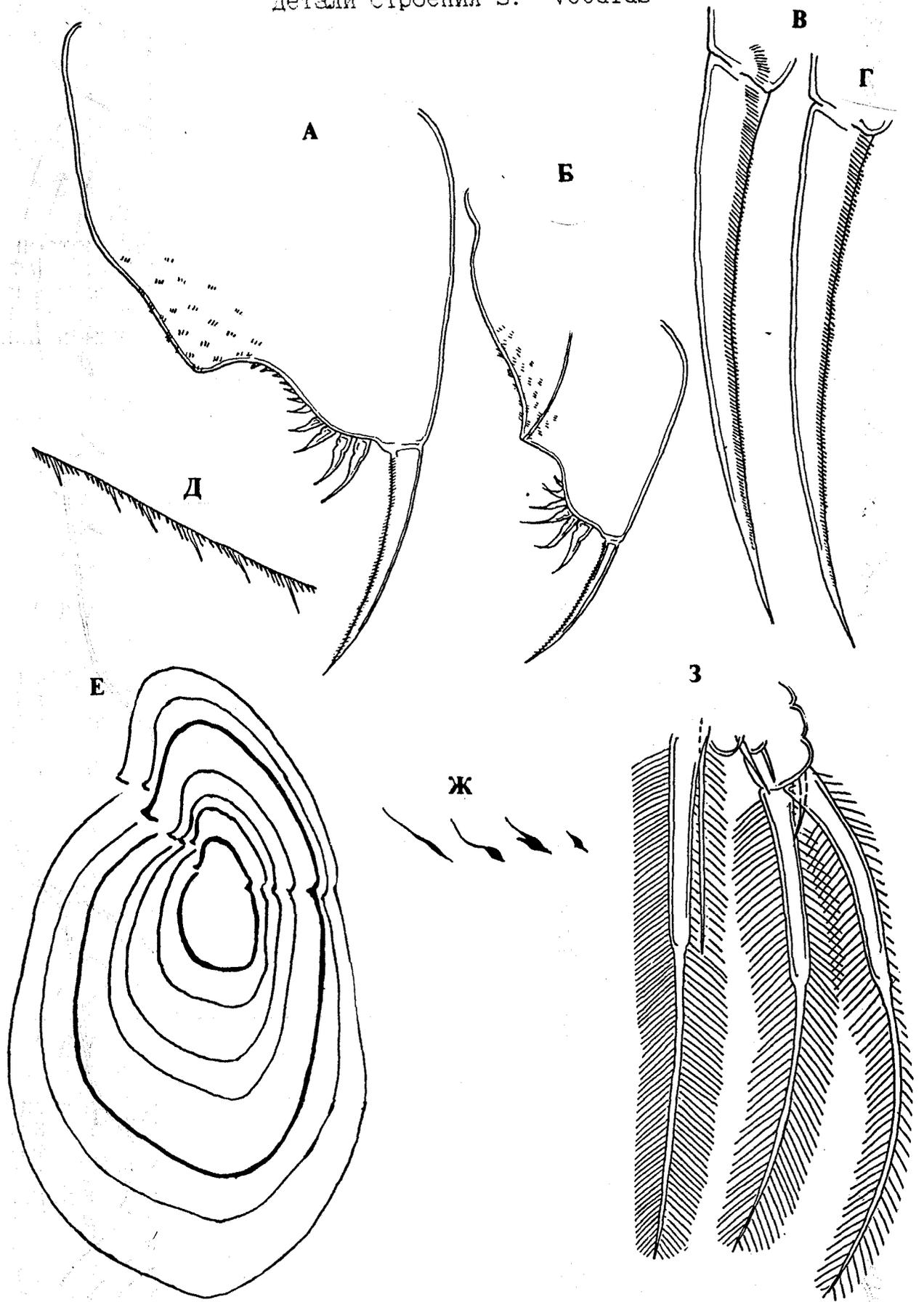
1-3 - контуры выборок из С. Америки, 4-6 - суммарные контуры *S. mixtus* из С. Америки, 7-9 - наложение суммарных контуров *S. mixtus* из С. Америки (тонкая линия) и суммарных контуров *S. mixtus* из Азии (жирная линия). Оси координат и масштаб как на рис. 34



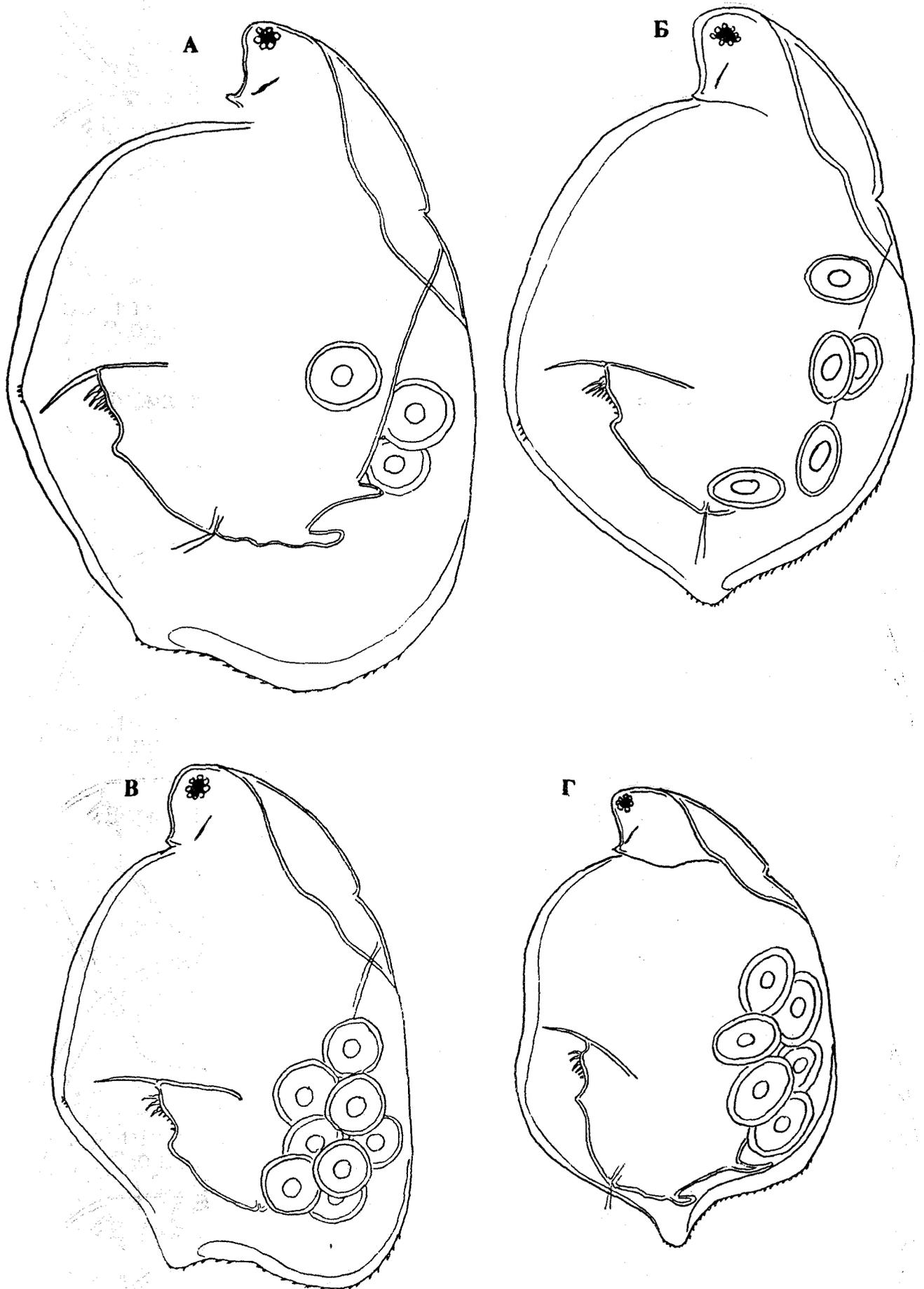
А - коготок, Б - общий вид



А - партеногенетическая самка, лектотип, Б - изменчивость вентрального края головы



А - постабдомен самки, Б - постабдомен самца, В - коготок самки снаружи, Г - коготок самки изнутри, Д - сетулы внутренней части заднего края створок самки, Е - возрастные изменения контура тела самки, Ж - изменчивость формы глазка у самок, З - эндит второй торакальной конечности самки. Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое



А - *S. mixtus*, лектотип (Монголия), Б - *S. vetuloides*, лектотип (Сев. Сибирь, р. Яна), В - *S. gibbosus*, лектотип (Австралия, Сидней), Г - *S. elizabethae* (Австралия, Новый Южный Уэльс)

