

УДК 592.595.32.4.2

**ПОПУЛЯЦИОННО-СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
SIMOCEPHALUS VETULUS (CRUSTACEA: DAPHNIIFORMES)
ИЗ ОЗЕРА ГЛУБОКОГО И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ**

М. Я. Орлова, Н. М. Коровчинский

Simocephalus vetulus впервые был описан очень схематично из Дании О. Ф. Müller (1776) под названием *Daphne vetula* и выделен впоследствии Т. Е. Schoedler (1858) в новый род *Simocephalus*, став его типовым видом. Вплоть до настоящего времени принято считать, что этот вид имеет практически всеветное распространение (Flössner, 1972). Сравнительно недавно его обнаружили в Австралии (Dumont, 1983). Помимо умеренных и холодных областей, где он особенно обычен, *S. vetulus* отмечен также в тропиках и субтропиках разных континентов (Stingelin, 1904; Rahm, 1956; Sharma, Michael, 1987). В местах своего обитания ракообразные этого вида достигают нередко высокой численности и биомассы.

Данный вид представляется столь тривиальным и хорошо изученным, что еще недавно не могли возникнуть какие-либо сомнения в правильности его идентификации. Но результаты работ последнего времени по систематике Daphniiformes¹ явственно показали, что прежние трактовки видов в этой группе уже неприемлемы (Frey, 1982, 1987; Смирнов, 1986). Установлено, что целый ряд прежних «видов», считавшихся и широко распространенными, и эвритопными, на самом деле являются сборными таксонами, представляющими группы близких и не очень близких, но внешне сходных биологических видов. Вместе с тем стало ясно, насколько точнее и углубленней должна быть систематическая обработка материала, чем та, которая практиковалась ранее и для которой был характерен учет немногих признаков у единичных особей. Как главное рекомендуется проведение этой обработки на популяционной основе, когда изучаются и описываются с учетом изменчивости большие выборки особей всех классов: неполовозрелые, партеногенетические и эфиппидальные самки, самцы. Признаки двух последних могут иметь особенно большое систематическое значение. В описании должно вовлекаться значительное число признаков. Помимо морфологических очень желательно также применение популяционно-генетических методов исследования, экспериментальных межпопуляционных скрещиваний особей и пр.

Насущной задачей сегодняшнего дня является выявление и детальное переописание реальных видов на новой основе.

Все эти соображения и заставляют нас обратиться к более углубленному изучению представителей рода *Simocephalus* и прежде всего его типового вида. Несмотря на то что описания *S. vetulus* имеются практически во всех определителях по ветвистоусым, многие важные детали строения этих ракообразных изучены недостаточно или вовсе неизвестны, не определены пределы изменчивости ряда диагностических признаков, в трактовке которых существует определенный разнобой.

¹ В данной статье мы пользуемся классификацией, предложенной для Crustacea Я. И. Старобогатовым (1986).

Имеющиеся единичные работы по морфологической изменчивости этого вида (Ермаков, 1924; Ревенко, 1983) выполнены не в целях систематики. Кроме того, привлекает к себе внимание факт существования значительного количества описанных подвидов и форм *S. vetulus*, вопрос о действительном статусе которых требует своего разрешения.

По своему замыслу предлагаемая статья имеет во многом вводное и методическое значение, осуществляя проверку пригодности и значимости систематических признаков и создавая эталон для сравнения. Являясь результатом достаточно подробной морфологической обработки только двух недалеко друг от друга обитающих популяций *S. vetulus*, она должна служить прологом к дальнейшему исследованию популяций вида из разных точек его ареала.

Необходимо отметить, что использование видового названия *S. vetulus* можно считать пока сугубо условным вплоть до полной ревизии вида, включающей переописание его представителей из типового местонахождения.

Материал и методика

Большая часть работы проведена на биостанции «Глубокое озеро». Материал собирали планктонным сачком со стаканчиком в прибрежной зоне озера и в находящемся от него в 3 км Тереховском пруду в августе—октябре 1989 г. Для предотвращения деформации особей пробы фиксировали 10%-м формалином с сахарозой.

Первоначально для обнаружения локализации *S. vetulus* в разных местах литорали по периметру оз. Глубокое были собраны 38 проб таким образом, чтобы охватить все основные типы водной растительности на разных глубинах. Оказалось, что данный вид приурочен почти исключительно к густым дернинам элодеи и водокраса на глубинах 0,2—1 м. Среди растительности глубже 1,2 м он не найден. Затем пробы брали 4 раза только в тех 10 точках зарослей литорали озера, где *S. vetulus* был наиболее многочисленным.

В Тереховском пруду данный вид встречался на всех глубинах (от 0 до 1,0 м), так как все дно водоема покрыто зарослями элодеи. Здесь пробы брали 4 раза в 5 точках. В результате в обоих водоемах было собрано 98 проб.

Рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата РА-4. Во избежание артефактов окраску створок и форму глазка изучали на живом материале. Схема морфометрических измерений (рис. 1, з, и) разработана на основе таковой, предложенной R. Sramek-Hušek с сотрудниками (1962) для *Daphnia*. Согласно ей детально измерены по 15 партеногенетических самок и самцов из озера (пробы от 5/IX) и пруда (пробы от 19/VIII и 12/IX). Всего 60 особей. Достоверность различий показателей определяли по коэффициенту Вилкоксона. Размерную структуру популяций изучали на основании промеров 250 особей, отобранных случайным образом в каждой из двух проб, взятых в озере 20/VIII и в пруду 19/VIII. Фотосъемку производили на сканирующем электронном микроскопе JEOL-JSM-50A в ИЭМЭЖ АН СССР.

Описание *S. vetulus* оз. Глубокое

Взрослые партеногенетические самки имеют широко-яйцевидную форму тела, передняя часть которого значительно ниже задней (рис. 1, а, з). Высота тела во многом зависит от количества яиц в выводковой камере. Ряд показателей пропорций разных частей тела представлен в таблице.

Голова относительно небольшая, дорсально ясно отделена от туловища выемкой на головном щите, который продолжается далее вдоль спинной стороны. Верхний и передний края головы округло-овальные, нижний, как правило, прямой, перед рострумом слегка вогнутый. Иногда на нижнем крае головы имеется небольшой низкий округлый выступ — «горбинка» (рис. 1, в). Рострум маленький «курносый», в разной степени заостренный, направлен вниз. По бокам головы над основаниями плавательных антенн располагаются широкие кили — форникисы. При взгляде сверху они образуют широкий округлый капюшон. Сзади они продолжают на створки и сходятся на их спинном крае в районе сердца.

Статистические показатели пропорций частей тела особей из двух популяций *S. vetulus*

Место взятия пробы	Длина тела (мм)	Длина задней части створок, % от длины тела	Ширина тела, % от длины тела	Длина голо- вы, % от длины тела	Длина щетин- ки с крючком плавательных антенн, % от длины тела	Длина корот- ков постабдо- мена, % от длины тела	Высота пост- абдомена, % от длины тела	Длина пост- абдомена, % от длины тела	Глубина пост- выемки пост- абдомена, % от его высоты	Длина 1-го членика верх- ней ветви ан- тенн, % от длины наруж- ней щетинки конца бази- подита
Глубокое озеро, самцы	0,64—1,1 0,82 0,11	21—33 25 0,0	49—58 54	26—49 41	14—19 16	13—17 15	10—13 11	19—26 0,0	2—7	25—38

в целях системы-
 исследования зна-
 S. vetulus, вопрос
 разрешения.
 о многом в одно-
 тожности и значи-
 для сравнения.
 тресковой обработ-
 популяции S. ve-
 исследованию по-
 названная S. ve-
 полной ревазии
 из типового ме-
 е озеро. Материал
 в озеро и в находя-
 9 г. Для предотвра-
 м с сазаров.
 разных местах лито
 бромом, чтобы охва-
 вил Озариюль, что
 леза и водоросля на
 влет. Затем пробы
 S. vetulus был нан-
 ит (от 0 до 1,0 м),
 в брань 4 раза в 5
 1. Во избежание ар-
 вание. Схема мор-
 в детально измере-
 (X) в пруды (про-
 на показателе оп-
 в каждой из двух
 в каждой из сканиру-
 то

