

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

РГБ ОЯ

На правах рукописи

10 АПР 1995

БЕНЬКОВСКАЯ Марина Яковлевна

УДК 595.3

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ
РАКООБРАЗНЫХ РОДА
SIMOSERPHALUS (CRUSTACEA, DAPHNIIIFORMES)

03.00.08 - зоология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва, 1995

Работа выполнена в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва)

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор Н.Н. Смирнов

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
А.В. Монахов
кандидат биологических наук
М.В. Гептнер

Ведущее учреждение: Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова

Защита диссертации состоится "25" апреля 1995г. в "11" часов на заседании специализированного Совета Д 002.48.02 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (117071 Москва, В-71, Ленинский проспект, 33).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН.

Автореферат разослан "25" марта 1995г.

Ученый секретарь Совета
кандидат биологических наук

Л.Т. Капралова

В В Е Д Е Н И Е

Актуальность проблемы. Ветвистоусые ракообразные рода *Simocephalus* населяют зарослевую зону континентальных водоемов всего мира. Эти животные являются важным компонентом прибрежных экосистем, часто бывают доминантными. Они составляют важное звено цепей питания, так как потребляют планктонные водоросли, бактерий, детрит, а сами служат пищей 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. Хозяйственное значение симоцефалосов определяется также тем, что они входят в кормовую базу молоди промысловых рыб.

Исследование симоцефалосов актуально, так как многие важные аспекты их морфологии, систематики и географического распространения не изучены. Ряд морфологических особенностей, в частности, строение торакальных конечностей, структура поверхности створок и эфиппиума не описаны или описаны неправильно. Самцы ряда видов неизвестны. До сих пор не был выяснен вопрос о механизме прикрепления *Simocephalus* к субстрату, неполны данные о системе очистки фильтрующего аппарата конечностей. Морфологическая изменчивость *Simocephalus*, 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. Механизм линьки симоцефалосов не описан.

Оказалось, что необходима ревизия рода, так как его систематика очень запутана. Не существует ни определителя, ни даже каталога видов рода в объеме фауны мира, а большинство региональных сводок устарело. Описано 59 номинальных видов и подвидов *Simocephalus*. Некоторые из них не упоминаются в современной литературе ни в качестве самостоятельных таксонов, ни в качестве синонимов. Ряд видов понимается неправильно. Таксономический статус боль-

шинства форм вызывает разногласия. Деление рода на подроды и группы видов не разработано.

После концептуальных работ Дэвида Фрая стала очевидна необходимость пересмотра систематики родов ветвистоусых на основе изучения изменчивости, с применением новых диагностических признаков, в том числе признаков, которые выявляются при помощи электронной микроскопии.

В последнее время представление о широком распространении космополитизма среди ветвистоусых подвергается серьезной критике. Некоторые "всесветно распространенные виды" Chydoridae оказались группами близких видов с небольшими ареалами. В то же время, географическое распространение ракообразных рода *Simoscephalus* не пересматривалась с современных позиций.

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

При этом ставились следующие задачи:

1. Изучить морфологию ракообразных рода *Simoscephalus*, описать неизвестные и малоизвестные детали строения, неизвестных ранее самцов.

2. Изучить изменчивость: индивидуальную, межпопуляционную, возрастную, сезонную, а также изменения, связанные с экологическими факторами и физиологическими процессами. Описать механизм линьки.

3. Изучить экологическую и функциональную морфологию симоцефалосов.

4. Провести таксономическую ревизию рода *Simoscephalus* Schödler, 1858 в объеме фауны мира, составить ключ для практического определения.

5. Уточнить ареалы видов рода с современных позиций.