рис. 49
S. punctatus sp.n, голотип

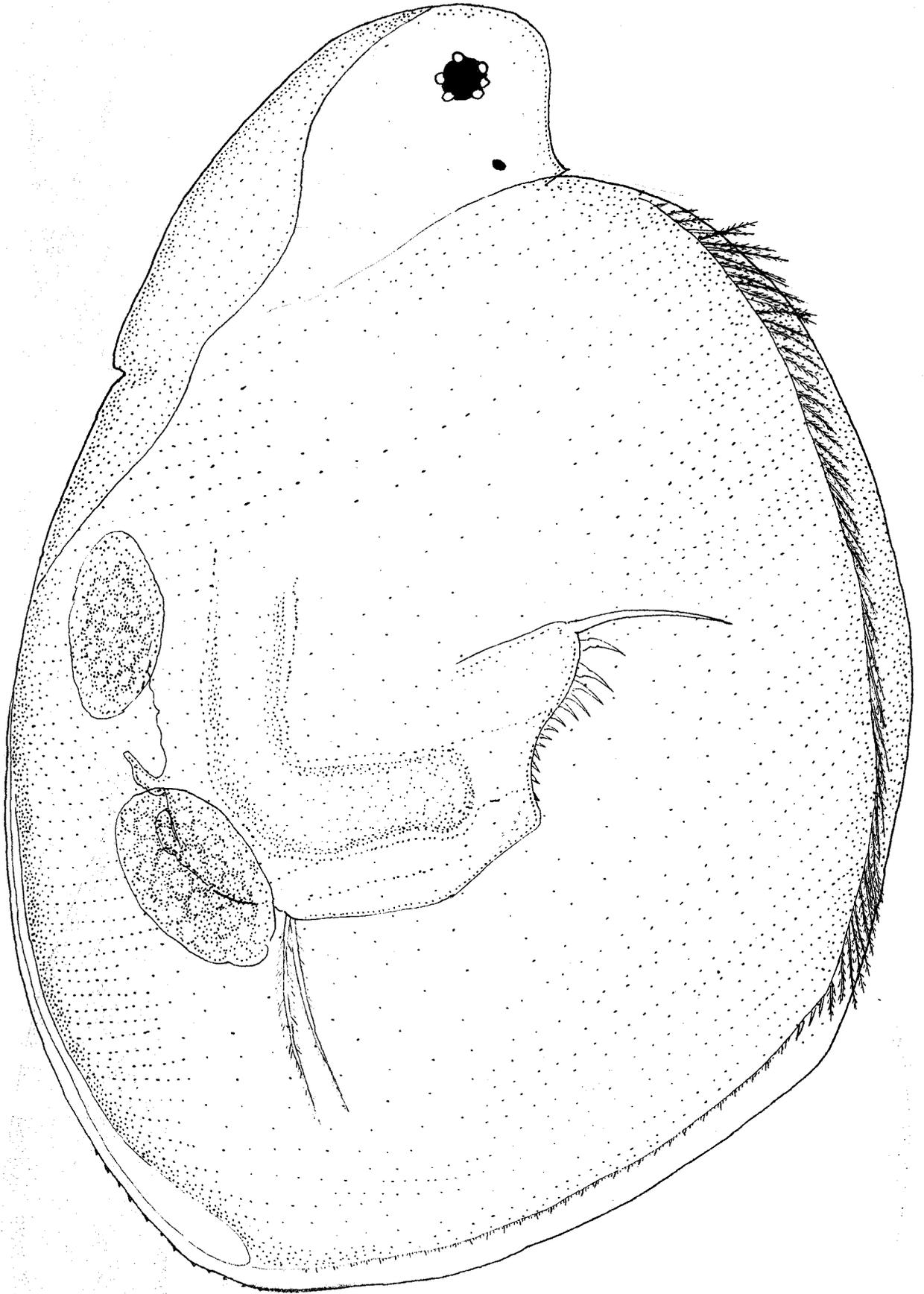
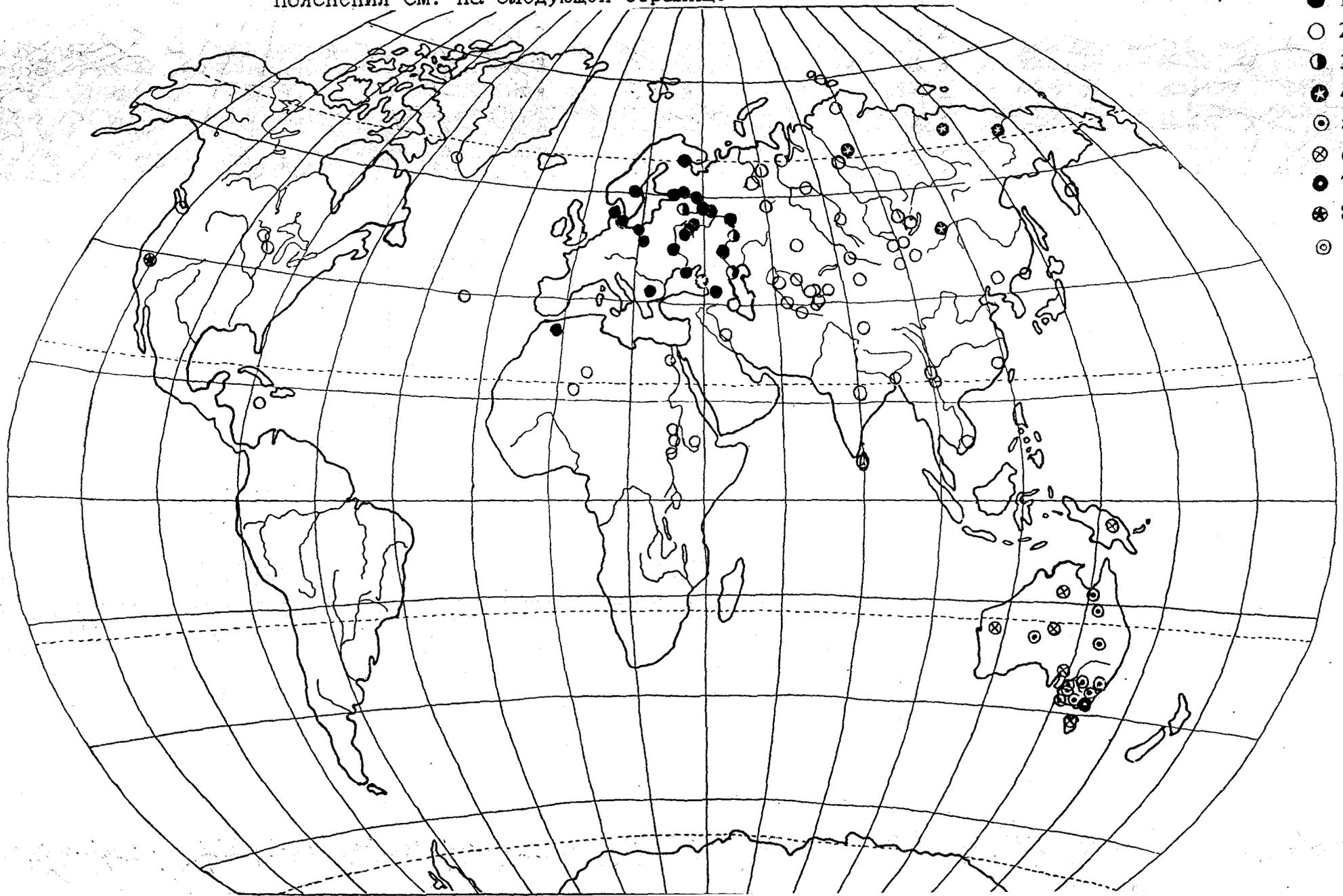
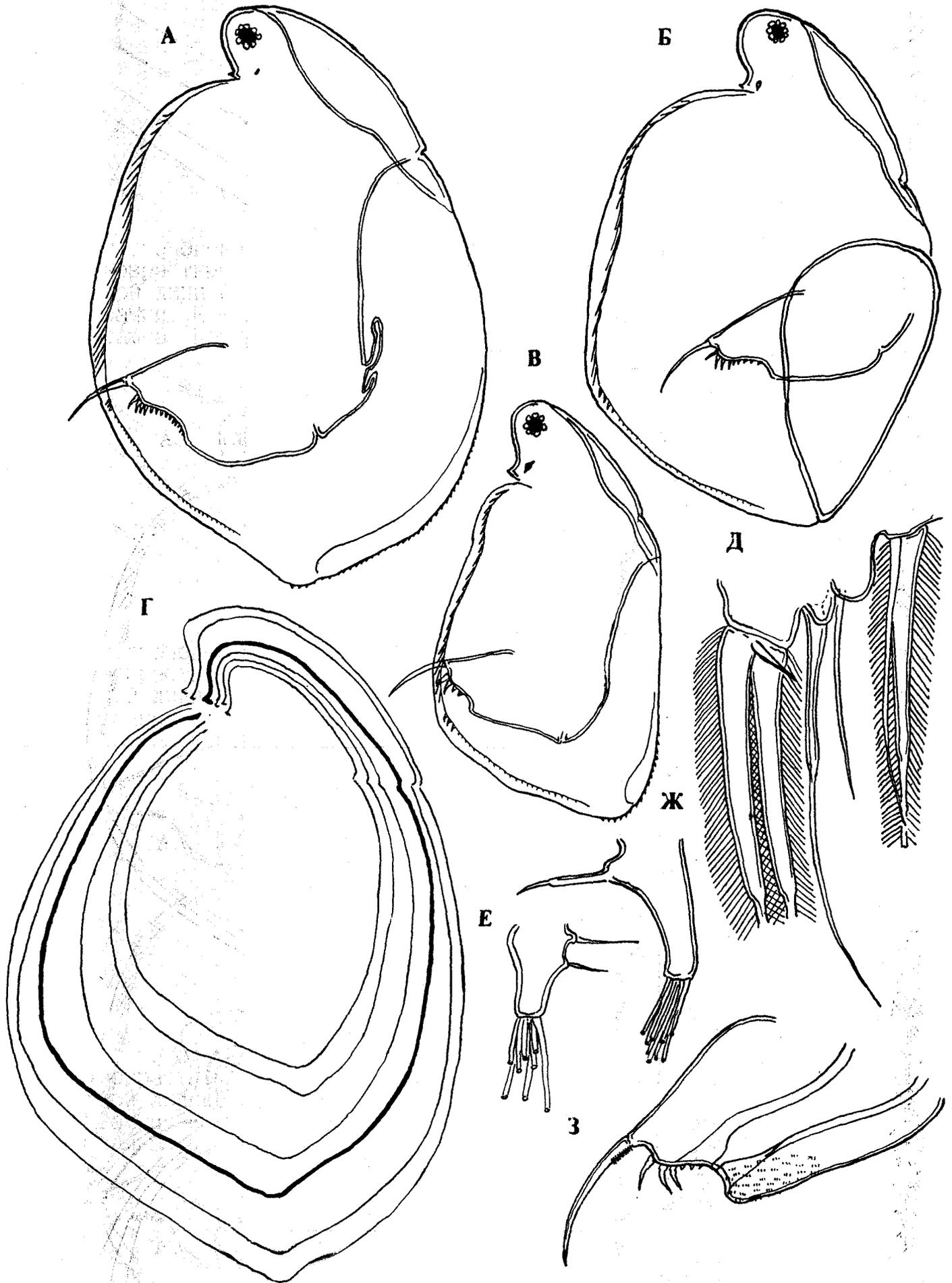


рис. 50
Географическое распространение видов подрода *Simocerphalus* s.str.
Пояснения см. на следующей странице