Статистические показатели пропорций частей тела особей из двух популяций *S. vetulus*

Место взятия пробы	Длина тела (мм)	Длина задней части створок, % от длины тела	Ширина тела, % от длины тела	Длина голо- вы, % от длины тела	Длина щети- ки с крючком подвешенных антенн, % от длины тела	Длина колот- ков постводо- мена, % от длины тела	Высота пост- зодомена, % от длины тела	Длина пост- зодомена, % от длины тела	Глубина выемки пост- зодомена, % от его высоты	Длина 1-го членика верх- ней ветви пе- дипн, % от длины 1/8 паруж- ной ветви конца базис- подвита
Глубокое озеро, самцы	0,64—1,1	21—33	49—58	26—49	14—19	13—17	10—13	19—26	2—7	25—38
	0,82	25	54	41	16	15	11	22	4	33
	0,11	3,0	3,0	5,0	1,0	1,0	1,0	2,0	2,0	6,0
	12,9	12,0	5,15	11,8	7,6	6,5	6,4	7,7	40,4	19,9
Тереховский пруд, самцы	0,66—0,86	21—27	47—57	38—47	16—20	10—18	9—14	21—23	2—12	17—29
	0,75	24	52	43	18	15	11	22	9	27
	0,05	3,0	2,0	3,0	1,0	2,0	2,0	5,0	6,0	4,0
	7,11	13,0	4,5	5,9	7,1	13,6	13,8	25,0	84,7	17,0
	1,50*	0,39	0,85	0,08	1,50*	0,95	0,51	0,47	0,23	1,93*
Глубокое озеро, самки	1,32—1,82	25—40	54—70	26—48	14—23	11—15	12—16	16—21	11—18	25—60
	1,52	36	64	43	17	14	13	19	15	36
	0,15	7,0	4,0	5,0	2,0	1,0	1,0	1,0	5,0	9,0
	10,2	18,9	5,9	11,8	13,3	7,8	7,7	6,3	29,3	25,2
Тереховский пруд, самки	1,24—1,54	24—43	60—69	38—49	14—21	13—16	11—15	17—21	10—17	26—47
	1,33	32	65	46	19	15	13	19	15	32
	0,12	4,0	3,0	2,0	2,0	1,0	1,0	1,0	2,0	6,0
	8,8	12,7	4,1	5,52	9,9	4,5	7,4	5,3	16,5	19,5
	1,86*	1,26*	0,75	1,40*	1,35*	1,52*	0,02	0,65	0,02	0,90

Примечание. В каждом столбце сверху вниз: пределы вариации, средняя, среднее квадратичное отклонение, коэффициент вариации.
 Звездочкой отмечены значимые различия по коэффициенту Вилкоксона.

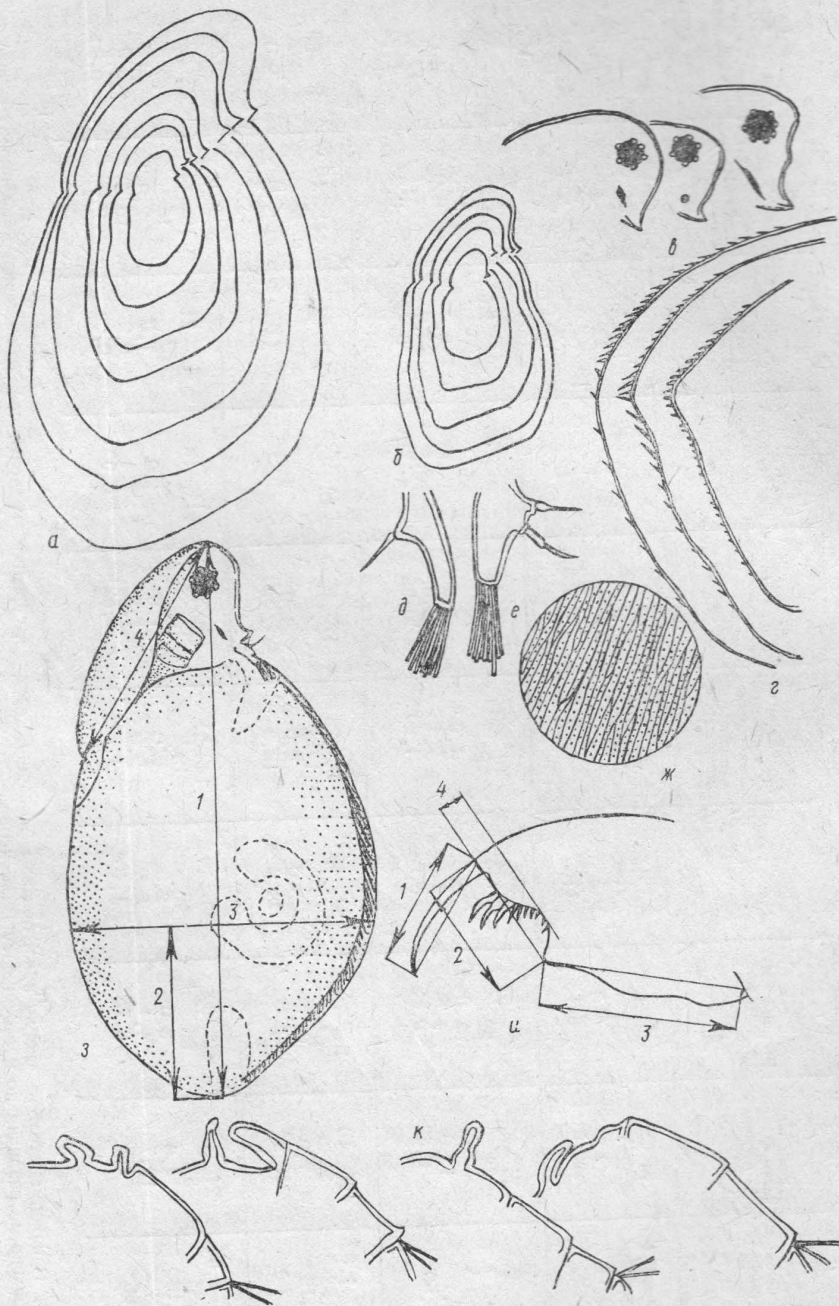


Рис. 1. *Simocephalus vetulus* (оз. Глубокое, кроме двух левых изображений на фигуре в): а — возрастные изменения формы тела самок, б — то же самцов, в — изменчивость вентрального края головы (слева — направо: типичная и промежуточная формы, форма с «горбинкой»), г — изменчивость формы и вооружения заднего края створок, д — антеннула самки, е — то же самца; ж — ретикуляция створок, з — схема промеров тела (1 — длина тела, 2 — длина задней части, 3 — ширина тела, 4 — длина головы), и — схема промеров по-

Глаз с
ва: в целом
или без рас
Антенн
толстые, дв
шенным пер
выступ, не
(рис. 1, в).
поверхности
Плавате
дистальных
основании ба
голые чувств
тинка распо
между основа
шипик (рис.
членика верх
1—3. Крайняя
цирована: она
ным члеником
располагаются
малозаметный
с гомонным
всех члеников
неправильные
вают всю их по
изменчивость во
Дорсальная
нении с задним
пом. Задний кра
реходит в более
роким тупым уг
ряды мелких зуб
назад (рис. 1, г).
положены чаще.
2/3 длины краев.
параллельными
веществом. Перед
реннее вооружен
близко стоящих о
стальнее, на грани
ряд из 2—5 коро
шинство из которы
S-образной формы
экземпляра обычно
имеет вид ряда из
чины, средний из
Ретикуляция бо
долговатых ячеек, д
ширину (рис. 1, ж).