Научная новизна. С помощью световой и электронной микроскопии выявлен ряд неизвестных ранее деталей строения, уточнен ряд диагностических признаков. Описаны неизвестные ранее самцы 4 видов. Получены новые данные по сравнительной, экологической и функциональной морфологии. Подробнее, чем ранее описана изменчивость. Впервые описан процесс линьки симоцефалосов а также переход самок из партеногенетического состояния в гамогенетическое. Впер-

вые выявлена сезонная изменчивость глаза и глазка. Экспериментальным путем выяснен механизм прикрепления к субстрату. Проведена полная ревизия рода *Simocerphalus* в объеме фауны мира. Составлен первый ключ, в котором учтены все виды рода. Описано 3 новые вида. Для различения видов разработана оригинальная статистическая методика, которая может быть применена и в систематике других животных. Уточнены ареалы всех видов.

Практическое значение Составленная определительная таблица дает возможность правильно идентифицировать симоцефалосов из любых регионов, что необходимо при экологических, физиологических, биоиндикационных и других исследованиях, а также в целях рыбоводства. Разработанная статистическая методика различения видов может быть использована при ревизии систематики других групп животных.

Апробация работы. По теме диссертации прочитано 3 доклада: на заседании секции зоологии Московского общества испытателей природы, в 1992г. и на межлабораторных научных коллоквиумах в ИПЭЗ РАН в 1995г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 статей (5 научных, 1 научно-популярная). Еще 3 статьи находятся в печати. 8 статей из 9 написаны без соавторов.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка цитированной литературы. Рукопись содержит 175 стр. машинописного текста и 67 иллюстраций. Иллюстрации представлены рисунками, электронными микрофотографиями, картами и схемами. Они помещены в конце работы. Список литературы включает 183 названия, из них 146 на иностранных языках.

Г Л А В А 1. С О С Т О Я Н И Е И З У Ч Е Н И Я Р О Д А S I M O C E R P H A L U S

Наиболее полные описания морфологии *Simocerphalus* были выполнены Лильеборгом (Lilljeborg, 1900), Сарсом (Sars, 1888, 1894, 1895, 1896, 1898, 1901, 1903), Флесснером (Flössner, 1972), Негря (Negrea, 1983), Дюмоном (Dumont, 1983). Однако у многих видов не описаны головные поры, торакальные конечности, ретикуляция, антеннулы. На-

иболее авторитетная сводка по сравнительной морфологии Daphniidae, в частности *Simosephalus*, составлена Фрайером (Fryer, 1991). Некоторые вопросы, касающиеся гомологии частей разных торакальных конечностей, а также сравнительной морфологии карапакса и головы различных Daphniidae, остались неразрешенными.

Линька симоцефалюсов и связанные с ней изменения практически не описаны. Изменчивость под влиянием факторов среды известна фрагментарно. Изучено влияние темноты и голода на морфологию глаза и глазка (Kapterew, 1910; Ермаковым, 1924), травматические изменения (Ермаков, 1927), вариации каротиноидной окраски тела (Green, 1966). Механизм прикрепления *Simosephalus* к субстрату до сих пор не был известен.

Существующие сводки по систематике *Simosephalus* (Šrámek-Hušek et al., 1962; Flössner, 1972, Negrea, 1983, Margaritora, 1985, Dumont, 1983) охватывают далеко не все области и кроме того, зачастую противоречат друг другу. Подродовая структура рода не разработана. Из 59 предлагавшихся названий 6 не упоминаются в современной литературе ни в качестве самостоятельных видов, ни в качестве синонимов. Статус многих форм должен быть уточнен. Не предпринималось попыток ревизии рода *Simosephalus* с использованием новых подходов, которые были предложены Дэвидом Фраем (Frey, 1982a, 1982b, 1987). Сведения о географическом распространении *Simosephalus* имеются во многих таксономических и фаунистических работах. Однако достоверность идентификации видов часто вызывает сомнения, так как систематика рода разработана недостаточно.

Г Л А В А 2. М А Т Е Р И А Л И М Е Т О Д И К А

Обработано более 10 тыс. особей из более чем 300 местонахождений, в том числе 15 типовых серий. Материал был получен из 14 коллекций и музеев. Изготавливались препараты в канадском балъзаме. Для зарисовки использовались рисовальные аппараты РА-4 и РА-6. Электронно-микроскопические фотографии сделаны на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-50A.