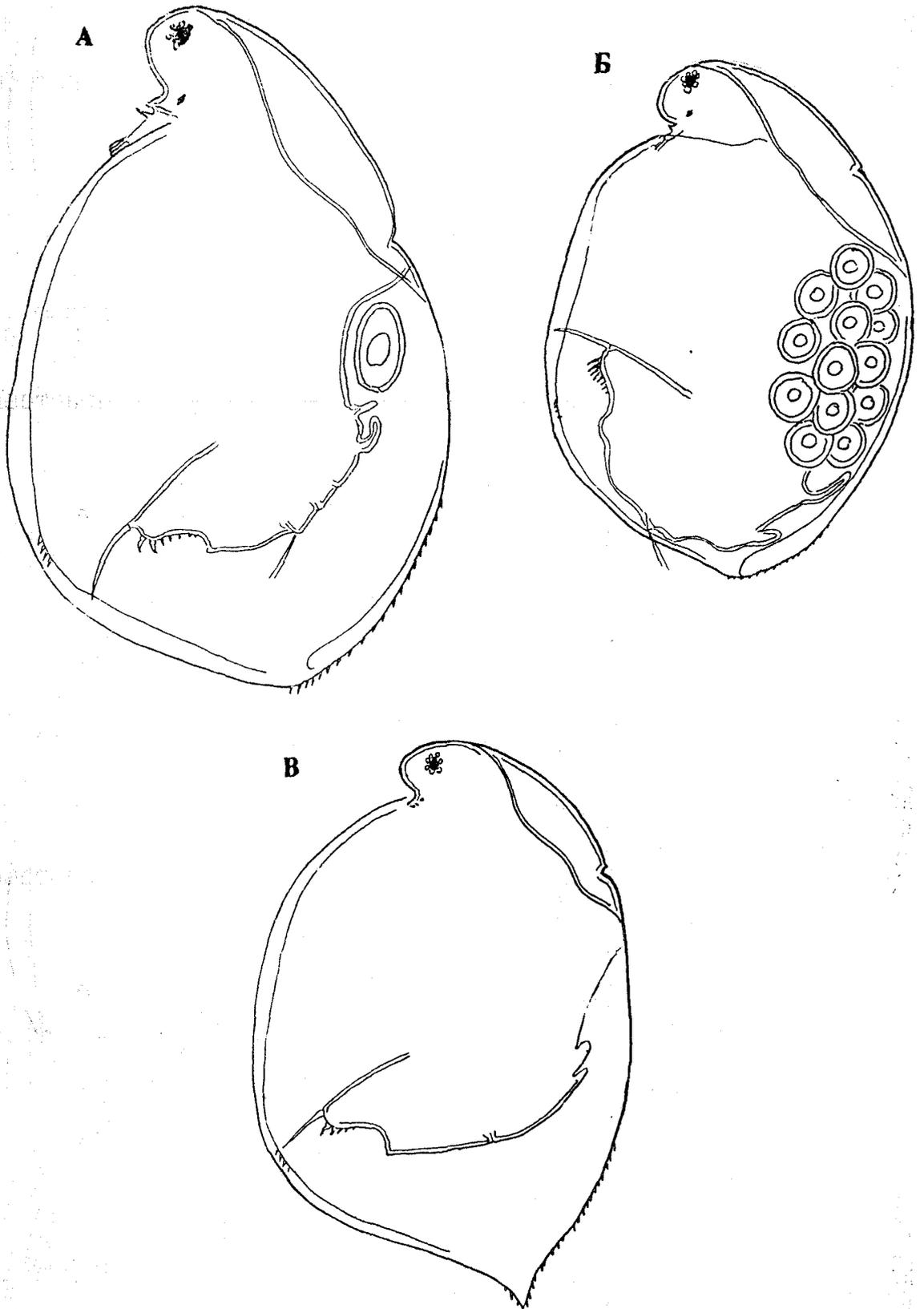


Пояснения к рис. 50

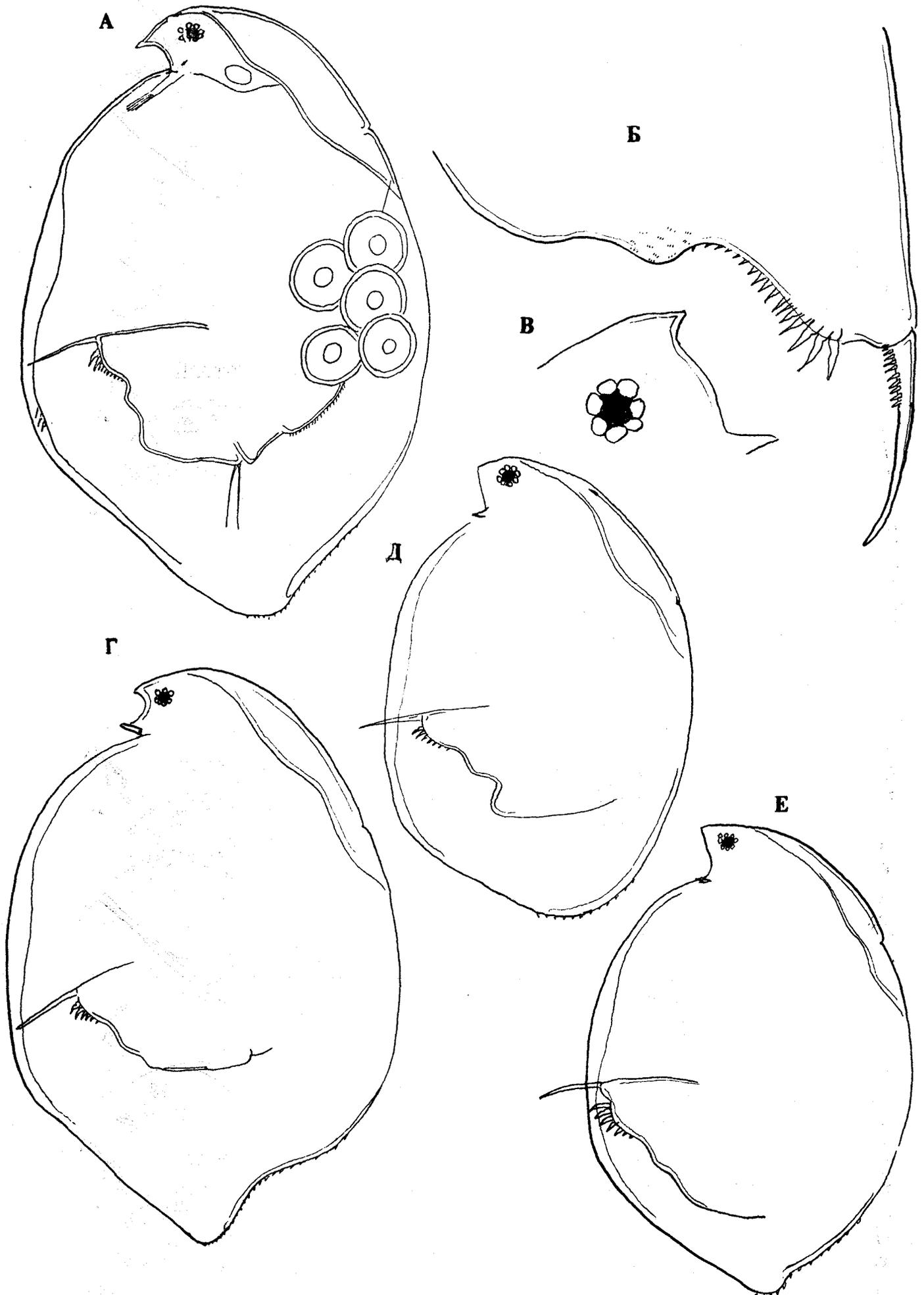
1 - *S. vetulus*, 2 - *S. mixtus*, 3 - *S. vetulus* и *S. mixtus*, 4 - *S. vetuloides*, 5 - *elizabethae*, 6 - *S. gibbosus*, 7 - *S. elizabethae* и *S. gibbosus*, 8 - *S. punctatus*, 9 - *S. mixtus* и *S. vetuloides*



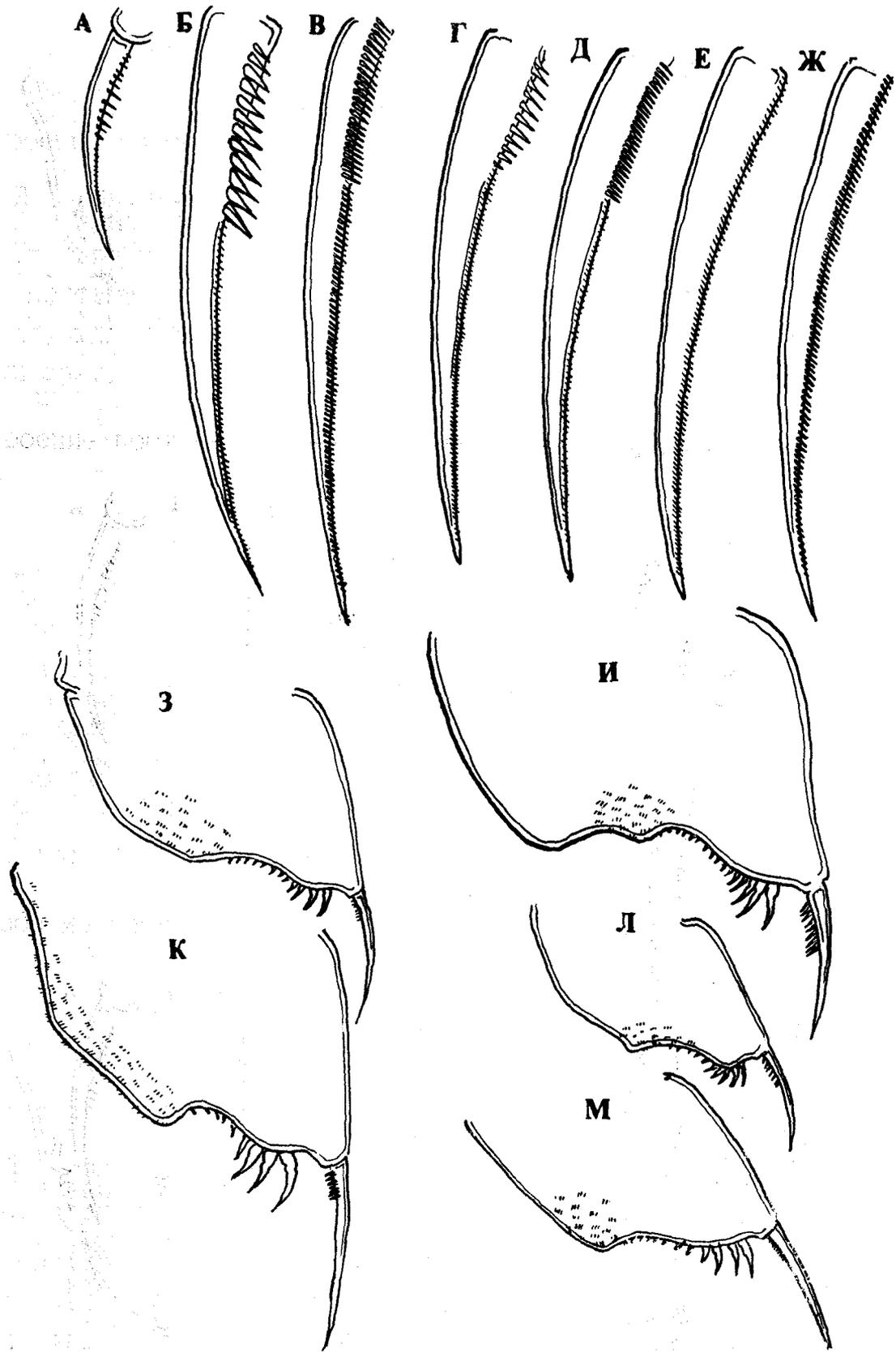
А - партеногенетическая самка, Б - эфиппальная самка, В - самец, Г - возрастные изменения контура тела партеногенетической самки (жирной линией выделена наименьшая половозрелая особь), Д - эндит III самки, Е - антеннула самца, Ж - антеннула самки, З - постабдомен самца. Костромская обл.