стабдомена (1 — дли
домена, 4 — глубина

Глаз средних размеров, округлый. Форма глазка крайне изменчива: в целом он вытянут и может быть в нижней части с расширением или без расширения и разнообразно изогнут (рис. 1, в).

Антеннулы (антенны I) короткие, палочковидные и относительно толстые, дистальный конец их заметно более узкий с несколько скошенным передним краем. На этом крае ближе к основанию находится выступ, несущий относительно короткую чувствительную щетинку (рис. 1, д). У живых особей эта щетинка обычно прижата к задней поверхности рострума и немного выдается из-за него.

Плавательные антенны (антенны II) относительно короткие, концы дистальных члеников их ветвей едва достигают середины створок. На основании базиподита с внутренней стороны находятся 2 двучленистые голые чувствительные щетинки. Сходная с ними, но более длинная щетинка располагается только вдоль ее наружной стороне дистального конца базиподита между основаниями ветвей, а на внутренней стороне — мелкий тонкий шипик (рис. 3, а). Длина щетинки всегда превышает длину первого членика верхней ветви (таблица). Вооружение ветвей: 0—(1)—1—3/1—1—3. Крайняя наружная щетинка верхней ветви значительно модифицирована: она заметно короче остальных двух, с утолщенным базальным члеником, шипообразные сетулы, особенно крупные проксимально, располагаются только вдоль ее наружной стороны, а на конце имеется малозаметный крючок (рис. 2, е). Все остальные щетинки однотипные с гомономным вооружением из грубых сетул. На концах базиподита и всех члеников ветвей располагаются ряды тесно стоящих шипиков, а неправильные поперечные ряды гораздо более мелких шипиков покрывают всю их поверхность (рис. 3, а, б). Индивидуальная и возрастная изменчивость вооружения антенн не обнаружена.

Дорсальная сторона раковинки равномерно выпуклая, при соединении с задним краем образует тупой угол иногда с небольшим выступом. Задний край, иногда почти прямой, иногда не вполне ровный, переходит в более или менее выпуклый вентральный округло или под широким тупым углом. На дорсальной стороне и заднем крае находятся ряды мелких зубчиков (средний размер их варьирует), направленных назад (рис. 1, з). На заднем углу (выступе) они более крупные и расположены чаще. У разных особей эти зубчики покрывают от 1/2 до 2/3 длины краев. Вдоль дорсальной стороны они идут двумя близкими параллельными рядами. Часто зубчики бывают окружены слизистым веществом. Передний и вентральный края каждой створки несут внутреннее вооружение, состоящее впереди из коротких, а затем длинных близко стоящих оперенных щетинок, направленных назад. За ними дистальнее, на границе перехода в задний край располагается короткий ряд из 2—5 коротких шиповидных с зубчатым краем щетинок, большинство из которых также равномерно изогнуты назад, а самая задняя S-образной формы (рис. 3, в). Число их на каждой створке одного экземпляра обычно разное. Внутреннее вооружение вдоль заднего края имеет вид ряда из групп мелких тесно стоящих шипиков разной величины, средний из которых заметно крупнее остальных (рис. 3, з).

Ретикуляция большей части наружных покровов в виде узких продолговатых ячеек, длина которых может быть более чем в 10 раз превышать ширину (рис. 1, ж). Под световым микроскопом в каждой из ячеек ви-

стабдомена (1 — длина коготка, 2 — высота постабдомена, 3 — длина постабдомена, 4 — глубина выемки постабдомена), к — изменчивость абдоминальных выростов

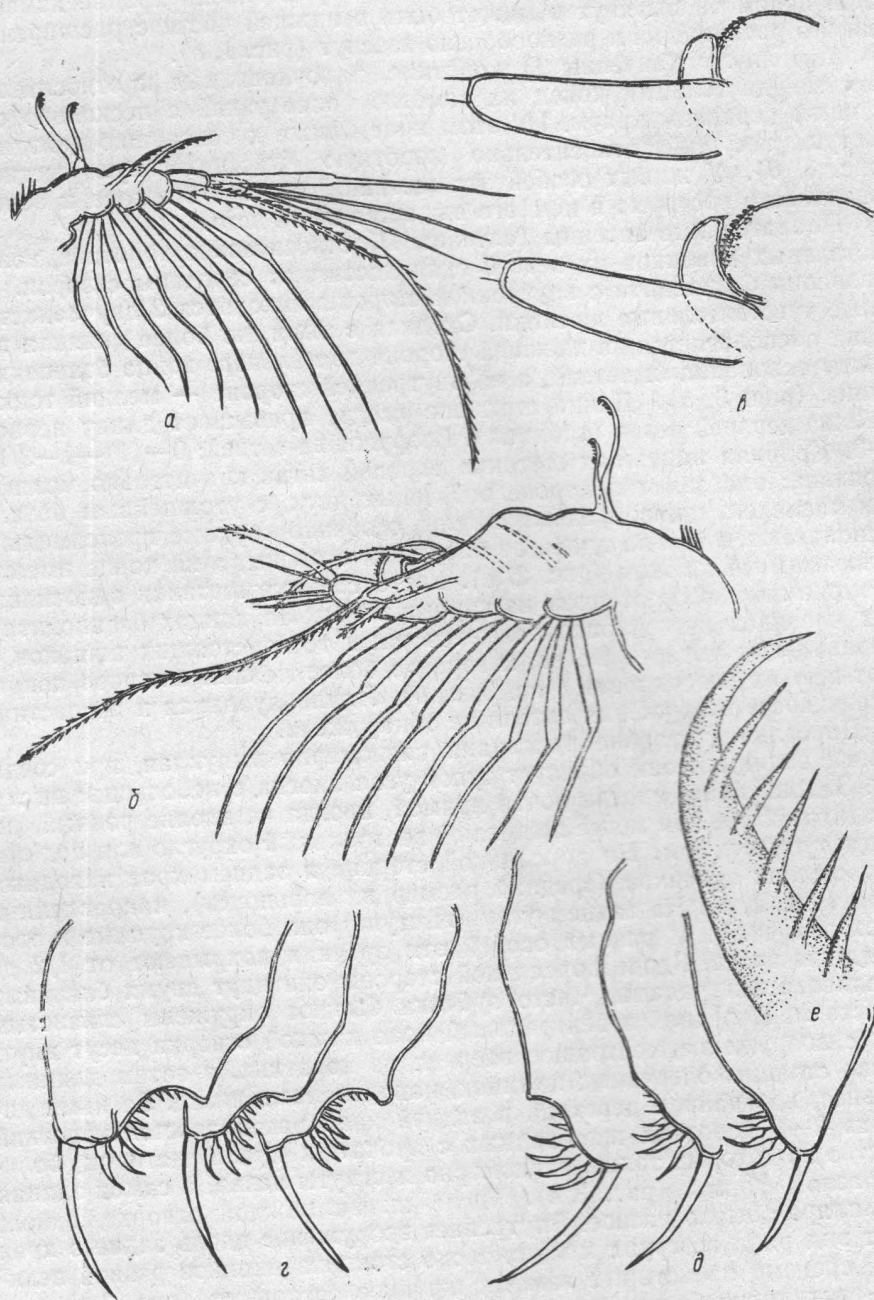


Рис. 2. *Simocephalus vetulus* (оз. Глубокое): а — нога 1-й пары конечностей самки изнутри, б — то же самца снаружи (сетулы на длинных мягких щетинках не показаны), в — возрастные изменения крючка эндита 1-й пары ног самцов (вверху — ювенильный самец, внизу — половозрелый), г — изменчивость формы постабдомена самок, д — возрастные изменения формы постабдомена самцов (слева — направо: половозрелый, ювенильный, новорожденный), е — апикальный конец видоизмененной хватательной щетинки верхней ветви антенны (прорисовка с электронно-микроскопической фотографии, $\times 10000$)