Часть измерений была проведена окулярным винтовым микрометром МОВ - 1-15. Для более сложных промеров применена оригинальная методика: контур животного зарисовывался при помощи рисовального аппарата. Затем после дополнительных построений производились измерения линейкой по бумаге. Обработка промеров проводилась на компьютере при помощи пакета статистических программ "Statgraphics". Для каждой выборки по каждому из признаков вычислялось среднее арифметическое, минимум, максимум и коэффициент вариации. Для выявления связи некоторых количественных характеристик с размером и, соответственно, с возрастом особи мы подсчитывали коэффициенты корреляции. Для различения видов в "сложных" группах применена оригинальная статистическая методика: сочетание двумерных диаграмм рассеивания и кластерного анализа. Эти методы 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.

Экспериментальная часть работы выполнена на биостанции "Глубокое озеро" ИПЭЭ РАН. Для изучения механизма прикрепления *Simosephalus* к субстрату проводили прижизненное удаление различных щетинок антенн, изоляцию дорсальной области головы густым маслом, а также опыты по прикреплению рачков к поверхностям с разными физическими свойствами.

Г Л А В А 3. М О Р Ф О Л О Г И Я

В этой главе рассматривается общая и сравнительная морфология, изменчивость, экологическая и функциональная морфология. Детальное исследование общей морфологии выявило ряд неизвестных ранее особенностей строения. Впервые получены электронные фотографии щетинок внутренней стороны заднего края створок, деталей антенн. С использованием электронной микроскопии уточнено строение анальных зубцов, вооружение коготка и дорсального края постабдомена. Впервые изучены рельеф головы и строение головных пор у большинства видов, все ротовые части. Впервые полно описано строение торакальных конечностей. Оказалось, что

многие детали, в том числе используемые в качестве диагностических признаков (Behning, 1912; Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964), ранее описывались неверно (например, вооружение эндита второй ножки). Другие были совершенно неизвестны (щетинка, огибающая эпиподит первой ножки).

Все эти особенности, несмотря на их кажущуюся частность, имеют принципиальное значение, так как неправильные описания нередко вносят путаницу в систематику. Например, в одном из наиболее популярных определителей по фауне нашей страны (Мануйлова, 1964) все симоцефалусы делятся на виды, у которых щетинка на вершине базиподита антенн длинная и виды, у которых она короткая. По нашим данным этот признак неприменим, так как у всех видов две щетинки: 1 короткая снаружи и 1 длинная изнутри.

Сравнение морфологии *Simosephalus* и других *Daphniidae* показало, что задне-верхний выступ створок *Simosephalus* гомологичен хвостовой игле *Daphnia*, так как располагается в той же части створок и имеются виды *Simosephalus* с промежуточным строением карапакса. Различные заострения, "шлемы", "рога" на переднем крае головы у представителей разных родов *Daphniidae* не гомологичны, возникли независимо как защитные приспособления.

Получены новые данные по гомологии частей торакальных конечностей. Выявлена характерная щетинка, маркирующая экзит на всех конечностях, кроме второй. Оказалось, что на пятой ножке она располагается не сверху, как на других конечностях, а снизу. Следовательно, пятая ножка перевернута, а то, что считалось эндитом - экзит.

Возрастные изменения у всех видов в целом одинаковые. Новорожденная самка по форме напоминает самца. 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, иногда заостряется. Голова растет медленнее створок. Морфология конечностей самок не зависит от возраста. Число анальных зубцов обнаруживает положительную корреляцию с размером.

Форма тела самцов меньше изменяется в постэмбриональном развитии. По мере роста оформляются половые признаки: крючки на первой и второй торакальной ножке, характерная форма постабдомена.