A - *S. congener* (Московская обл.), B - *S. obtusatus* (по Sars, 1894), B - *S. daphnoides* (Аргентина, Рио Парана)

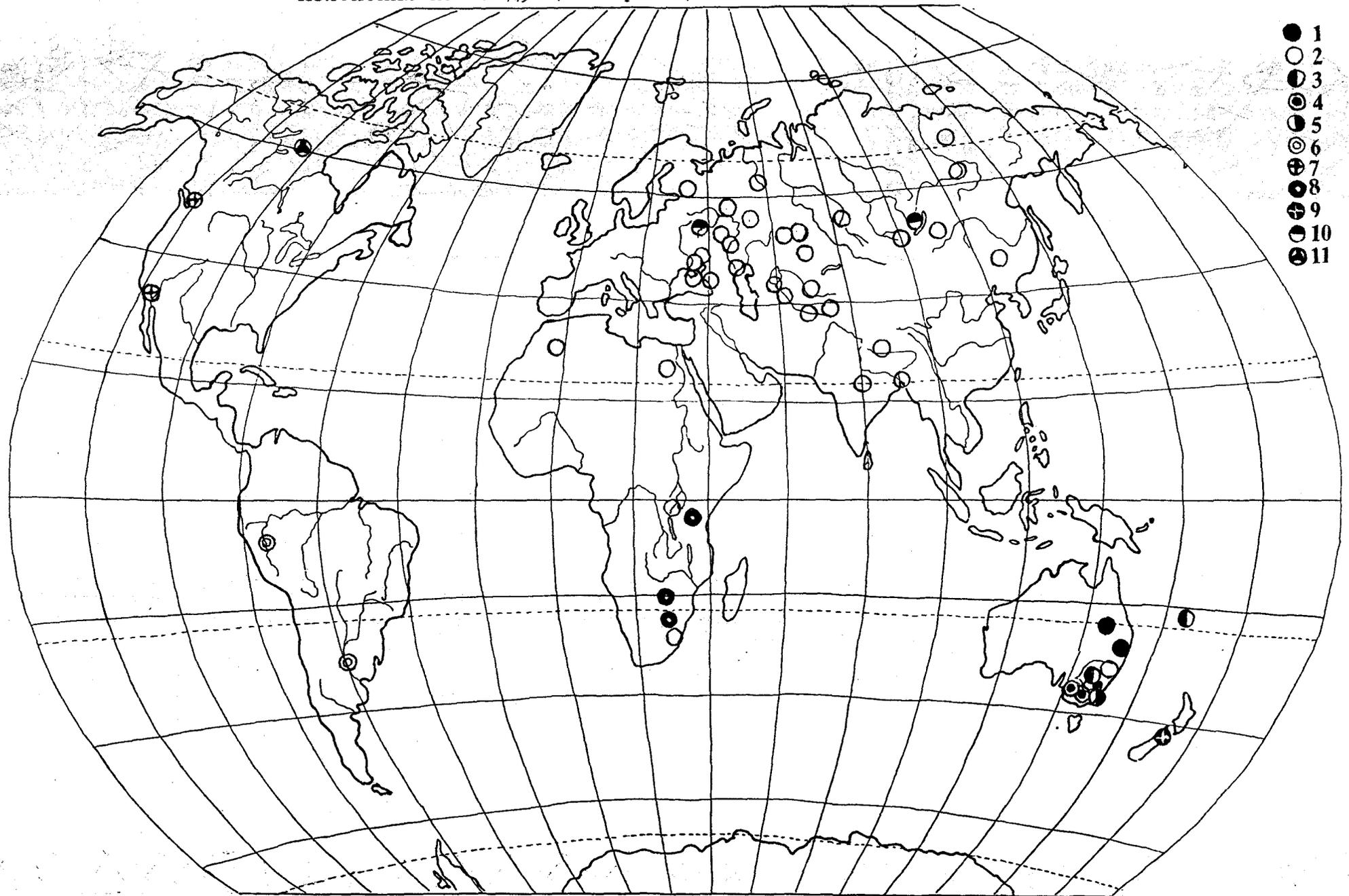


А - *S. acutirostratus* (Австралия, Новый Южный Уэльс), Б, В - *S. victoriensis* (голотип), постэмбрион и голова соответственно (Австралия, Виктория), Г - *S. brenni* (Танзания), Д - *S. nonprojectus* (голотип) (США, Калифорния), Е - *S. rostratus* (Канада, национальный парк Ватерлоо)



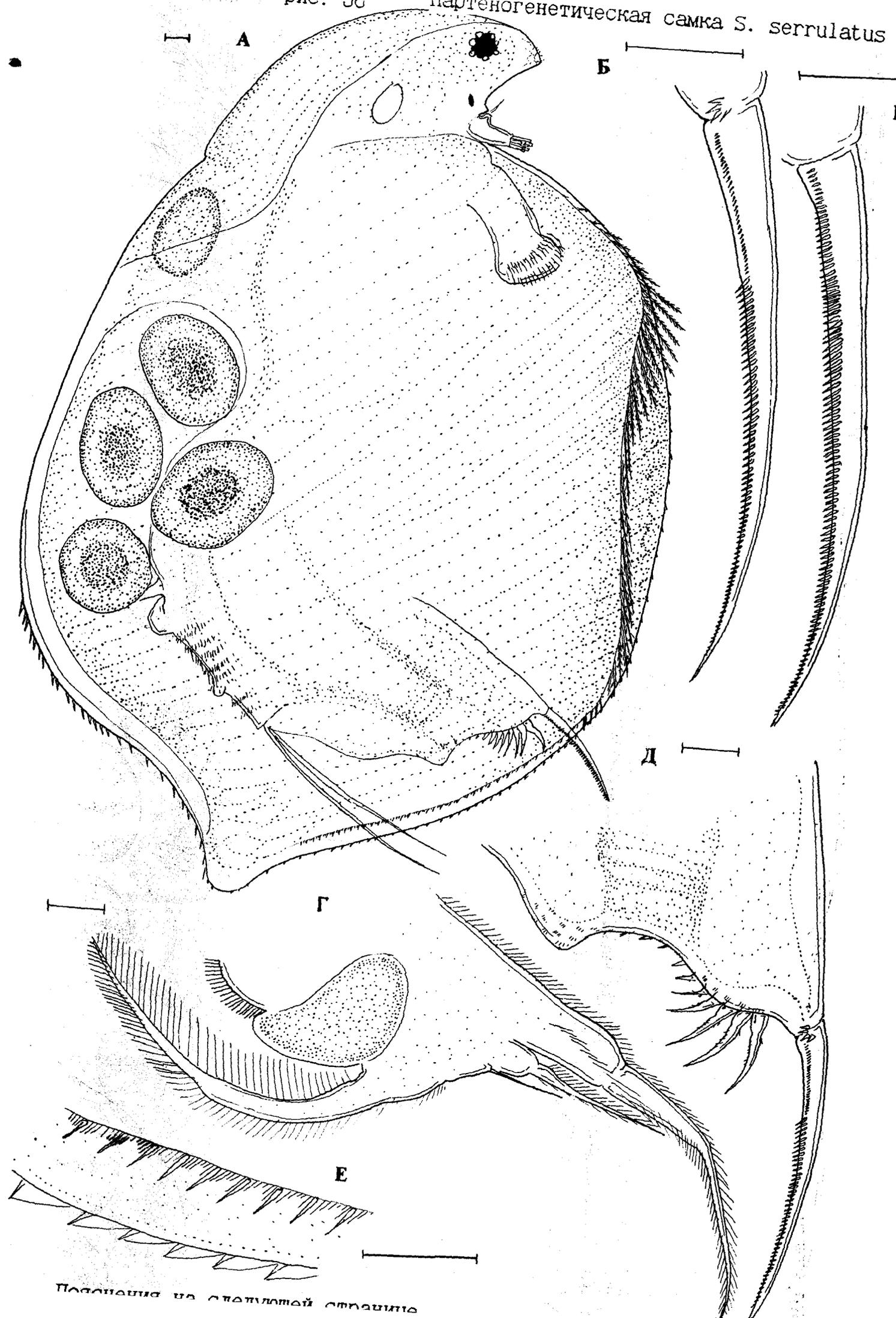
А - Д - внешняя сторона коготка: А - *S. obtusatus* (по Sars, 1894),
Б - *S. acutirostratus* (Австралия, Новый Южный Уэльс), В - *S. daph-
noides* (Аргентина, Рио Парана) Г - *S. exspinosus* (Костромская
обл.), Д - *S. congener* (Московская обл.), Е, Ж - внутренняя сто-
рона коготка: Е - *S. exspinosus* (Костромская обл.), Ж - *S. daph-
noides* (Аргентина, Рио Парана), З - М - постабдомен: З - *S. exspri-
pinosus* (Костромская обл.), И - *S. acutirostratus* (Австралия, Новый
Южный Уэльс), К - *S. congener* (Московская обл.), Л - *S. obtusatus*
(по Sars, 1894), М - *S. daphnoides* (Аргентина, Рио Парана)

рис. 55
Географическое распространение видов подрода S. (Echinosaudus)
Пояснения на следующей странице