Рис. 3. *Simocephalus vetulus*: а — изнутри, б — сзади, в — спереди

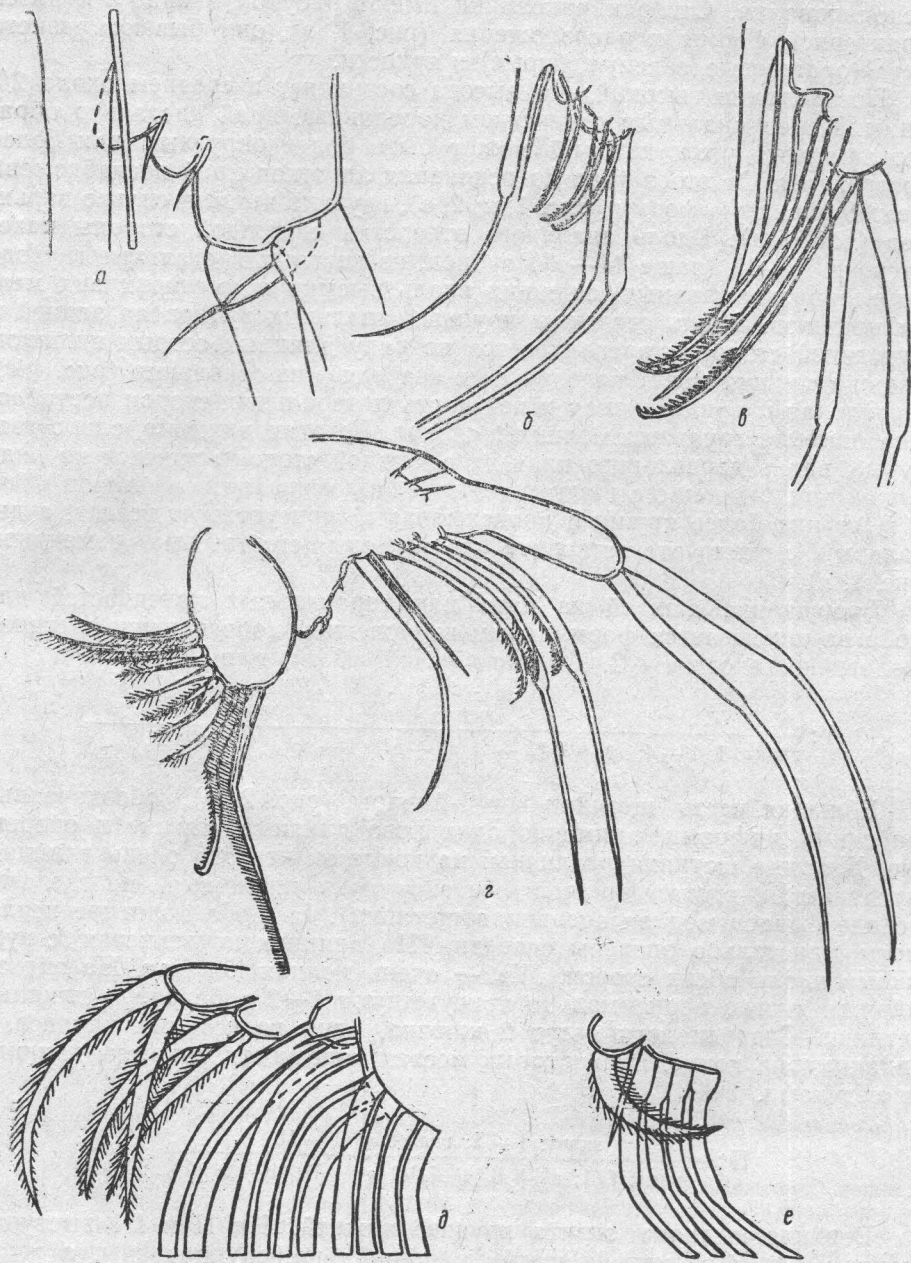


Рис. 3. *Simocephalus vetulus* (оз. Глубокое): а — эндит 2-й пары ног самки изнутри, б — то же ювенильного самца изнутри, в — то же половозрелого самца изнутри, г — нога 2-й пары ног самца изнутри, д — эндит 3-й пары ног самки изнутри, е — то же 4-й пары ног самки изнутри

й пары конечностей
нных мягких щетин-
а 1-й пары ног сам-
, е — изменчивость
формы постабдомена
(ворожденный), е —
ерхней ветви антенн
рии, ×10000)

ден продольный ряд точек, которые, очевидно, входят в структуру внутренних тканей, так как не были видны снаружи при электронном микроскопировании. Створки раковинки имеют рисунок в виде 4-х пятен характерной формы и расположения (рис. 1, з), они бывают разного цвета (оранжевые, зеленые, бурые) и яркости.

Постабдомен высокий, его высота составляет в среднем около $2/3$ длины. Перед анальным отверстием дорсальный край дистально образует заметный угол, который может быть более округлым или более заостренным. От этого угла до основания коготков край постабдомена имеет S-образную форму (рис. 1, и; 2, з), глубина выемки сильно варьирует (таблица). Вдоль анального отверстия с каждой стороны находится по 10—15 (чаще 11—12) зубцов, из которых дистальные гораздо длиннее проксимальных, сидящих вдоль выемки и имеющих вид мелких шипиков. Вдоль середины крупных анальных зубцов на задней и внутренней сторонах располагается по ряду длинных острых шипиков, похожие шипики могут находиться и спереди у их основания (рис. 4, е). Дорсальная и прилегающая к ней часть латеральных сторон постабдомена покрыта группами мелких шипиков. Коготки длинные, слабо изогнутые, вдоль дорсального края их с каждой стороны тянется по ряду мелких одинаковых щетинок (рис. 4, д). Абдоминальных выростов обычно 2, из них более крупный проксимальный присутствует всегда, а дистальный может отсутствовать и размеры его весьма изменчивы (рис. 1, к).

Вооружение каждой из пяти пар торакальных конечностей для удобства описывается формульным выражением (обозначение щетинок аналогично таковым у С. М. Глаголева (1983а)) для *Daphnia*.

$$I: \frac{\text{экзит: I; а}}{\text{эндит: I (1—4; а) + II (1—2; а) + III (1—2; а) + IV (1—2; а)}}$$

Большая часть щетинок ног 1-й пары (рис. 2, а), обозначенные арабскими цифрами, примерно одинаково длинные, мягкие и оперенные. Жесткие щетинки различны: на конце экзита она очень длинная, двучленистая, дистальная часть ее снаружи с шипиками (иногда вместо нее бывает мелкая оперенная щетинка), Iа и IIа короткие нечленистые, дистально оперены спереди, IIIа длинная нечленистая, с зубчиками вдоль обеих сторон, IVа — очень мелкая и голая. На эндите снаружи иногда проксимально присутствуют 1—2 добавочные длинные щетинки. Спереди ноги несут 2 крючка, один из которых крупнее, с шипиками на конце. В некоторых местах конечности покрыты длинными сетулами.

$$II: \frac{\text{экзит: 1—2; гнатобаза 1—10}}{\text{эндит: I (1; а) + II (а) + III (а) + IV (1—2; а)}}$$

Верхняя щетинка экзита крупнее нижней. На II и III выступах эндита (рис. 3, а) мягкие щетинки полностью редуцированы, а жесткие — маленькие и голые, Iа заметно длиннее. На дистальном же конце эндита маленькая жесткая щетинка (IVа) сидит у основания двух длинных оперенных. В центре внутренней поверхности эндита находится заметный выступ с длинными крепкими сетулами, тонкие сетулы имеются и на выступах II—IV. Гнатобаза в виде округлого выступа, проксимально с рядом длинных сетул, а дистально обычно с 10 щетинками (иногда 9), из которых 6, 9 и 10-я, считая от проксимального конца, прикрепляются кнаружи от края, а остальные изнутри. Две наиболее