Впервые описан процесс линьки симоцефалосов. Оказалось, что новые покровы закладываются в "сложенном" виде, то есть щетинки и зубцы прижаты к поверхности новых покровов. Ключевой момент экдизиса - расхождение швов между створками и головным щитом. Оказалось, что переход самок из партеногенетического состояния в гамогенетическое происходит в 1 или в 2 линьки. Об этом говорит то, что с одной стороны, в популяциях встречаются партеногенетические особи, у которых сквозь покровы просвечивает будущая оболочка эфиппиума, с другой стороны, имеются экземпляры с промежуточной ретикуляцией.

Сезонным изменениям подвержен размер глазка и глаза. В одном и том же водоеме отбирались пробы *S. vetulus* в мае и ноябре одного года. 100% особей в первой пробе имели мелкие глаз и глазок, 100% во второй - крупные. Мы содержали при комнатной температуре особей из ноябрьской пробы в течение 20 дней. К концу этого срока у всех рачков размер глаза и глазка уменьшился и стал точно таким же, как у симоцефалосов, собранных весной. Обнаружено, что глазок редуцируется под воздействием сидячих инфузорий, живущих на вентральном крае головы.

Анализ морфологии *Simoccephalus* показал, что многие особенности связаны с жизнью в прибрежных зарослях. Способность прикрепляться к субстрату позволяет рачкам оставаться незаметными для хищников, которыми особенно богата литораль. Выросты, шипы и заострения на створках и голове у разных видов, очевидно, возникли также с целью защиты от беспозвоночных хищников. Наличие совершенной системы очистки фильтрующего аппарата конечностей связано, по-видимому, с тем, что в прибрежной зоне вода особенно насыщена взвешенными частицами.

Мы исследовали 2 интересных аспекта функциональной морфологии: механизм прикрепления к субстрату и механизм очистки торакальных конечностей. Ранее предлагалось 3 ги-

потезы относительно способа прикрепления симоцефалосов: 1) прикрепление при помощи присоски или клейкого органа, расположенного в области головных пор на дорсальном крае головы, 2) при помощи крючконосных щетинок антенн, 3) одновременно областью головных пор и щетинками. Эксперименты показали, что, если изолировать область головных пор густым маслом, то рачок не теряет способность "подвешиваться". Прижизненное удаление крючконосных щетинок антенн также не влияет на прикрепление. Рачок не может прикрепиться только будучи лишен всех щетинок верхней ветви антенн. Очевидно, все они участвуют в прикреплении. Оказалось, что симоцефалосы способны прикрепляться к любым поверхностям, кроме очень гладких (полированная линза). Это говорит о том, что животное удерживается на субстрате за счет силы трения.

Механизм очистки торакальных конечностей состоит в том, что постабдомен "счесывает" налипшие частицы взвеси полукруговым движением: вперед - вниз - назад. В этой фазе коготок и анальные зубы находятся за пределами створок. Когда постабдомен втягивается назад, створки сжимаются. Таким образом, коготок и анальные зубы проходят сквозь "расческу" зубов задне-нижнего края, и частицы остаются за пределами карапакса.

Г Л А В А 4. С И С Т Е М А Т И К А

Глава содержит обоснование деления рода на 4 подрода, систематическую ревизию подродов с применением статистики в "сложных" группах, переописание видов с использованием новых диагностических признаков и изменчивости (с установкой неотипов и лектотипов), описания новых видов, данные о географическом распространении, оригинальные сведения о синонимах, омонимах, *nomina dubia*, видах ошибочно относимых к роду, а также оригинальный ключ для различения видов и некоторые общие соображения по поводу проблемы различения видов у ветвистоусых.

Оригинальная система рода:

Simosephalus s. str.: *S. vetulus* (O. F. Muller, 1776), *S. mixtus* Sars, 1903, *S. vetuloides* Sars, 1898, **sp.n. 1**, *S. gibbosus* Sars, 1896, *S. elizabethae* King, 1853.

subgen. n. 1: 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 *S. (acutirostratus)*: *S. acutirostratus* (King, 1841), *S. victoriensis* Dumont, 1983, *S. brehmi* Gauthier, 1939, *S. rostratus* Herrick, 1884, **sp.n. 2**.

subgen. n. 2: *S. serrulatus* (Koch, 1841), *S. semiserratus* Sars, 1901.

subgen. n. 3: *S. latirostris* Stingelin 1906, **sp. n. 3**, *S. lusaticus* Herr, 1917.