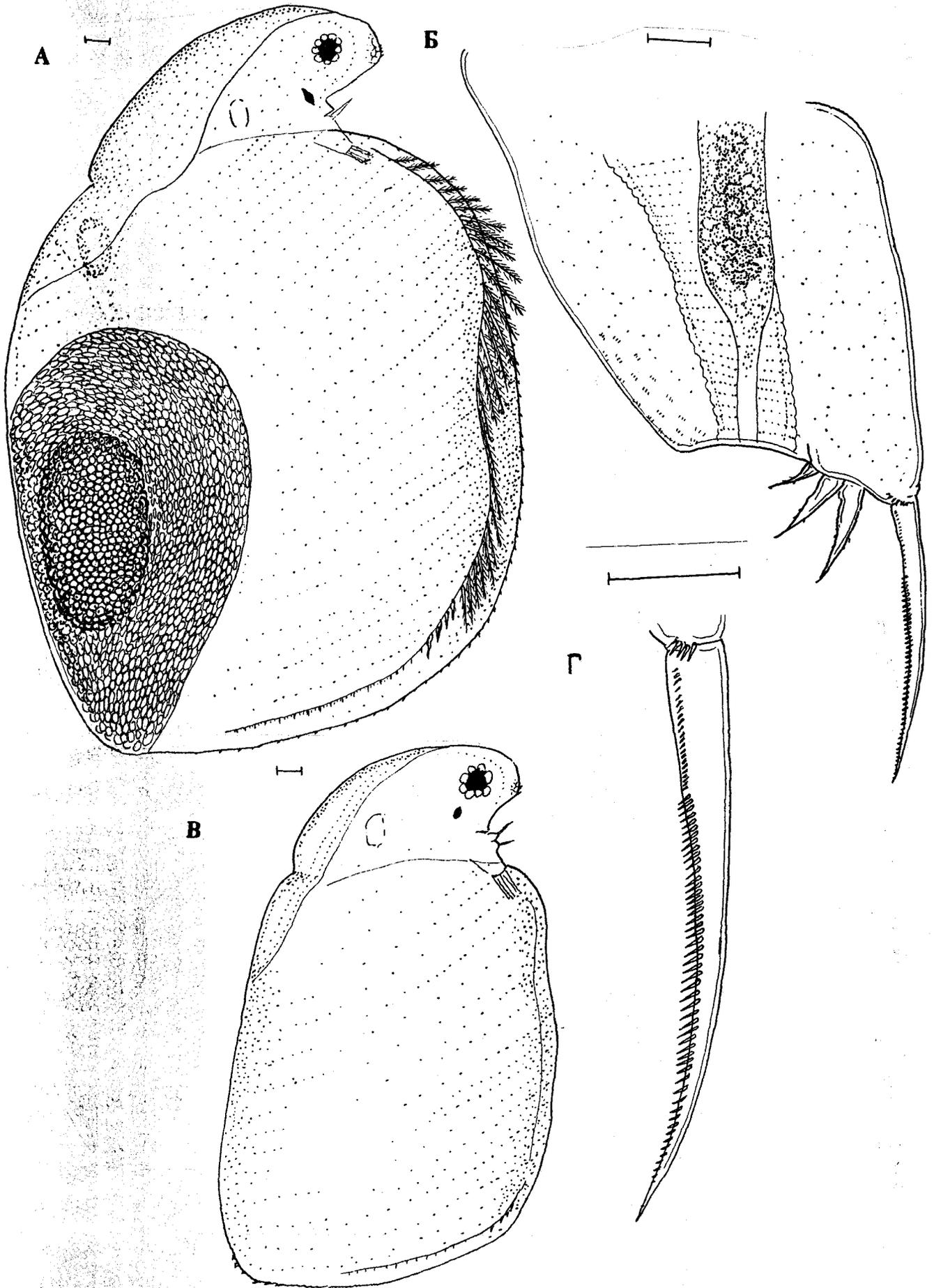
Пояснения к рис. 55

1 - *S. acutirostratus*, 2 - *S. exspinosus*, 3 - *S. acutirostratus* и *S. exspinosus*, 4 - *S. victoriensis*, 5 - *S. exspinosus* и *S. victoriensis*, 6 - *S. daphnoides*, 7 - *S. nonprojectus*, 8 - *S. brehmi*, 9 - *S. obtusatus*, 10 - *S. congener* и *S. exspinosus*, 11 - *S. rostratus*. Мы располагали материалом из всех приведенных на карте точек.



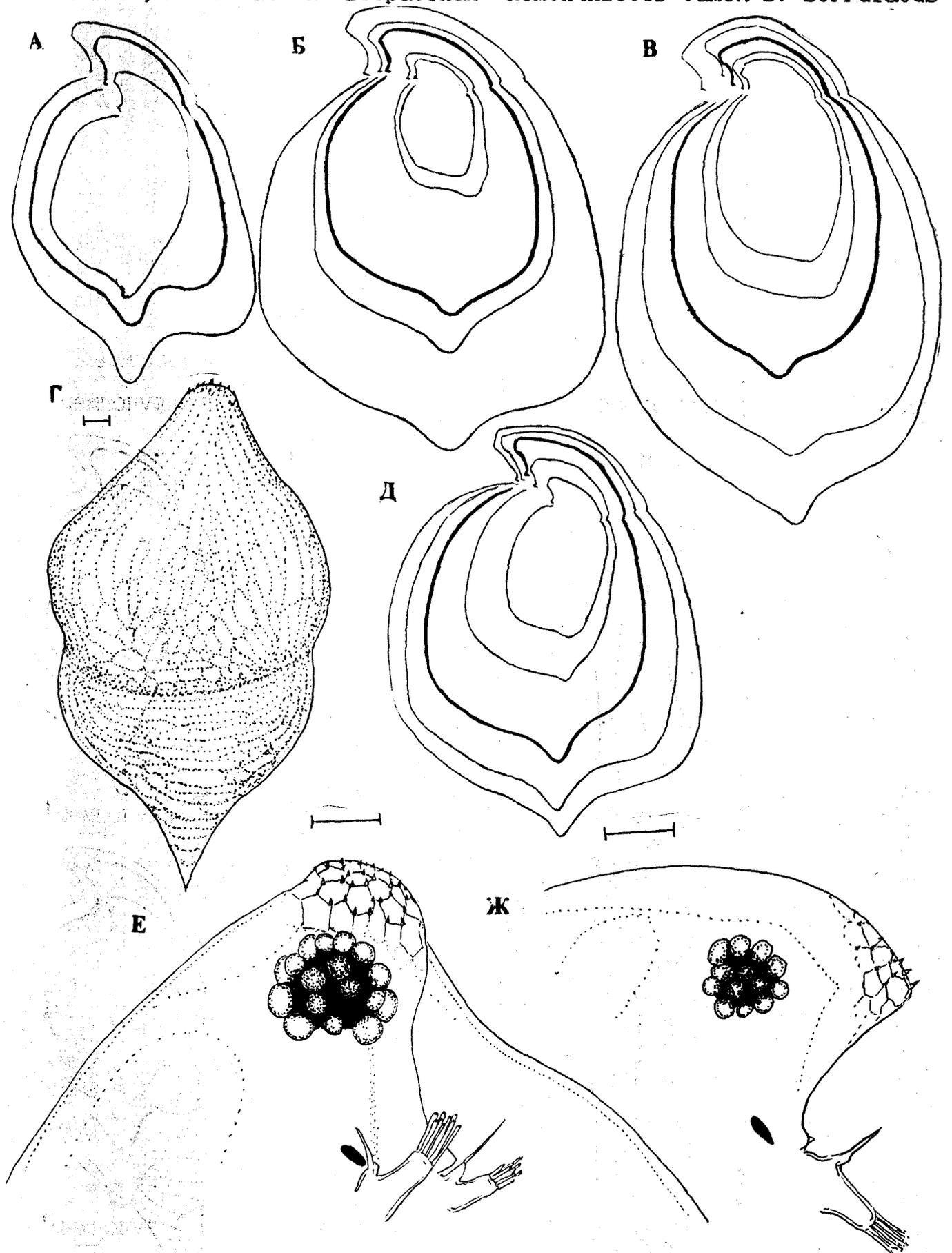
Пояснения к рис. 56

А - общий вид, Б - постабдоминальный коготок снаружи, В - то же изнутри, Г - V торакальная конечность, Д - дистальная часть постабдомена, Е - фрагмент заднего края створок изнутри. (Московская обл.). Масштаб 0,05мм.



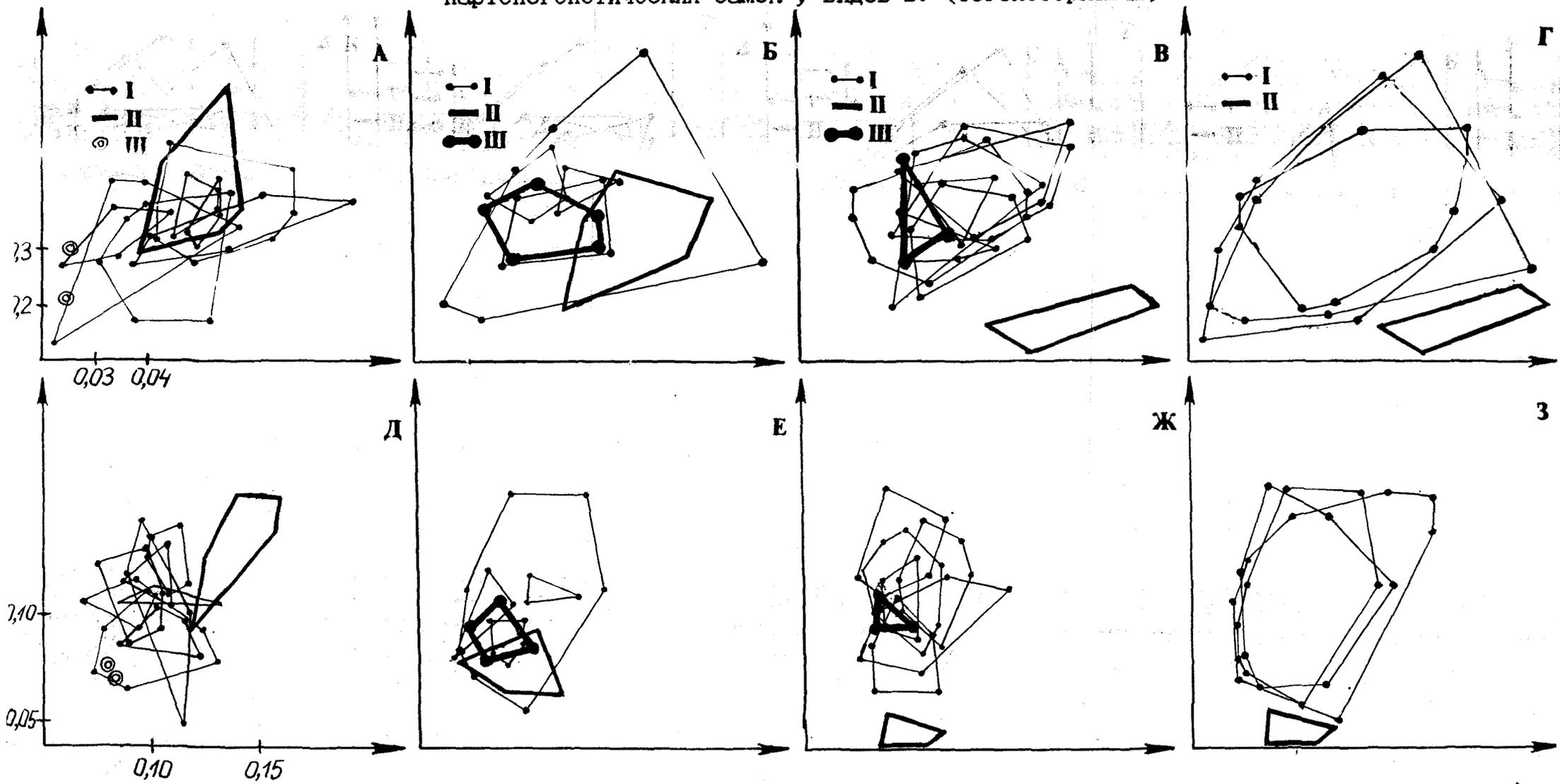
А - эфиппальная самка, Б - постабдомен самца, В - самец, Г - коготок самца снаружи. Масштаб 0,05мм.