Рис. 4. *Simoccephalus* внутренняя сторона ветви антенны раковинки (×16 створок (×2400), д)

дистальные щетинки на концах.

$$III: \frac{\text{экзит: I}}{\text{эндит: I}}$$

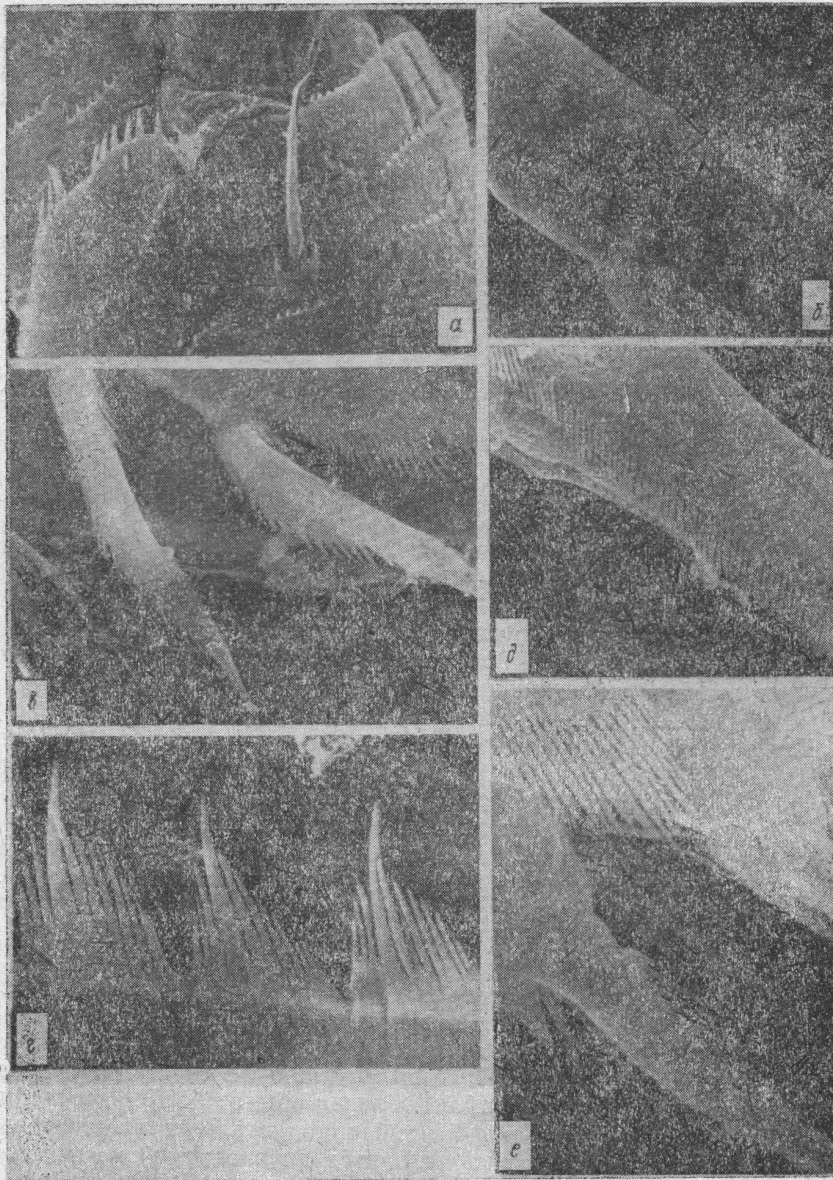


Рис. 4. *Simocephalus vetulus* (оз. Глубокое): а — шипик дистального конца внутренней стороны базиподита ($\times 750$), б — шипик на конце 2-го членика верхней ветви антенны ($\times 900$), в — шиповидные щетинки задненижнего края створок раковинки ($\times 1600$), г — группы шипиков внутренней стороны заднего края створок ($\times 2400$), д — шиповидные щетинки дорсального края коготков постабдомена ($\times 1600$), е — анальные зубцы ($\times 2900$)

дистальные щетинки (9 и 10-я) самые длинные и крючковидно изогнуты на концах.

III : $\frac{\text{экзит: 1-6; гнатобаза от 40 до 50}}{\text{эндит: I (1-4; а) + II (1-2; а) + III (1-2) + IV (1-2)}}$

Экзит широкий лопастевидный с 4 длинными щетинками дистально и двумя на боковой стороне. Выступы эндита I и II с двучленистыми длинными мягкими щетинками и одной короткой жесткой, на выступах III и IV только длинные нечленистые щетинки (рис. 3, *д*). Гнато-база с широким веером однотипных фильтрующих щетинок.

IV: $\frac{\text{экзит: 1—6; гнатобаза: от 30 до 40}}{\text{эндит: I (1)}}$

Экзит и его вооружение очень похожи на таковые предыдущей пары, только щетинки несколько короче. Эндит сильно редуцирован — представлен одним выступом с одной широкой нечленистой оперенной щетинкой. Иногда дистальная щетинка гнатобазы отличается от прочих гораздо более мелкими размерами (рис. 3, *е*).

Конечности V пары характерной для дафнид формы. Экзит с двумя мягкими оперенными щетинками, направленными вперед, из которых дистальная гораздо длиннее, и одной короткой голой. Еще одна длинная оперенная щетинка направлена в противоположную сторону.

Эпиподиты имеются на всех конечностях.

Длина тела 1,42—2,06 мм.

Ювенильные самки. У только что отрожденных особей форма тела равномерно-овальная, с ростом задняя часть все более расширяется (рис. 1, *а*). Дорсальный край раковинки прямой или несколько вогнут спереди. Глазок обычно округлой или ромбовидной формы. Дистальный выступ и выемка постабдомена слабо или совсем не выражены. Число анальных зубцов увеличивается с возрастом, у новорожденных они голые. Длина тела 0,48—1,41 мм.

Гамогенетические самки отличаются от партеногенетических только наличием эфиппиума, вдоль середины дорсальной стороны которого проходит глубокий шов, разделяющий его на две половины, а вся наружная поверхность покрыта тесно стоящими «кратерообразными» выростами разной величины и высоты, округлыми или продолговатыми с неровным верхним краем (рис. 5, *б*, *г*). При взгляде сверху на их внутренней вогнутой стороне видны маленькие округлые или заостренные выступы (рис. 5, *г*).

Длина тела 1,22—1,75 мм.

У взрослых самцов несколько ближе кпереди вентральные края створок немного вогнуты (рис. 1, *б*). Выемка имеется и на дорсальной стороне раковинки (как у ювенильных самок), ее задне-верхний угол никогда не образует заметного выступа (вариабельность формы этого угла гораздо меньше, чем у самок). Глазок обычно более укороченный. Антеннулы относительно более массивные, дистальнее чувствительной щетинки на отдельном бугорке находится двучленистый жгутик, один из эстетасков длиннее других (рис. 1, *е*). Анальных зубцов меньше (5—8, в среднем 6), нет абдоминальных выростов. Постабдомен относительно более длинный и низкий, дорсальный выступ более сильно заострен и на вершине его открывается семяпровод (рис. 2, *д*).