Признаки, различающие подроды (вооружение коготка, строение эндита второй торакальной конечности, форма головы, створок, характер поверхности антеннул, длина рострума) стабильны и хорошо выражены у всех представителей. Кроме того, разные признаки конгруэнтны, то есть объединяют одни и те же виды.

В современных работах по систематике ветвистоусых высказывается мысль, что традиционные представления о виде и методы исследования исчерпали себя (Freu, 1982). К аналогичным выводам пришли и мы на основе ревизии рода *Simosephalus*. Исследуя единичные экземпляры невозможно отличить диагностических различий от изменчивости. Изучение единичных популяций также зачастую не дает удовлетворительных выводов. Таким образом, надо сравнивать несколько популяций каждого вида.

Понятно, что проанализировать такой большой объем материала на качественном уровне бывает просто невозможно, так как не удастся одновременно представлять себе строение сотен особей. Поэтому 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.

ГЛАВА 5. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Глава содержит анализ полученных зоогеографических данных. Оказалось, что ареалы некоторых видов значительно меньше, чем предполагалось ранее. Например, *S. vetulus* не космополит, а обитает только в Европе, Гренландии и на Севере Африки. Остальные регионы заселены близкими видами, которые ранее ошибочно принимали за *S. vetulus*. *S. latirostris*, считавшийся ранее пантропическим видом, на самом деле, встречается только в Америке. А в Австралии, Азии и Африке обитает близкий к нему новый вид. Эти результаты согласуются с выводом Фрая (Freu, 1982) о том, что многие широко распространенные "виды" ветвистоусых 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. *S. serrulatus* распространен всесветно. Интересным зоогеографическим открытием явилось нахождение представителей тропической группы *S. (acutirostratus)* (причем сразу двух ее представителей) в Неарктике.

Ареалы симоцефалюсов хорошо вписываются в классическую схему районирования суши, в соответствии с которой выделяется 6 областей: Палеарктическая, Эфиопская, Си-

но-Индийская, Австралийская, Неарктическая и Неотропическая. Несмотря на большой размер ареалов, 16 видов из 20 являются эндемиками какой-либо из этих областей. В фауне Австралийской, Сино-Индийской и Эфиопской областей имеются общие виды.

Основные возможные пути расселения ветвистоусых - это перенос стойких яиц паводковыми водами, реками, ветрами и птицами. Все эти 3 способа расселения, по-видимому, могут иметь место лишь при распространении в пределах массивов суши. Перелеты птиц проходят над сушей, никогда не пересекая широкие океанические пространства. Гипотеза переноса стойких яиц высотными воздушными течениями, предложенная Мухамедиевым (1978) не очень убедительна, так как если бы такой перенос имел место, то подавляющее большинство ареалов были бы всесветными. Перенос ветвистоусых человеком с материка на материк возможен. Это, однако, не объясняет случаев, когда расселение произошло явно до того, как на зоогеографию стал влиять антропогенный фактор, так как на разных материках, например, в Австралии и Южной Америке успели сформироваться самостоятельные близкие виды.

Таким образом, ни один из способов расселения не объясняет, каким образом некоторые ветвистоусые, в частности симоцефалусы (все подроды, *S. serrulatus*, *S. exspinosus*, *S. mesorostris*, *S. mixtus*) преодолели океаны и сформировали всесветные и пантропические ареалы. Единственное возможное объяснение трансокеанических ареалов состоит в том, что некоторые роды, подроды и даже виды ветвистоусых, в частности симоцефалусов, 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). Это согласуется с современными представлениями о значительной древности родов Daphniidae, подкрепленных как сравнительно-морфологическими и зоогеографическими, так и палеонтологическими данными.