рис. 58
 Детали строения,
 межпопуляционная и возрастная изменчивость самок *S. serrulatus*



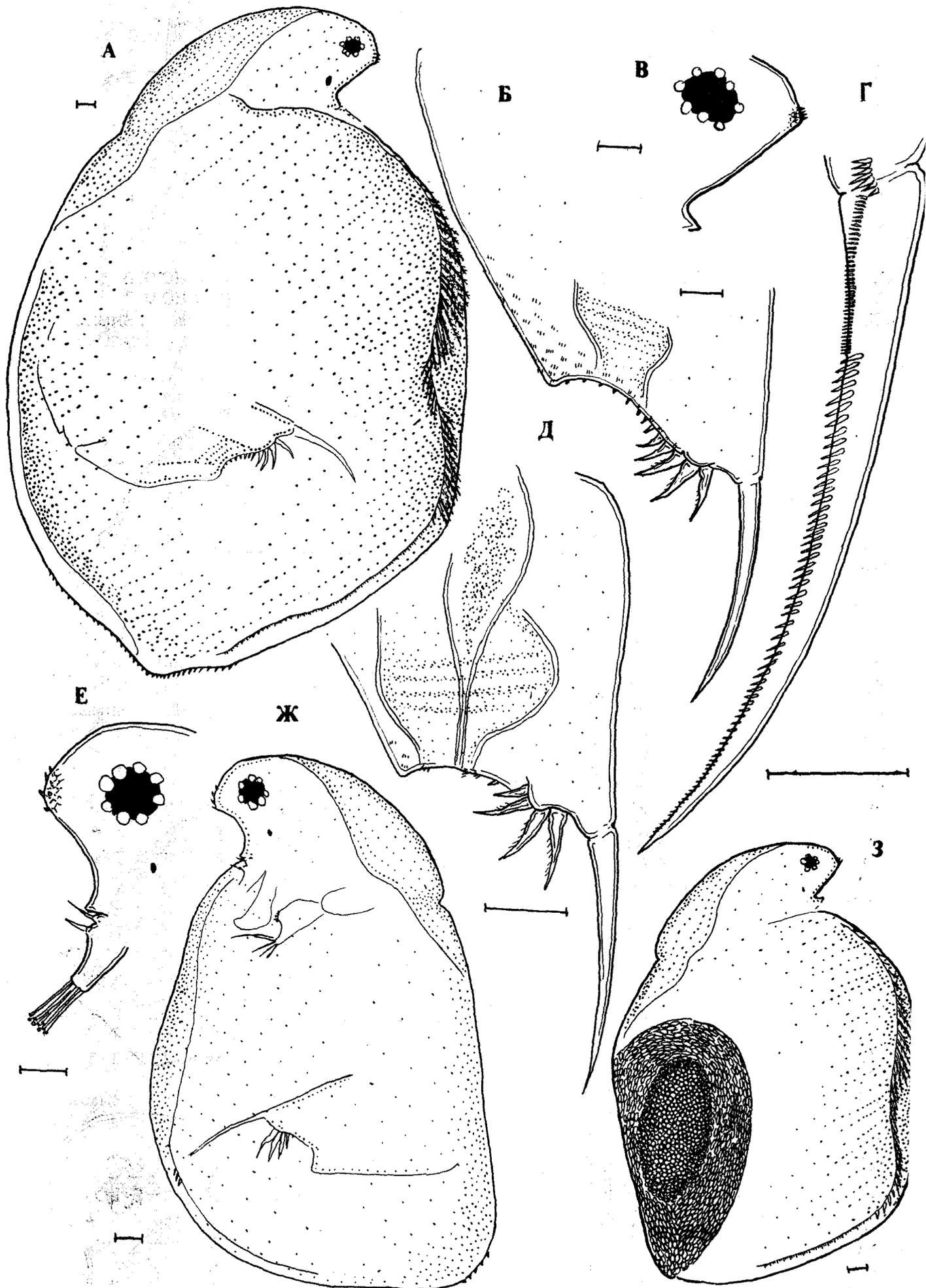
А - В, Д - возрастные изменения в четырех популяциях: А - типовая серия *S. serrulatus* var. *montenegrinus* (Черногория), В - серия из окрестностей Владивостока, В - типовая серия *S. carensis* (ЮАР), Д - серия с Таймыра. Жирной линией выделен контур наименьшей половозрелой самки. Г - головной щит, Е - голова, вентральная проекция, Ж - голова, латеральная проекция. Масштаб 0,05мм.

рис. 59
 Диаграммы рассеивания двух пар признаков у половозрелых
 партеногенетических самок у видов *S. (Cognocerphalus)*



Пояснения на следующей странице

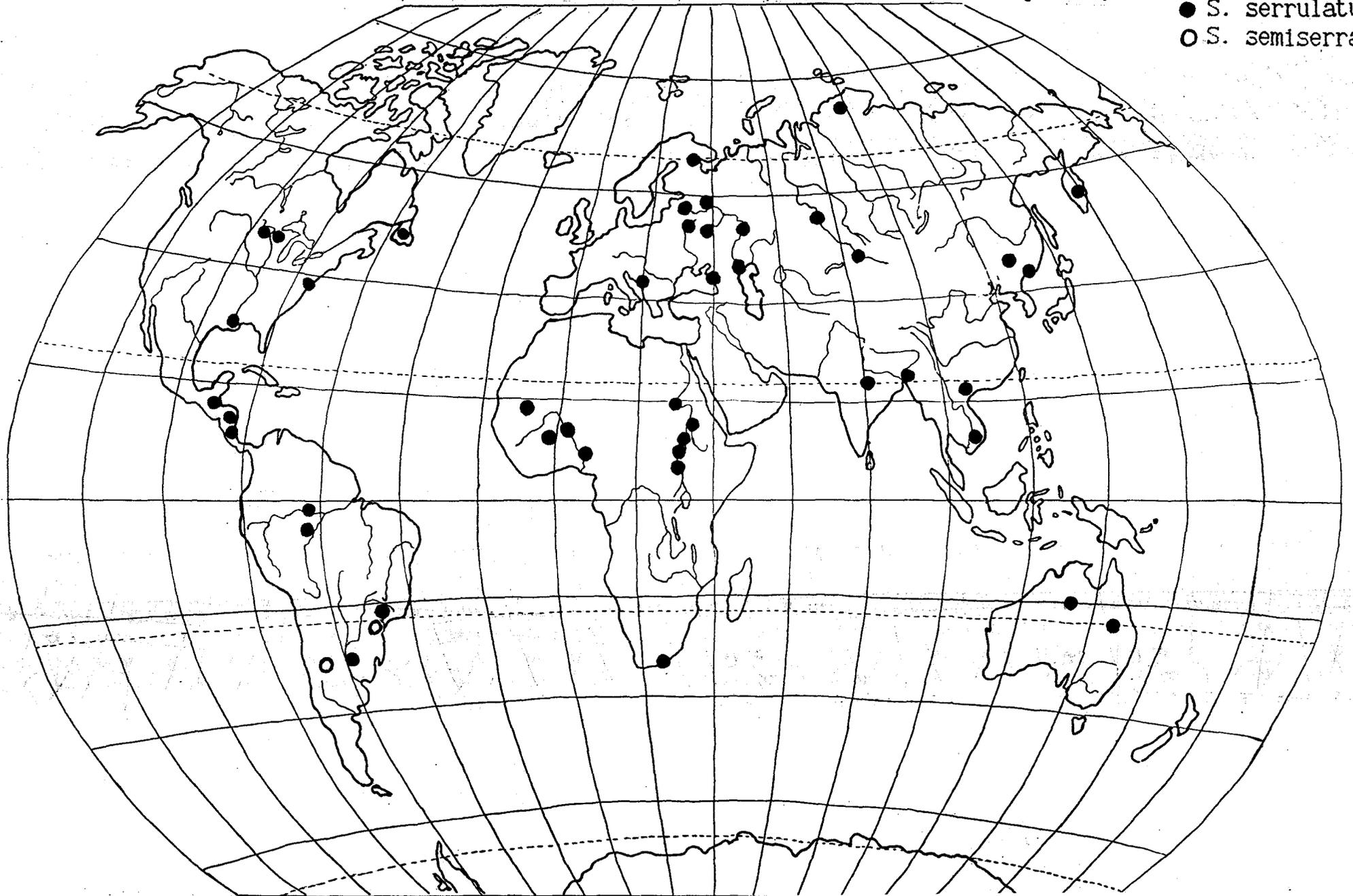
Каждой серии сопоставлен выпуклый многоугольник, построенный по крайним точкам, т. е. такой, в который попадают все точки, соответствующие особям данной серии. А-Г - диаграммы разброса по относительному диаметру задне-верхнего выступа створок (D/L) - ось абсцисс и относительной ширине этого выступа (W/L) - ось ординат, Д - З - диаграммы разброса по относительной высоте ^{выводковой} выводковой камеры (H/L) - ось абсцисс и относительной длине задне-верхнего выступа створок (l/L) - ось ординат. А, Д - серии *S. serrulatus* из Евразии (I - обычные серии, II - типовая серия *S. serrulatus* var. *montenegrinus*, III - топотипы *S. surekhae*); Б, Е - серии из Африки (I - обычные серии, II - типовая серия *S. capensis*, III - топотипы *S. serrulatus* var. *rotundifrons*); В, Ж - серии из Северной и Южной Америки (I - серии *S. serrulatus*, II - типовая серия *S. semiserratus*, III - серия топотипов *S. aguabrankai* и *S. kerhervei*; Г, З - обобщенные контуры по каждой части света (I - контуры по Евразии, Африке и Америке, II - типовая серия *S. semiserratus*)