У ювенильных самцов вогнутость вентрального края створок развита меньше, постабдомен более сходен с таковым самок (рис. 1, *б*; 2, *д*):

I: $\frac{\text{экзит: I; а—в}}{\text{эндит: I (1—4; а, б) + II (1—2; а) + III (1—2; а, б) + IV (а; крючок и выступ)}}$

На конце экзита крепкая короткая щетинка дистально оперенная, рядом с ней 3 короткие тонкие и голые. Каждый из трех проксимальных выростов эндита с 2—4 длинными мягкими двучленистыми щетин-



Рис. 5. Scanning electron micrographs of the dorsal surface of the epipodium: a — surface of the epipodium; б — to the

ками и 1—
рост преобр
жимающий

дисталь-
енистыми
на высту-
9). Гнато-

едыдущей
ирован —
оперенной
ся от про-

ит с двумя
из которых
одна длин-
нону.

форма тела
асширяется
лько вогнут
Дистальные
ены. Число
енных они

еских толь-
ы которого
д, а вся на-
зными» вы-
олговатыми
верху на их
ти заострен-

льные края
дорсальной
ерхний угол
формы этого
короченный.
вствительной
кгутик, один
цов меньше
бдомен отно-
ее сильно за-

створок раз-
к (рис. 1, б;

очок и выступ)

но оперенная.
проксималь-
стыми щетин-

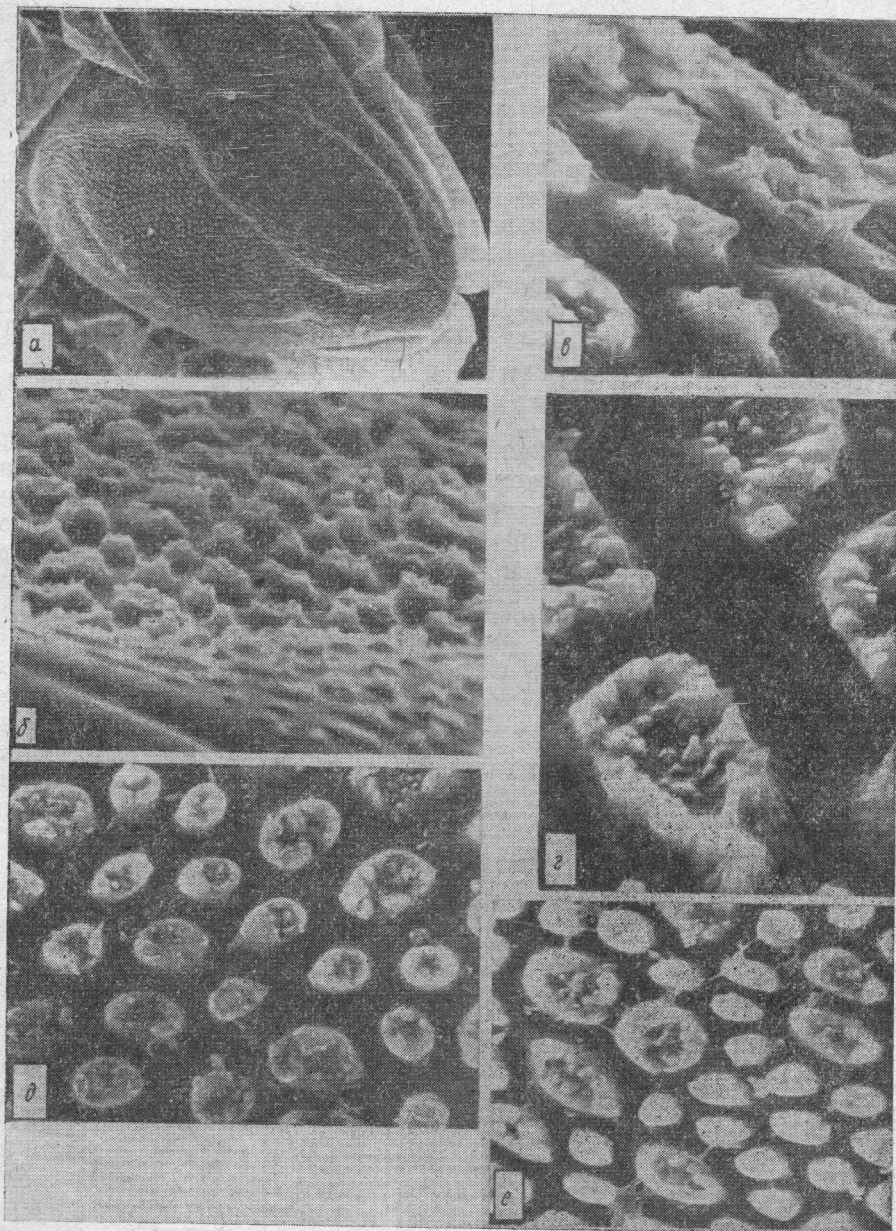


Рис. 5. *Simocephalus vetulus* (а, б, г, д — оз. Глубокое, в, е — Тереховский пруд): а — эфиппиум с дорсальной стороны ($\times 100$), б — дорсальная поверхность эфиппиума в районе шва ($\times 1000$), в — выросты дорсальной поверхности эфиппиума ($\times 3000$), г — то же задне-верхней части эфиппиума сверху ($\times 3000$), д — то же боковой поверхности ($\times 1000$), е — то же передней части боковой поверхности ($\times 1000$)

ками и 1—2 жесткими внутренними с зубчиками. Дистальный же вырост преобразован в хватательный крючок с шипиком на конце, прижимающийся к крупному выросту с рядом мелких шипиков (рис. 2, в,

б). От наружной стороны эндита отходят 1—2 нечленистые широкие щетинки:

$$\text{II: } \frac{\text{экзит: 1—2; гнатобаза: 1—10}}{\text{эндит: I (1; a) + II (a) + III (a) + IV (1—2; a)}}$$

В целом строение и вооружение конечностей 2-й пары, как у самок, но жесткие щетинки трех дистальных выростов эндита длинные, изогнутые и с рядом шипиков вдоль дистальной части вогнутого края (рис. 3, е). У ювенильных самцов они относительно короче (рис. 3, б).

Остальные конечности сходны с таковыми самок, отличаясь только меньшими размерами щетинок. Длина тела 0,66—1,08 мм.

Сравнение с особями из прудовой популяции

Представители прудовой популяции в среднем относительно более мелкие и достоверно отличаются от озерных по ряду показателей (таблица). Так, у их самок задняя часть створок более короткая, а голова более крупная, относительно длиннее видоизмененные щетинки с крючком на верхней ветви антенн и постабдоменальные коготки. У самцов выявлено заметно меньше достоверных различий. На исследованных эфиппиях прудовых гамогенетических самок выросты кажутся не столь

одинаковыми по размерам: рядом со сравнительно крупными находятся довольно многочисленные более мелкие (рис. 5, д, е). Но так как индивидуальная изменчивость поверхности эфиппиев не изучалась, то отмеченные различия пока нельзя определенно толковать как межпопуляционные.

Размерная структура популяций

Размерно-частотное распределение особей обеих популяций (рис. 6), выборки из которых были взяты практически одновременно, очень сходно. Преобладали неполовозрелые самки, наименьшие размеры яйценесущих составляли 1,42 и 1,26 мм в озере и пруду соответственно (в целом каждая несла от 1 до 16 яиц). Самцы впервые отмечены в озере 28/VIII, а в октябрьских пробах они преобладали.