Выводы

1. Проведена полная ревизия рода *Simosephalus* в объеме фауны мира. Установлено, что к роду относится 20 видов. Разработана оригинальная схема деления на 4 подрода. Признаки различающие подроды четко выражены у всех представителей, переходных форм нет. Описано 3 новые вида. Из 59 названий номинальных видов и подвидов 35 оказались младшими синонимами. 9 случаев синонимии и 3 случая омонимии установлено впервые. Установлено, что 2 вида были отнесены к роду *Simosephalus* ошибочно. Установлен 1 неотип и 10 лектотипов. В сложных таксономических ситуациях мы применяли оригинальную статистическую методику: сочетание диаграмм рассеивания с кластерным анализом.

2. Изучена морфология самок 19 видов (95%) и самцов 9 видов (45%). Описаны неизвестные ранее самцы 4 видов. Выявлен ряд неизвестных ранее деталей строения створок, постабдомена, головы, торакальных конечностей. Уточнен ряд диагностических признаков, описывавшихся ранее неверно: строение второй торакальной ножки самок, длина дистальной щетинки базиподита антенн, характер поверхности антеннул и др.

3. Сравнительно-морфологические исследования показали, что хвостовая игла *Daphnia* гомологична задне-верхнему выступу створок *Simosephalus*. Выявлена характерная щетинка, маркирующая экзит на всех конечностях, кроме второй. Оказалось, что эта щетинка на пятой ножке располагается не сверху, как на других конечностях, а снизу и, следовательно, вся ножка перевернута, а часть, считавшаяся эндитом - экзит.

4. Впервые выявлена сезонная изменчивость глаза и глазка, статистически показано наличие корреляции между числом анальных зубцов и размером особи, описан процесс линьки симоцефалусов. Оказалось, что новые покровы закладываются в "сложенном" виде. Ключевой момент экдизиса - расхождение швов между створками и головным щитом. Оказалось, что переход самок из партеногенетического состояния в гамогенетическое происходит в 1 или в 2 линьки.

5. Показано, что многие особенности *Simoccephalus* связаны с жизнью в прибрежных зарослях: способность прикрепляться к субстрату, 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. Оказалось, что *Simoccephalus* прикрепляется всеми щетинками верхних ветвей антенн, а не только крючконосными, как считалось ранее. Вопреки распространенному мнению, область головных пор не задействуется. Выявлено, что зубы задне-нижнего угла створок участвуют в очистке постабдомена.

7. В Северной Америке впервые обнаружены представители группы *S. (acutirostratus)*, считавшейся исключительно тропической. Некоторые ареалы оказались уже, чем предполагали другие авторы. Неверное представление о всесветном или почти всесветном распространении возникало ранее из-за того, что несколько близких видов принимали за один. С другой стороны, мы обнаружили, что некоторые виды действительно почти космополиты.

8. Ареалы симоцефалосов хорошо вписываются в классическую схему зоогеографического районирования. Основные способы расселения симоцефалосов (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.

По теме диссертации опубликовано 8 научных и 1 научно-популярная статья:

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

* Орлова - девичья фамилия.

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* Schödler, 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. (научно-популярная работа)

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

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

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

Summary

Morphology, taxonomy and geographical distribution
of *Simocephalus* (Crustacea, Daphniiformes)

Ph. D. Thesis

M. Ja. Bienkowskaja

Taxonomy. The freshwater Daphniidae of the genus *Simocephalus* Shödler, 1858 ("untailed water fleas") are very common in the littoral aquatic vegetation all over the world, but their taxonomy was rather obscure. I have made the world-wide revision of *Simocephalus*. More than 10 000 specimens from more than 300 points, including 15 type series are studied. It was found out, that the genus consists of 20 species, which can be divided into 4 clear-cut subgenera. The diagnostic characters of the subgenera are stable and well-expressed in all representatives. The intermediate forms are absent. The new system of the genus see p. 11. 59 nominal species and subspecies were described by previous authors. It was found out, that 35 names are junior synonyms. 9 cases of synonymy and 3 cases of homonymy are established for the first time. 2 species do not belong to the genus: *S. gelidus* Brady, 1918 = *Daphnia gelida* (Brady, 1918) **comb. n.**, *S. intermedius* Studer, 1878 = *Daphnia intermedia* (Studer, 1918) **comb. n.** 1 neotype and 10 lectotypes are established. 3 new species are described.