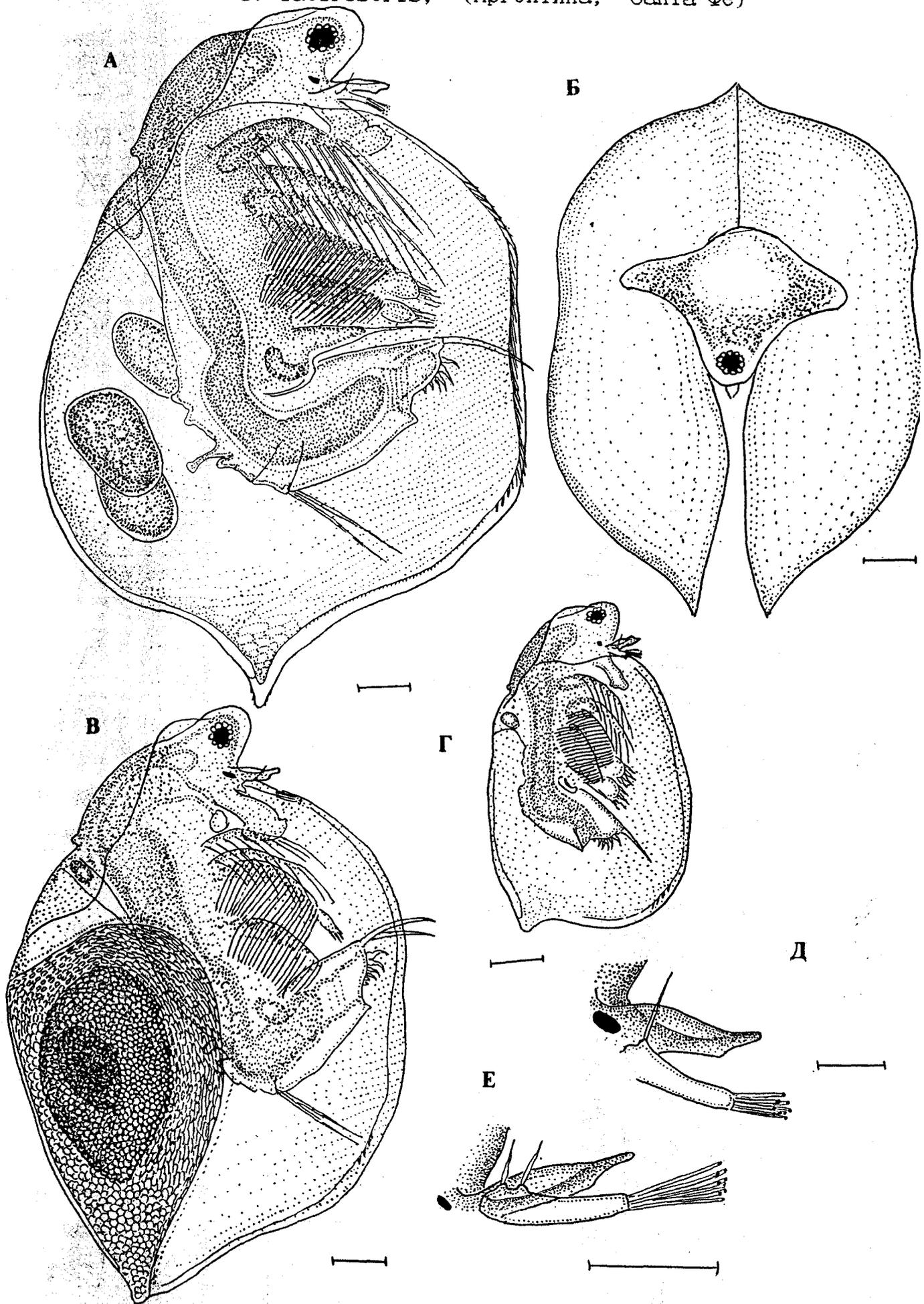


А - половозрелая партеногенетическая самка, Б - постабдомен самки, В - голова самки, Г - коготок, Д - постабдомен самца, Е - голова самца, Ж - самец, общий вид, З - эфиппальная самка. Масштаб 0,05мм.

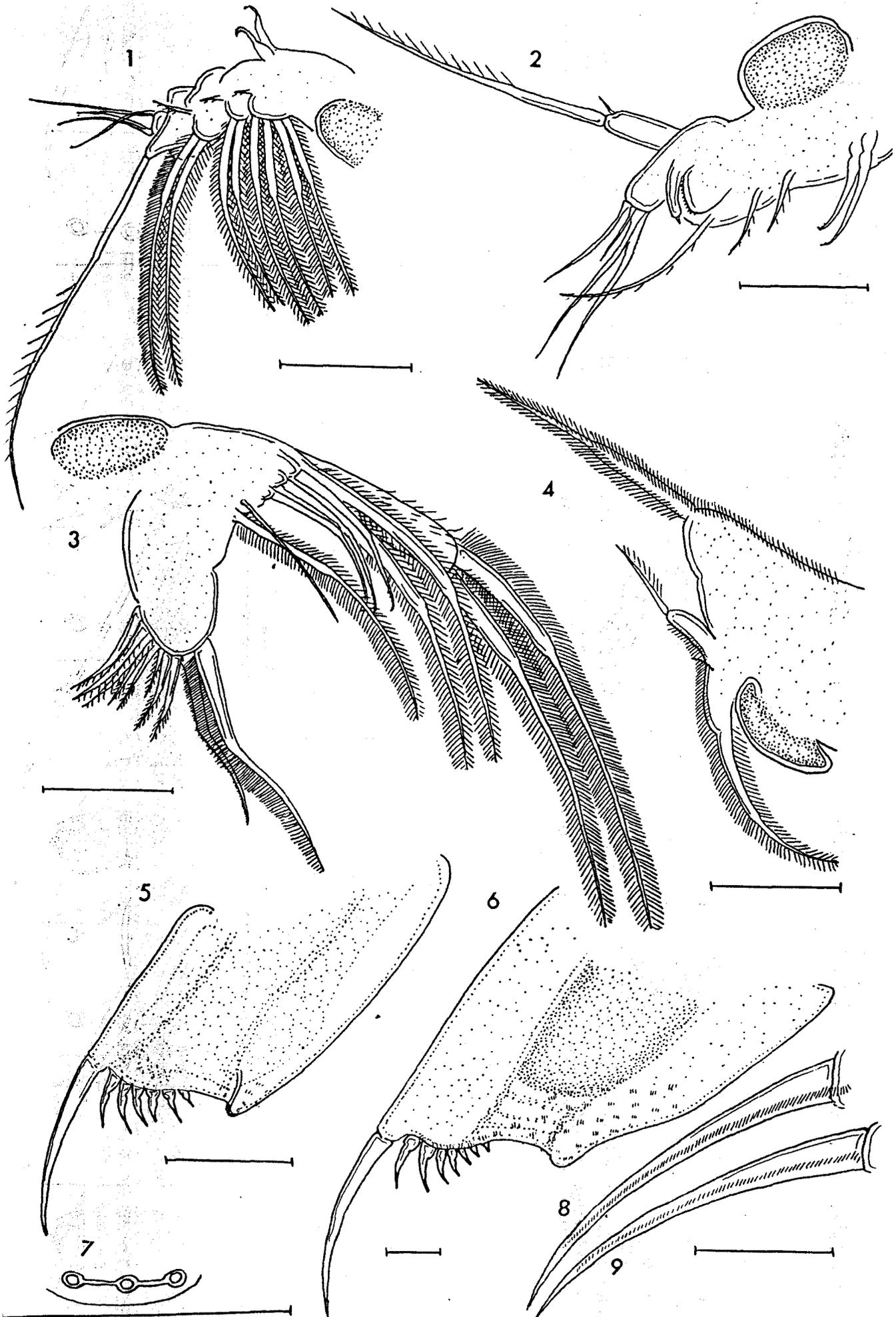
рис. 61
Географическое распространение видов подрода S (Coronocerphalus)