Интересно отметить, что особи наших популяций при сравнении с размерами *S. vetulus*, приводимыми другими авторами, оказываются очень мелкими: наибольшие размеры самок и самцов едва достигают нижнего предела размеров половозрелых экземпляров из работы, например, W. Lilljeborg (1900), R. Sramek-Hušek et al. (1962) и др. Воз-

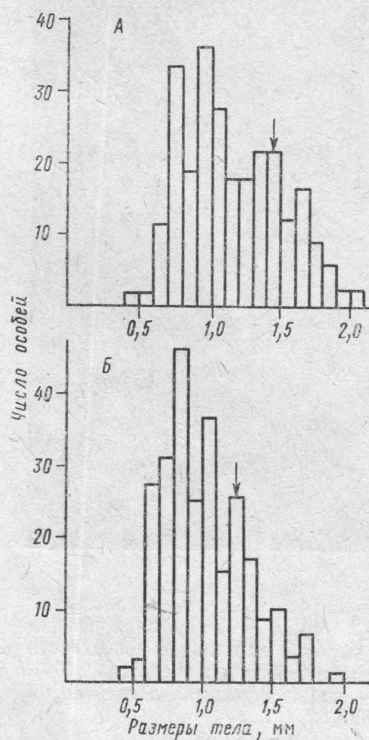


Рис. 6. Размерная структура популяции *S. vetulus* оз. Глубокого 20/VIII 1989 (А) и Тереховского пруда 19/VIII 1989 (Б). Стрелки — наименьшие размеры яйценесущих самок

можно, это озеро и пруд случаях (F1 половозрель

В числе *tulus* фигури оружие по оружение по Sramek-Hušek (1985), приче генетически

В изуче нижнего кра ченные в ли бинкой» на (1900) как заостренный ный» (Ману и то же пер различия ратность, и

А. Л. Б включают в шим данным описываемые Н. Б. Ерма ювенильных диционно ха ным призна также иссле

Форма или отсутств нее для опис 1941; Мануй показал дово ционную вар добных такс края створок

Описани отсутствует. ло описано S 1983; Margar По нашим д во и, возмож вес.

Выявлен совпадает с 1972; Negrea упомянутых но коротким многими точ онной, либо

можно, это связано с высоким прессом выедания, так как в прибрежье озера и пруду в изобилии встречаются бычки-ротаны. В некоторых же случаях (Flössner, 1972; Negrea, 1983) указывались нижние размеры половозрелых самок заметно меньше наших.

Обсуждение

В числе наиболее популярных диагностических признаков *S. vetulus* фигурируют форма головы, глазка, заднего края раковинки, вооружение постабдоминальных коготков (Бенинг, 1941; Lilljeborg, 1900; Šramek-Hušek et al., 1962; Flössner, 1972; Negrea, 1983; Margaritora, 1985), причем, все эти признаки учитывались исключительно у партеногенетических самок.

В изученных нами популяциях изменчивость формы переднего и нижнего края головы, включая роstrum, не выходила за рамки, очерченные в литературе. В том числе в выборках встречались особи с «горбинкой» на нижнем головном крае, сходные с описанными W. Lilljeborg (1900) как var. *angustifrons*. Роstrum иногда указывался как «слабо заостренный» (Бенинг, 1941), а в другом случае как «сильно заостренный» (Мануйлова, 1964), несмотря на то что авторы использовали одно и то же перерисованное изображение Lilljeborg. Очевидно, что все эти различия представляют собой только терминологическую неаккуратность, и обсуждаемые признаки являются достаточно стабильными.

А. Л. Бенинг (1941), S. Negrea (1983) и F. G. Margaritora (1985) включают в определительные таблицы признак формы глазка. По нашим данным, его форма очень сильно варьирует, выходя за обычно описываемые в литературе пределы изменчивости. Только в работе Н. Б. Ермакова (1924) представлены сходные примеры. У самцов и ювенильных самок преобладала укороченная форма глазка, что традиционно характерно для других видов *Simocephalus*. Вероятно, данным признаком следует пользоваться более осторожно. Необходимо также исследовать его изменчивость на гораздо большем материале.

Форма и вооружение заднего края створок, в частности наличие или отсутствие заметного выроста на нем, нередко использовались ранее для описания отдельных форм и даже видов *Simocephalus* (Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964). Впоследствии Negrea (1983) наиболее полно показал довольно сильную возрастную, индивидуальную и межпопуляционную вариабельность этих признаков и синонимизировал ряд подобных таксонов с *S. vetulus*. Заметная изменчивость формы заднего края створок отмечена и в нашем материале (рис. 1, г).

Описание вооружения краев створок в отечественной литературе отсутствует. Впервые с некоторым приближением к реальности оно было описано Šramek-Hušek et al. (1962), а последующие авторы (Negrea, 1983; Margaritora, 1985) не прибавили к его описанию чего-либо нового. По нашим данным, это вооружение достаточно сложно, малоизменчиво и, возможно, как признак может иметь большой систематический вес.

Выявленная нами структура ретикуляции поверхности створок не совпадает с описаниями других авторов (Lilljeborg, 1900; Flössner, 1972; Negrea, 1983), кроме, может быть, F. Leydig (1860). Первые из упомянутых карцинологов изображают ячейки ретикуляции относительно короткими, заостренными на концах или резко обрывающимися, со многими точками или только с одной. Результат ли это межпопуляционной, либо иной изменчивости необходимо выяснить в дальнейшем.

Пятнистый рисунок створок раковинки симоцефалюсов из нашего материала был достаточно стабилен и в некоторой степени сходен с таковым у сильноокрашенных особей из Англии (Green, 1966). Согласно этому автору, данная окраска связана со скоплением каратеноидов в эпидермальных клетках раковинки и в пределах одной популяции подвержена значительной изменчивости.

Еще W. Lilljeborg (1900), а за ним и многие другие карцинологи в качестве особенно хорошего видового признака *S. vetulus* отмечали присутствие на обеих сторонах постабдоментальных коготков длинных рядов мелких однотипных щетинок. Вероятно, это справедливо, но очень желательно убедиться в его малой вариабельности на материале из большего числа популяций. В подавляющем большинстве описанных случаев у *S. vetulus*, в отличие от наших данных, отмечались только 9—10 анальных зубцов, несмотря на большие размеры особей. Возможно упустились из виду те из них, которые мелки и сидят в глубине дистальной выемки. Абдоменальные выросты очень изменчивы в пределах популяции, и это делает их малозначимыми в систематическом отношении. Плавательные антенны и их вооружение у *Simocephalus* всегда описывались очень схематично. Только Е. Ф. Мануйлова (1964) применила некоторые их детали в качестве диагностических признаков, но совершенно ошибочно. Указывая, что у *S. vetulus* чувствительная щетинка конца базиподита коротка и равна длине первого членика верхней ветви, она вместо щетинки, находящейся на внешней стороне, изображает более короткий шип внутренней стороны. В действительности же упомянутая щетинка всегда длинная, намного превышает длину упомянутого членика.

Еще один, но используемый только в отечественной литературе, признак в систематике рода *Simocephalus* — вооружение дистального членика эндита торакальных ног второй пары самок, состоящее у *S. vetulus* из двух длинных оперенных щетинок и одной короткой шипообразной у их основания. Первое правильное описание этого вооружения представил А. Л. Behning (1912), а Мануйлова (1964) предложила использовать его в целях систематики. В определителе кладоцер Н. Н. Смирнова (1977), который позаимствовал данные по торакальным конечностям из старой работы L. Lund (1870), вооружение конца эндита *S. vetulus* описано неточно — короткая шипообразная щетинка не упоминается. Следует отметить, что в целом торакальные конечности самок *S. vetulus* описаны неполно, что можно адресовать даже к наиболее детальному труду А. Л. Behning (1912). Кроме того, между его данными и нашими имеется ряд различий, о которых уместнее будет сказать в специальной работе. Подробное изучение торакальных конечностей дало немало полезного для систематики рода *Daphnia* (Глаголев, 1983а). Вполне вероятно ожидать того же самого и в отношении *Simocephalus*.

Можно заключить, что из всех ранее предложенных для *S. vetulus* диагностических признаков наиболее значимыми представляются форма головы и рострума, вооружение коготков и конца эндита 2-й пары торакальных конечностей. Менее надежны форма глазка, форма и вооружение заднего края створок. В дополнение мы предлагаем использовать и другие признаки: внутреннее вооружение краев створок, характер их ретикуляции, вооружение постабдомена, плавательных антенн, торакальных конечностей всех пар. Значимость их следует проверить на более обширном материале.