In the "difficult groups" I used the original statistical method for the discrimination between species: the combination of the two-dimension diagrams of characters and the cluster analysis. These methods are independent from each other, because the former operates only with extreme values of characters and the latter operates only with mean values. So, if the result was obtained by both methods, it is reliable.

Morphology. Females of 19 species (95%) and males of

9 species (45%) are studied. The unknown males of 4 species are described: *S. latirostris*, *S. mixtus*, *S. vetuloides*, *S. elizabethae*. The morphology of trunk limbs in all species are studied in detail. A number of unknown characters of trunk limbs, valves, post-abdomen, head, antennules and rostrum are described. The exopodites of 1st, 3rd and 4th trunk limbs have long setae curved around the epypodite at the upper side. The 5th limb has the similar seta, but it is situated at the lower side. Therefore, the 5th limb is "turned over" and the part, which previously considered as an endopodite is in fact exopodite.

The seasonal variability of the eye and ocellus is described for the first time. In autumn this structures become bigger. The age variability is studied. The correlation between the size of specimen and the number of anal teeth is shown statistically. The process of moult is described for the first time. The ecdysis begins with the opening of the seams between the head shield and the valves and the dorsal seam of valves. The transformation of partenogenetic females into gamogenetic happens during 1 or 2 moult.

A number of features of *Simocephalus* is connected with its habitat, littoral aquatic vegetation. The ability to attach itself to the substrate helps *Simocephalus* to avoid predators, which are especially abundant in the littoral. Spines and projections on the head and valves of some species have also the protective significance. The clearing system of trunk limbs is developed better, than in pelagic Daphniidae, because the concentration of suspended particles is higher in the littoral.

The experiments revealed, that the dorsal margin of the head having cephalic pores is not an adhesive organ, because *Simocephalus* can attach itself to substrates when the margin is excluded. The consecutive amputation of antennal setae showed, that animals attach themselves using all setae of the upper rami (hooked and ordinary setae). *Simocephalus* can attach itself to every surfaces except

very smooth ones. Consequently, it holds out on substrate by the force of cohesion between rough substrate and setulae, denticles and hamuli on the setae.

Geographical distribution. 2 species of the *S* (*acutirostratus*) - group, which previously belived to be purely tropical, are found in North America (*S. rostratus* Herrick and a new species). Some areas are more restricted, than it was believed before. For example, *S. vetulus* is not a cosmopolitan species. It occurs only in Europe, Greenland and North Africa. Other regions are inhabited by closely related species, which were previously incorrectly identified as *S. vetulus*. *S. latirostris* is not a pantropical species. It occurs only in South America. But Asia, Africa and Australia are inhabited by close new species. These results conform to the conclusion made by D. Frey, that many wide distributed "species" of Daphniiformes are in fact the groups of closely related species with more resticted areas.

On the other hand, distribution of some species, for example, *S. serrulatus* and *S. exspinosus* is really almost cosmopolitan. The main ways of distribution in Daphniidae (by high-floods, rivers, wind and birds) cannot disperse animals over the ocean. The transmigrations of birds never cross oceans. The high air flows cross oceans, but if they would carry ehippia, all areas of Daphniidae should be cosmopolitan. People can introduce Daphniidae from one continent to another, but it does not explain the cases, in which the distribution took place very long ago, since in difrent continents, for example, in Australia and South America independent close species has been formed. Consequently, the only possible explanation of the tran-socean areas is follows: All subgenera and even some species had distributed before the split of recent continents more than 130 m. y. ago, in Gondwana or even in Pangea. It conforms to the recent notion of the considerable age of Daphniidae genera.