- S. serrulatus
- S. semiserratus

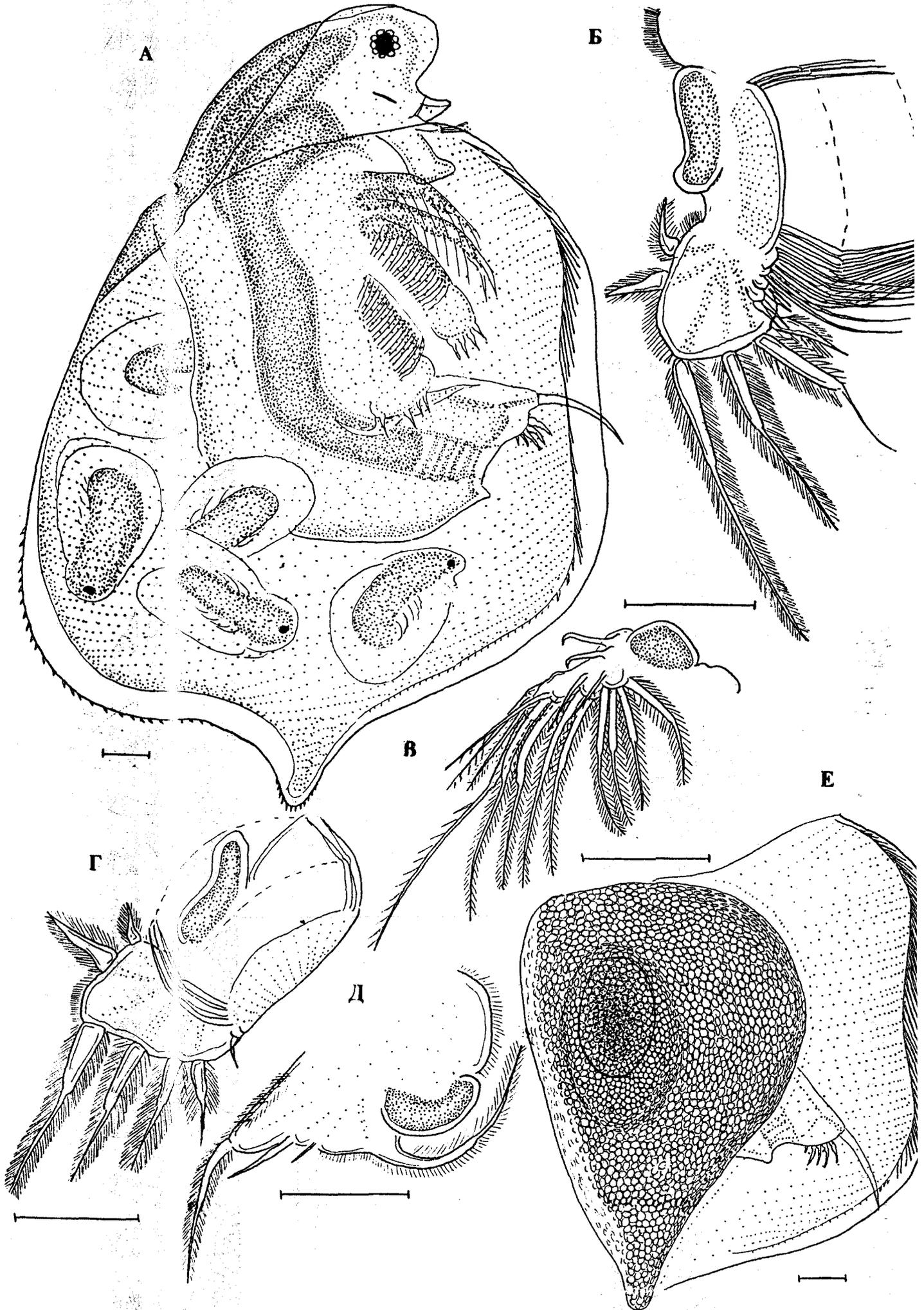




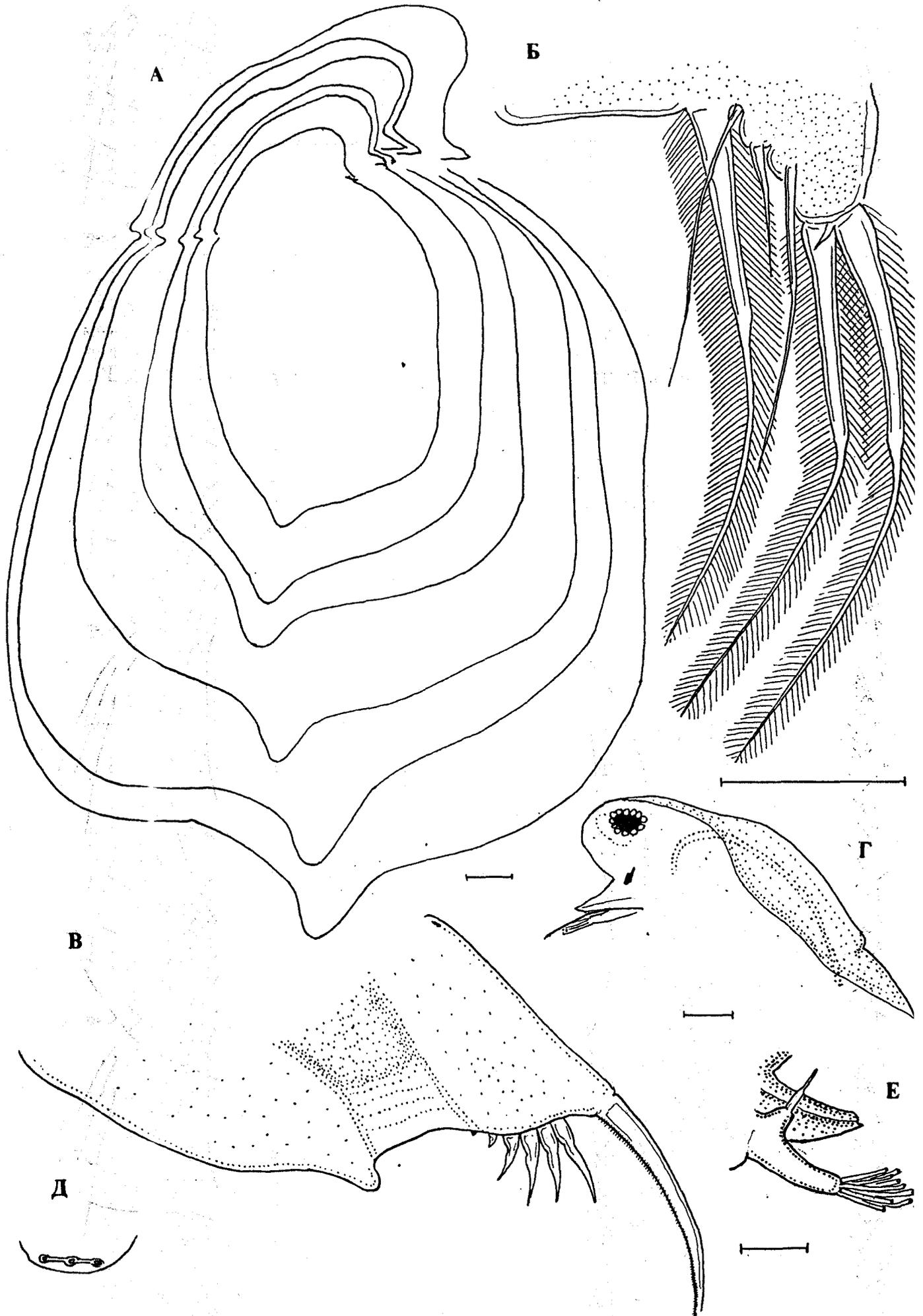
А - партеногенетическая самка, вид сбоку, Б - то же, вид со стороны головы, В - эфиппальная самка, вид сбоку, Г - самец, вид сбоку, Д - роstrум и антеннула самки, Е - роstrум и антеннула самца. Масштаб 0,1мм. (А-Г) и 0,05мм (Д, Е)



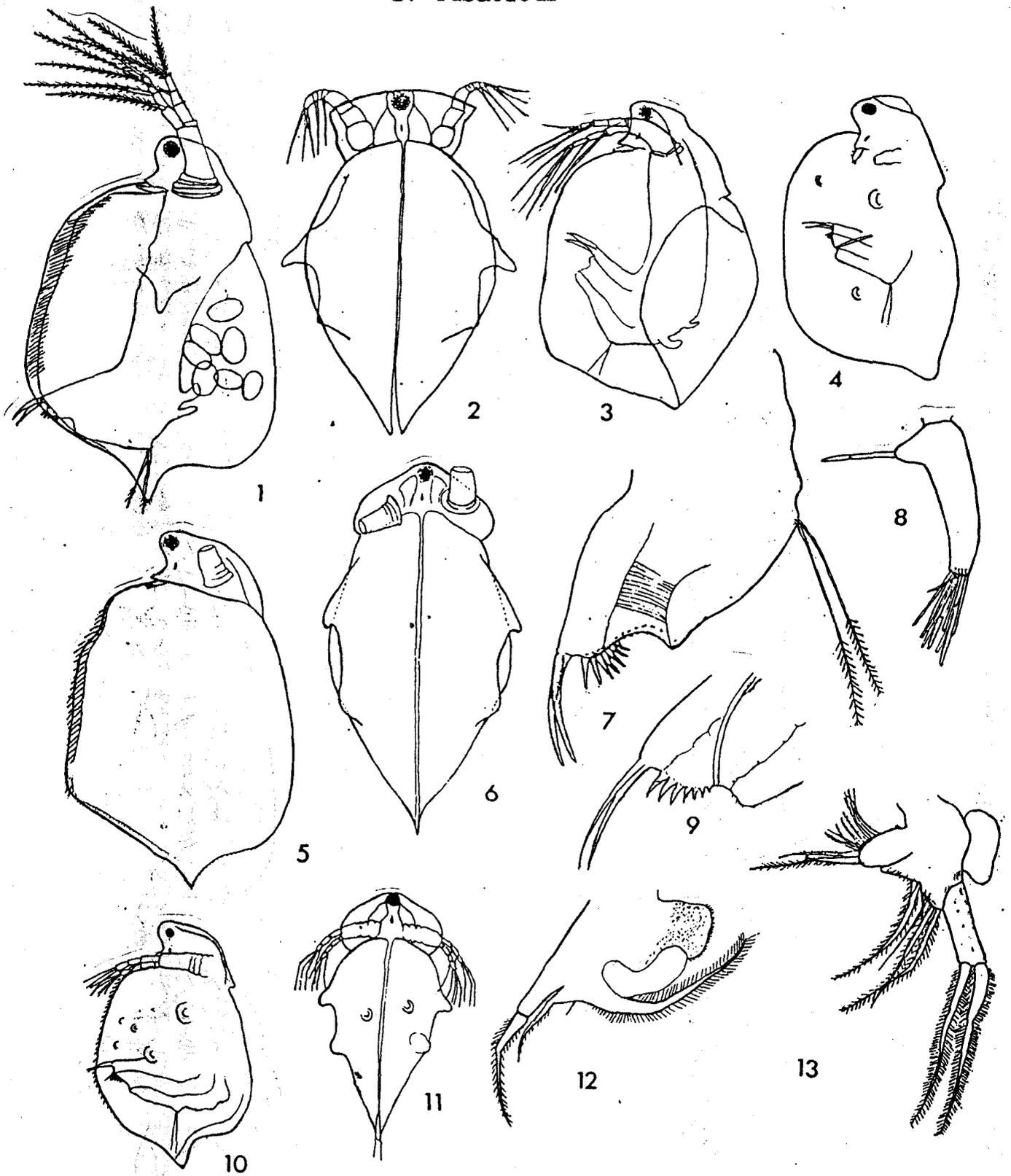
4 - торакальные конечности самца: 1 - I-1, вид сбоку, 2 - I-2, вид сверху, 3 - I-3, 4 - I-4, 5 - постабдомен самца, 6 - постабдомен самки, 7 - головные поры, 8, 9 - коготок: 8 - снаружи, 9 - изнутри. Масштаб 0,05мм.



А - партеногенетическая самка, Б, Б', Г, Д - торакальные конечности самки: Б - III, Б' - IV, Г - V, Д - VI, Е - общий вид эфиппальной самки сбоку (без головы). Масштаб 0,1 мм (2-9)



А - возрастные изменения контура тела, Б - эндит III, В - постабдомен, Г - голова самки из Судана. Д - головные поры, Е - роострум и антеннула. А, В, Д, Е - Филиппины, Б, Г - Судан. Масштаб 0,1мм (А, В, Г), 0,05мм. (Б, Д, Е)



1, 5, 10 - партеногенетическая самка сбоку, 2, 6, 11 - партеногенетическая самка с ventральной стороны, 3 - эфиппидальная самка, вид сбоку, 4 - самец, вид сбоку, 7 - постабдомен самки, 8 - антеннула самки, 9 - постабдомен самца, 12 - пятая торакальная конечность самки, вторая торакальная конечность самки. 1, 2, 3, 7, 8, 12, 13 - по Behning, 1925 (Россия, Саратов), 4, 9, 10, 11 - по Herr, 1917 (Силезия), 5, 6 - по Srátek-Hušek, 1962 (Чехословакия)

Пояснения к рис. 67

1 - местонахождения материала изученного мной; 2-25 - местонахождения материала, изученного другими авторами: 2 - Stingelin, 1906; 3 - Brehm; 4 - Brandorff et al., 1982; 5 - Collado et al., 1984; 6 - Zoppi de Roa, Vasquez, 1991; 7 - Fryer, 1957; 8 - Rey, Saint-Jean, 1969; 9 - Biswas, 1971; 10 - Monakov, 1971; Dumont, 1986; 11 - Lamoot (не опублик., цит. по Dumont, van de Velde, 1977); 12 - Dumont, van de Velde, 1977; 13 - Mamaril, Fernando, 1978; 14 - Bricker et al., 1978; 15 - Dumont et al., 1981; 16 - Idris, Fernando, 1981; 17 - Rajapaksa, 1981; Rajapaksa, Fernando, 1981; 18 - Hossain, 1982; 19 - Michael, Sharma, 1988; 20 - Timms, 1988; 21 - Herr, 1917; 22 - Behning, 1923, 1925; 23 - Sramek-Husek, 1943; 24 - Ferienc, Zmoray, 1943; 25 - Kaminski, 1975.