Все сказанное касается только партеногенетических самок, которые, как это обычно для ветвистоусых, исследовались в наибольшей

степени. Но, как редко оказывалось. С целью исполнения описание самцовности эфиппиевой филологической наших популяций структурами.

Самец *S. vetulus* Lilljeborg (1900), из двух пар ихней частью заимствованы 2-й пары неперья же ясно, что требующим существовать в оз Глубок (Korovchinsky, 1977) удалось. В Терезиноспиносус и *S. serotinus* щипаться и особенно (Happ, 1977) скими признаками

Бенинг А. Л. Морфология конечностей рода // Биодинозозы мезотурпы поверхности эфиппиевой электронной микроскопии о изменении просу об изменении микроскопии Волжск. биол. фауны СССР // Определитель Т. 88, М.; Л. Ревель, 1977. Отряд ветвистоусых СССР. Л. Смирнов, 1977. СССР // Вестн. зоол. журн. Т. 65, № 12. Восточная часть Европы и Азии. sowie uber die temporale Variation in caratenoiden // J. Zool. Vol. 149. H. 1. *Simocephalus* (Cladocera) Korovchinsky N. // Hydrobiol. Vol. 141. Lilljeborg W. 1900. Lund L. 1870. Bidraen 7. Margaritov N. Müller O. F. 1976. indigenarum characteres S. 1983. Cladocera doceren aus dem Regenerationsstadium. Sharma B. K., Micropaleontology from India

степени. Но, как уже упоминалось, эфиппидальные самки и самцы нередко оказываются более значимыми для систематики (Frey, 1987). С целью использования и их признаков мы провели электронно-микроскопическую съемку поверхности эфиппидов и сделали более полное описание самцов *S. vetulus*. До этого единственная фотография поверхности эфиппидов данного вида была представлена в сравнительно-морфологической работе С. М. Глаголева (1983б). Так же как у особей наших популяций, она покрыта характерными «кратероподобными» структурами.

Самец *S. vetulus* сравнительно подробно был описан только Lilljeborg (1900), в частности, он первый, кто сообщает о строении первых двух пар их торакальных конечностей. Последующие авторы большей частью заимствовали его данные, ничего не прибавляя (конечности 2-й пары недавно были вновь описаны Глаголевым (1983а)). Теперь же ясно, что и описание Lilljeborg является слишком обобщенным, требующим существенной детализации.

В оз. Глубоком *S. vetulus* прежде отмечался вместе с *S. exspinosus* (Korovchinsky, 1986), но в 1989 г. последний вид здесь обнаружить не удалось. В Тереховском же пруду *S. vetulus* обитал совместно с *S. exspinosus* и *S. serrulatus*. Известно, что эти виды могут в природе скрещиваться и особенно интенсивный процесс гибридизации наблюдается осенью (Напп, 1987), но нами особи с промежуточными морфологическими признаками не найдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенинг А. Л. 1941. Кладоцера Кавказа. Тбилиси. Глаголев С. М. 1983а. Морфология конечностей некоторых видов рода *Daphnia* и ее значение для систематики рода//Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М. Глаголев С. М. 1983б. Структура поверхности эфиппидов Daphniidae (Crustacea, Cladocera) по данным сканирующей электронной микроскопии//Зоол. журн. Т. 62, № 9. Ермаков Н. Б. 1924. К вопросу об изменении глаза у *Simocephalus vetulus* под влиянием темноты и голода//Работы Волжск. биол. ст. Т. 7, № 4—5. Мануйлова Е. Ф. 1964. Ветвистоусые рачки фауны СССР//Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Т. 88, М.; Л. Ревенко Н. Г. 1983. Возрастная морфологическая изменчивость *Sida crystallina* и *Simocephalus vetulus*//Гидробиол. журн. Т. 19, № 2. Смирнов Н. Н. 1977. Отряд ветвистоусые Cladocera//Определитель пресновод. беспозвон. европ. части СССР. Л. Смирнов Н. Н. 1986. Итоги изучения ветвистоусых ракообразных в СССР//Вестн. зоол. № 5. Старобогатов Я. И. 1986. Система ракообразных//Зоол. журн. Т. 65, № 12. Behning A. L. 1912. Studien über die vergleichende Morphologie, sowie über die temporale und Lokalvariation der Phyllopodenextremitäten//Intern. Rev. ges. Hydrobiol., Suppl. Bd 4. Dumont H. J. 1983. Genus *Simocephalus* Schoedler, 1858//A Revision of the Australian Cladocera (Crustacea)/N. N. Smirnov, B. V. Timms (eds)//Rec. Austral. Mus. Suppl. Vol. 1. Flössner D. 1972. Kiemen- und Blattfusser, Branchiopoda. Fischläuse, Branchiura//Tierwelt Dtl. Vol. 60. Frey D. G. 1982. Questions concerning cosmopolitanism in *Cladocera*//Arch. Hydrobiol. Vol. 93. Frey D. G. 1987. The taxonomy and biogeography of the *Cladocera*//Hydrobiol. Vol. 145. Green J. 1966. Variation in carotenoid pigmentation of *Simocephalus vetulus* (Crustacea: Cladocera)//J. Zool. Vol. 149. Hann B. J. 1987. Naturally occurring interspecific hybridization in *Simocephalus* (Cladocera, Daphniidae): its potential significance//Hydrobiol. Vol. 145. Korovchinsky N. M. 1986. Invertebrates of the littoral zone of Lake Glubokoe//Hydrobiol. Vol. 141. Leydig F. 1860. Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen. Lilljeborg W. 1900. Cladocera Sueciae//Nova acta reg. soc. sci. upsal. Vol. 19. Lund L. 1870. Bidrag til cladocera morphologie of systematik//Natur. Tids. Vol. 3. N 7. Margaritora F. G. 1985. Cladocera//Fauna D'Italia. Vol. 23. Bologna: Calderini. Müller O. F. 1776. Zoologiae Danicae prodromus seu Animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina et synonyma imprimis popularium. Havniae. Negrea S. 1983. Cladocera//Fauna Republ. Social. Romania. Vol. 4. Rahm U. 1956. Cladoceren aus dem Regenwaldgebiet der Eifenbeinküste//Verh. naturf. ges. Basel. Bd 67, N 2. Schoedler J. E. 1858. Die Branchiopoden der Umgegend von Berlin. Berlin. Sharma B. K., Michael R. G. 1987. Review of taxonomic studies on fresh water Cladocera from India with remarks on biogeography//Hydrobiol. Vol. 145. Sramek

Hušek R., Straskraba M., Brtek J. 1962. Lupenozci—Branchiopoda//Fauna CSSR. T. 16. Stingelin T. 1904. Untersuchungen über die Cladocerenfauna von Hinterindien, Sumatra und Java, nebst einem Beitrage zur Cladoceren—Kenntnis der Hawaii—Inseln//Zool. Jahrb. Syst. Bd 21.

Поступила в редакцию
01.09.90

**POPULATIONAL-TAXONOMICAL STUDY OF *SIMOCEPHALUS VETULUS*
(CRUSTACEA: DAPHNIIFORMES) FROM LAKE GLUBOKOE AND ITS
VICINITY**

M. Ya. Orlova, N. M. Korovchinsky

Summary

Two populations of *S. vetulus* have been precisely studied for the purpose of the effectiveness estimation of the applied diagnostical features and revealing of the new ones that might be necessary for the further revision of this species, widely considered to be a cosmopolite. The description of parthenogenetic, ehippial females and males is given in relation to their age, individual and interpopulational variability. Among all of the previously proposed diagnostical features the following appear to be the most significant head and rostrum structure, armament of postabdomen claw and of endite end of the second pair of thoracic extremities. The usage of some other diagnostical features proposed, including the ehippium surface character and details of female structure.